

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ







СОДЕРЖАНИЕ

Том 103, Номер 4, 2024

Е. А. Березина, А. Н. Гилёв, К. А. Каренина	100
Использование съемки с беспилотных летательных аппаратов в исследованиях поведения млекопитающих	
Методика зоологических исследований	
С. В. Титов, О. В. Чернышова, М. Д. Симаков, Н. А. Картавов, А. А. Кузьмин	80
Наследование признаков родительских видов гибридами большого, желтого и крапчатого сусликов (Spermophilus, Sciuridae, Rodentia)	
Е. Н. Суркова, Л. Е. Савинецкая, А. В. Чабовский	70
Через крах к возрождению: нестационарная динамика сообщества грызунов в новый цикл опустынивания в Калмыкии	
А. В. Шариков, С. В. Волков, А. С. Педенко, Т. С. Массальская, А. В. Макаров	66
Первый опыт мечения GPS-GSM трансмиттерами ушастой совы (Asio otus, Strigidae, Aves) в европейской части России	
И. В. Ермолаев, З. А. Ефремова, С. А. Белокобыльский, В. В. Курбатов, Е. Н. Егоренкова	58
Паразитоиды (Hymenoptera, Eulophidae, Braconidae) как фактор смертности липовой моли-пестрянки (<i>Phyllonorycter issikii</i> , Lepidoptera, Gracillariidae) в Предуралье	
М. А. Федорова, С. Э. Фарисенков, А. А. Полилов	53
Долгосрочная память трипсов <i>Thrips tabaci</i> (Thysanoptera, Thripidae)	
А. В. Стрючкова, Н. А. Кузнецова	44
Генетические линии <i>Parisotoma notabilis</i> sensu lato (Hexapoda, Collembola) и их использование в биологическом мониторинге	
В. И. Лазарева, Р. З. Сабитова	36
Восточно-азиатский вид <i>Thermocyclops taihokuensis</i> (Harada 1931) (Crustacea, Copepoda, Cyclopoida) в Таганрогском заливе Азовского моря	
Т. М. Алексеева, Е. Б. Фефилова, Н. Г. Шевелева, О. А. Тимошкин	26
Первая находка Canthocamptus (Canthocamptus) microstaphylinus Wolf 1905 (Harpacticoida, Copepoda) в прибрежно-соровой зоне озера Байкал	
S. L. Esyunin, A. L. Ustinova, B. Tsagaanbileg	22
A new species of the wolf spider genus Mongolicosa (Araneae, Lycosidae) from Mongolia	
N. T. Lan, P. Yu. Dgebuadze, P. T. Huan	3
The diversity of commercial marine bivalves in the Nha Phu Lagoon, Khanh Hoa Province, south-central Vietnam	

Contents

Volume 103, No 4, 2024

The diversity of commercial marine bivalves in the Nha Phu Lagoon, Khanh Hoa Province, south-central Vietnam	
N. T. Lan, P. Yu. Dgebuadze, P. T. Huan	3
A new species of the wolf spider genus Mongolicosa (Araneae, Lycosidae) from Mongolia	
S. L. Esyunin, A. L. Ustinova, B. Tsagaanbileg	22
First record of <i>Canthocamptus</i> (<i>Canthocamptus</i>) <i>microstaphylinus</i> Wolf 1905 (Harpacticoida, Copepoda) from a shallow coastal area of Lake Baikal	
T. M. Alekseeva, E. B. Fefilova, N. G. Sheveleva, O. A. Timoshkin	26
The East Asian species, <i>Thermocyclops taihokuensis</i> (Harada 1931) (Crustacea, Copepoda, Cyclopoida) in the Taganrog Bay of Azov Sea	
V. I. Lazareva, R. Z. Sabitova	36
Genetic lineages of <i>Parisotoma notabilis</i> sensu lato (Hexapoda, Collembola) and their use in biological monitoring	
A. V. Striuchkova, N. A. Kuznetsova	44
Long-term memory in <i>Thrips tabaci</i> (Thysanoptera, Thripidae)	
M. A. Fedorova, S. E. Farisenkov, A. A. Polilov	53
Parasitoids (Hymenoptera, Eulophidae, Braconidae) as a mortality factor for the lime leaf miner (<i>Phyllonorycter issikii</i> , Lepidoptera, Gracillariidae) in the Cis-Urals	
I. V. Ermolaev, Z. A. Yefremova, S. A. Belokobylskij, V. V. Kurbatov, E. N. Yegorenkova	58
First observations of the movements of the Long-eared owl (<i>Asio otus</i> , Strigidae, Aves) using GPS-GSM telemetry in the European part of Russia	
A. V. Sharikov, S. V. Volkov, A. S. Pedenko, T. S. Massalskaya, A. V. Makarov	66
Through a collapse to restoration: the non-stationary dynamics of the rodent community in a new cycle of desertification in Kaфlmykia	
E. N. Surkova, L. E. Savinetskaya, A. V. Tchabovsky	70
Inheritance of signs of parent species by hybrids of Russet, Yellow and Speckled ground squirrels (<i>Spermophilus</i> , Sciuridae, Rodentia)	
S. V. Titov, O. V. Chernyshova, M. D. Simakov, N. A. Kartavov, A. A. Kuzmin	80
Methods of Zoological Investigations	
The use of drones for studying the behaviour of mammals	
E. A. Berezina, A. N. Giljov, K. A. Karenina	100
E. A. Berezina, A. N. Giljov, K. A. Karenina	100

УДК 594.124; 594.121; 594.133; 594.113

THE DIVERSITY OF COMMERCIAL MARINE BIVALVES IN THE NHA PHU LAGOON, KHANH HOA PROVINCE, SOUTH-CENTRAL VIETNAM

© 2024 N. T. Lan^{a,*}, P. Yu. Dgebuadze^b, P. T. Huan^a

^aCoastal Branch of the Joint Vietnam-Russia Tropical Science and Technology Research Center, Nha Trang, Khanh Hoa, 57000 Vietnam

^bA. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia

*e-mail: nguyenlanst1805@gmail.com

Received October 13, 2023 Revised April 16, 2024 Accepted April 19, 2024

The study was conducted as part of the Joint Vietnam—Russia Tropical Science and Technology Research Center's project on indicator organisms in the marine environment of south-central Vietnam. The research focused on coastal areas with significant anthropogenic impacts, revealing that biological resources directly affect the livelihood and activities of coastal populations. These resources are dynamic and subject to both human and natural factors. The material from the soft-bottom zone was collected using a grab rake with a mesh bag at the end. Scuba diving equipment was used in areas with a hard substrate and mudflats. In addition, during sample collection, several mollusc specimens were acquired from fishermen who cought marine organisms in that lagoon. Comparing the results with previous studies on bivalve resources in the area, the Nha Phu Lagoon was found to harbour a wide range of economically valuable bivalve species. A total of twenty-seven bivalve species from thirteen families were identified, with the family Veneridae having the highest number of species (eight). The most abundant catches were from the families Ostreidae and Mytilidae, primarily consisting of *Magallana gigas* (Thunberg 1793) and *Perna viridis* (Linnaeus 1758), both cultured in the lagoon. Apart from their economic value, these two species also play crucial roles in the ecosystem by filtering water and retaining organic debris in the environment.

Keywords: sea molluscs, economic value, ecosystem roles **DOI:** 10.31857/S0044513424040016, **EDN:** UZQIIY

There are approximately 10,000 known living species of bivalve molluscs worldwide; they are the second largest taxonomic class within the Mollusca (Bieler et al., 2013). Marine bivalves account for about 8,000 species, including those found in estuarine and brackish water environments (Huber, 2015). They are widely distributed, highly adaptable to various habitats and have diverse life habits, such as burrowing in sand and mud, clinging to shells and rocks, burrowing into wood and rock corals, crawling through seaweed thickets (Turgeon et al., 2009) and even clinging to mangrove leaves in mangrove forests. Due to their diverse species composition, extensive distribution and consumption of organic matter, they play a crucial role in marine ecosystems and contribute to ecosystem metabolism (Weitzman et al., 2019; Smyth et al., 2017; Gosling, 2003; National Research Council, 2000). In addition to their ecological significance, bivalves are a highly nutritious food source that helps ensure global food security (Martins et al., 2014; Landman et al., 2001).

Currently, the fisheries and aquaculture industry is experiencing rapid development in response to the increasing global demand for food. According to statistics from the Food and Agriculture Organization (FAO), the total production of fisheries and aquaculture in 2020 reached 214 million tons (FAO, 2020), including 178 million tons of animals and 36 million tons of seaweed. The global production of marine bivalves exceeds 15 million tons per year, with aquaculture accounting for 89% and wild catches 11% (Wijsman et al., 2019). Asian countries dominate the production of bivalves, contributing to more than 85% of the global production, and this is expected to further increase to ensure food security (Steeves et al., 2018).

However, under economic pressures, fisheries in general and for bivalves in particular have significantly increased. The consequences of overfishing and other forms of exploitation (Hiscock, 2014; Costello et al., 2021), destruction of mangroves, loss of coral reefs and seaweed beds, changes in wetland, water, estuarine,

sandbar and mudflat landscapes (Lotze et al., 2010; Fredston-Hermann et al., 2013), pollution and marine debris (Pitacco et al., 2018) are causing biodiversity loss, including bivalves (Halpern et al., 2015; Boyce et al., 2020).

4

Vietnam is one of the world's leading seafood exporters and plays a crucial role in the global seafood supply. According to the Vietnam Seafood Exporters and Producers Association (Ministry of agriculture and rural development, 2021), marine molluscs are the second-largest biological resource after marine fish, with an export value of 141,000 million USD in 2021. Favourable natural conditions contribute to the development of exploitation and aquaculture in Vietnam. Firstly, Vietnam is located in an area of global marine biodiversity. Studies on species richness of bivalves in Southeast Asia have identified approximately 1200— 1500 species (Adrianov, Lutaenko, 2016), including 594 species in the Gulf of Thailand, 368 species in the Gulf of Tonkin, 299 species in Hong Kong and 815 species in Vietnam (Hylleberg, Kilburn, 2003). Do and Le (Do, Le, 2015) reported that Vietnam's marine waters contain approximately 2200-2500 species of molluses, with more than 1000 species belonging to the class Bivalvia.

Secondly, Vietnam's long curving coastline forms semi-enclosed bays stretching from north to south, including Ha Long Bay (Quang Ninh), Tam Giang Lagoon (Thua Tien Hue), Thi Nai Lagoon (Binh Dinh), Vung Ro Bay and Xuan Dai Bay (Phu Yen), Van Phong Bay, Nha Phu Lagoon, Thuy Trieu Lagoon (Khanh Hoa) and Nai Lagoon (Ninh Thuan), which are key areas for aquaculture and exploitation. However, unplanned aquaculture, a lack of control over space and density and direct dumping have led to environmental degradation in these areas. Pham, Nguyen (2006), Pham et al. (2010), Nguyen et al. (2010), Nguyen et al. (2018) have shown that localized pollution occurs in most marine areas along the coast.

Nha Phu Lagoon is the main agricultural area in Khanh Hoa Province, providing seafood for the province's residents, especially serving tourists in Nha Trang City. The main forms of fishing in this area are fishing by motorized or non-motorized boats, scuba diving equipment was used in areas with hard substrate and manual collection on tidal flats. Around the lagoon, there are shrimp ponds, fish and molluscs raised in cages on the lagoon water surface. Considering the increasing demand for seafood consumption and export alongside economic and life development, there is a need to promote resource research and evaluation activities. This study focuses on investigating the composition of economically valuable bivalve molluscs in Nha Phu Lagoon (Khanh Hoa) to assess their resources and provide a scientific basis for management, monitoring and exploitation.

MATERIAL AND METHODS

Research area

Nha Phu Lagoon (Fig. 1) is situated to the north of Nha Trang City, in Khanh Hoa Province. Spanning an approximate area of 4,500 hectares (Strehlow, Peter, 2004), this lagoon is protected by the Hon Ho Mountain range and is accompanied by small islands such as Hon Hoai, Hon Sam, Hon Thi and Hon Khi Island. It is recognized as one of the prominent sites for development and aquaculture in Khanh Hoa Province. Shrimp ponds can be found surrounding the lagoon, while cages on the water surface are primarily used for farming fish and molluscs.

Samples collection

The material was collected six times between 2019 and 2022. A grab rake with a mesh bag at the end was used to sample from the soft-bottom zone (depth 3–20 m). The sample was then washed through a sieve with a mesh diameter of 1 cm. Scuba diving

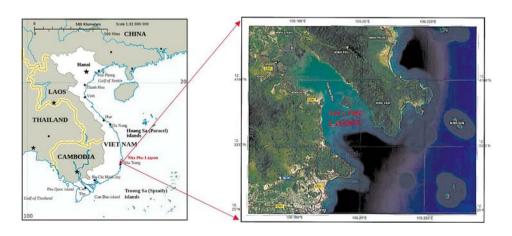


Fig. 1. The study region. Nha Phu Lagoon.

equipment was used in areas with hard substrate and mudflats (depth 6–25 m). Three 1 m² frames were randomly placed underwater at each sample collection site. All detected bivalve specimens were collected from the frame area and transported to the laboratory for further identification. In addition, during the sample collection, several mollusc specimens were acquired from fishermen who catch marine organisms in this lagoon. Information on the location and type of the bottom substrate at the fishing spot was obtained.

To obtain information on the biological resources of the lagoon, our group conducted a survey in small markets around Nha Phu Lagoon (e.g., Vinh Luong, Ninh Ich, Ninh Hoa markets) to find molluscs that are actively caught by fishermen and determine their fishing season.

Identification of bivalves was carried out using a comparative-morphological method based on morphological criteria of external and internal body structure following the works of Abbott and Dance (1982), Carpenter and Niem (1998), Hylleberg and Kilburn (2003), Nguyen N. T. (2005), Do and Le (2015), Adrianov and Lutaenko (2016). In this study, the classifications and accepted names of Bivalvia taxa are used as given in the WoRMS database (WoRMS, 2023). Higher taxa and species in frame of families are presented in alphabetical order.

RESULTS

A total of 27 commercial marine bivalve species were identified in Nha Phu lagoon, Khanh Hoa Province, Vietnam (Table 1).

Table 1. List of species, habitat and some commercial information

№	Species	Habitat, commercial information			
		Soft-bottom zone	Hard substrate and mudflats	Acquired from fishermen	Actually sold
1	Solen vagina Linnaeus 1758	+		+	+
2	Vasticardium pectiniforme (Born 1780)	+		+	+
3	Asaphis violascens (Forsskål 1775)	+	+	+	+
4	Lutraria rhynchaena Jonas 1844	+			+
5	Anomalodiscus squamosus (Linnaeus 1758)	+		+	
6	Gafrarium pectinatum (Linnaeus 1758)	+	+	+	+
7	Marcia hiantina (Lamarck 1818)	+			+
8	Meretrix lyrata (G. B. Sowerby II 1851)	+		+	+
9	Meretrix meretrix (Linnaeus 1758)	+		+	+
10	Paphia euglypta (R. A. Philippi 1847)	+		+	+
11	Paratapes undulatus (Born 1778)	+		+	+
12	Periglypta exclathrata (Sacco 1900)	+		+	+
13	Anadara antiquata (Linnaeus 1758)	+	+	+	+
14	Tegillarca granosa (Linnaeus 1758)	+		+	+
15	Trisidos semitorta (Lamarck 1819)		+	+	+
16	Perna viridis (Linnaeus 1758)		+	+	+
17	Isognomon isognomum (Linnaeus 1758)		+	+	
18	Pinctada imbricata Röding 1798		+	+	
19	Pinctada margaritifera (Linnaeus 1758)		+	+	+
20	Magallana gigas (Thunberg 1793)		+	+	+
21	Atrina pectinata (Linnaeus 1767)		+	+	+
22	Atrina vexillum (Born 1778)		+	+	+
23	Amusium pleuronectes (Linnaeus 1758)	+	+	+	+
24	Annachlamys striatula (Linnaeus 1758)	+	+	+	+
25	Decatopecten plica (Linnaeus 1758)	+	+	+	
26	Mimachlamys sanguinea (Linnaeus 1758)	+	+	+	+
27	Spondylus squamosus Schreibers 1793		+	+	+

Systematic account

Infraclass Heteroconchia J. E. Gray 1854 Order Adapedonta Cossmann & Peyrot 1909 Family Solenidae Lamarck 1809 Genus *Solen* Linnaeus 1758

1. *Solen vagina* Linnaeus 1758 (Fig. 2*A*)

Solen vagina Linnaeus 1758 (Linnaeus, 1758)

Solen vagina: Abbott and Dance, 1982: p. 338; Carpenter and Niem, 1998: p. 289, p. 285 fig. 6; Hylleberg and Kilburn, 2003: p. 194; plate 6 fig. 4; Nguyen, 2005: p. 280, plate 86 fig. 2.

 $D\,e\,s\,c\,r\,i\,p\,t\,i\,o\,n$. Shell medium sized, reaching $8-14\,cm$ in length. Sculpture consists or numerous fine concentric lines and growth pauses. Colour externally purplish (under the greenish periostracum) and internally whitish.

Season of capture fisheries – from May to November.

Distribution in Vietnam. Along the coast of the Gulf of Tonkin, along the coast of Nha Trang (Do, Le, 2015), in the Khanh Hoa, Can Gio, Ha Tinh, North Vietnam, etc. areas. Habitat: sandy bottom at 1–50 m (Nguyen, 2005).

In Nha Phu Lagoon – occurs on sandy, sandy-silt bottoms.

Order Cardiida A. Férussac 1822 Family Cardiidae Lamarck 1809 Genus *Vasticardium* Iredale 1927

2. Vasticardium pectiniforme (Born 1780)

(Fig. 2*C*)

Cardium pectiniforme Born 1780 (Born, 1780)

Vasticardium pectiniforme: Abbott and Dance, 1982: p. 328; Carpenter and Niem, 1998: p. 256, p. 252 fig. 13; Hylleberg and Kilburn, 2003: p. 185, plate 4 fig. 15 a, b, c; Adrianov and Lutaenko, 2016: plate 13 figs C, D.



Fig. 2. A – Solen vagina (93 mm), B – Asaphis violascens (49 mm), C – Vasticardium pectiniforme (32 mm), D – Lutraria rhynchaena (64 mm).

Description. Shell medium sized, reaching 4–6 cm in height. Shell moderately thick, oblong-ovate and higher than long, slightly inequilateral with posterior part tending to be slightly expanded. Thirty prominent, rounded and rugose radial ribs at each valve. Outside of shell whitish, periostracum straw colour to olive-brown, sometimes with a scattering of black spots. Interior completely white, or more or less stained yellow.

Season of capture fisheries — from May to September.

Distribution in Vietnam. Usually found in coastal waters (Do, Le, 2015).

In Nha Phu Lagoon — found on soft bottoms near the estuary.

FamilyPsammobiidae J. Fleming 1828 Genus *Asaphis* Modeer 1793

3. *Asaphis violascens* (Forsskål 1775) (Fig. 2*B*)

Venus violascens Forsskål 1775 (Niebuhr, 1775)

Asaphis violascens: Abbott and Dance, 1982: p. 347; Carpenter and Niem, 1998: p. 307, p. 305 fig. 1; Okutani, 2000: p. 987, plate 491 fig. 15; Hylleberg and Kilburn, 2003: p. 204; Nguyen, 2005: p. 285, plate 87, figs 8, 10; Adrianov and Lutaenko, 2016: plate 17 figs A, B.

Description. Shell length commonly to 4–6 cm. Shell solid, rather large, inflated, slightly gaping posteriorly, elongate-ovate in outline but quite variable in shape and sculpture. Outer sculpture of numerous, strong, rounded and often forked radial ribs, developed throughout the valves and crossed by concentric lines that do not interrupt the ribs but make them slightly scaly or nodulose, at least on posterior slope. Outside of shell dull coloured, usually creamy white with a pale greyish brown periostracum. Interior slightly glossy, whitish, often with yellow or orange hue centrally and a dark purplish blotch posteriorly.

Season of capture fisheries – from May to September.

Distribution in Vietnam. Commonly found in coastal waters (Do, Le, 2015), in the Khanh Hoa, Southwest Vietnam, North Vietnam, etc. areas. Habitat: coarse sand or gravels near rocks at 1–15 m (Nguyen, 2005).

In Nha Phu Lagoon – occurs in the muddy zone (place between low and high tide) and hard bottom zone.

Order Venerida Gray 1854 Family Mactridae Lamarck 1809 Genus *Lutraria* Lamarck 1799

4. *Lutraria rhynchaena* Jonas 1844 (Fig. 2*D*)

Lutraria rhynchaena Jonas 1844 (Jonas, 1844)

Lutraria rhynchaena: Abbott and Dance, 1982: p. 336; Hylleberg and Kilburn. 2003: p. 187; Nguyen, 2005: p. 279, plate 86 fig. 1; Adrianov and Lutaenko, 2016: plate 14 figs G, H.

 $D\,e\,s\,c\,r\,i\,p\,t\,i\,o\,n$. Shells medium-sized (4–8 cm in length), elongated oval. The shell is fairly thick. Outer sculpture fine concentric lines corresponding to periods of growth. The basic colour is white and the periostracum is brown, but the latter is usually abraded. The interior surface is glossy white.

Season of capture fisheries – exploited year-round, concentrated from May to November.

Distribution in Vietnam. Occurs in tidal areas in the Khanh Hoa Province. Habitat: sandy bottom at 1–15 m (Nguyen, 2005; Dang et al., 2009).

In Nha Phu Lagoon – occurs in the coastal alluvial zone (between low and high tide).

Family Veneridae Rafinesque 1815 Genus *Anomalodiscus* Dall 1902

5. Anomalodiscus squamosus (Linnaeus 1758)

(Fig. 3*A*)

Venus squamosa Linnaeus 1758 (Linnaeus, 1758)

Anomalodiscus squamosus: Carpenter and Niem, 1998: p. 328, p. 324 fig. 24; Okutani, 2000: p. 1003, plate 499 fig. 7; Hylleberg and Kilburn, 2003: p. 209; Do and Le, 2015: p. 162 fig. 113; Adrianov and Lutaenko, 2016: plate 18 figs E, F.

Description. Shell ranges 2–4 cm in length. Shell small, solid, inflated and strongly inequilateral in shape, subtrigonal in outline. Anterior side of shell rounded, posterior side produced and tapering to posterior end. Outer sculpture of valves strong, of dense radial riblets and low concentric cords, giving the surface a finely granulated and latticed aspect. Outside of shell dull yellowish white, often flushed with slightly darker greyish to purplish brown on lunule and escutcheon areas. Interior whitish.

Season of capture fisheries – from May to November.

Distribution in Vietnam. Found only in the southern Vietnam Sea (Dang et al., 2009) in the Khanh Hoa, Hoi An, Southwest Vietnam, North Vietnam area along the coast and around islands (Do, Le, 2015; Nguyen, 2005).

In Nha Phu Lagoon – found in sand, near mangrove forests.

Genus *Gafrarium* Röding 1798

6. *Gafrarium pectinatum* (Linnaeus 1758)

(Fig. 3*C*)

Venus pectinata Linnaeus 1758 (Linnaeus, 1758)

Gafrarium pectinatum: Carpenter and Niem, 1998: p. 332, p. 322 fig. 9; Okutani, 2000: p.1007, plate 501 fig. 24;

Hylleberg and Kilburn, 2003: p. 213; Nguyen, 2005: p. 294, plate 90 fig. 24; Do and Le, 2015: p. 114–115, fig. 77; Adrianov and Lutaenko, 2016: plate 20 figs C, D.

Description. Shell length 2–4 cm. Shell thick and solid, with a variable, relatively compressed, elongated shape, elliptical-ovate in outline. Outer sculpture rather fine but well-marked, with many small concentric ridges and slightly nodulous, diverging radial riblets rapidly weakening medially and anteriorly. Main sculpture of median area of valves of concentric ridges. Outside coloration of shell variable, off-white to buff-coloured and generally with fawn or brown blotches or spots throughout. Interior porcelaneous white, often with yellowish hue inside the pallial line, and with purple-brown blotching on lunular margin, posteroventral part of hinge and posterior margin of valves.

Season of capture fisheries – from April to November.

Distribution in Vietnam. Found along the shore to a depth of 20m (Do, Le, 2015) in Khanh

Hoa, Ca Na, Hue, Southwest Vietnam, Quang Ninh, Hai Phong. Habitat: sand at 5–25 m (Nguyen, 2005).

In Nha Phu Lagoon – widespread, occurring at most sampling sites.

Genus Marcia H. Adams & A. Adams 1857

7. Marcia hiantina (Lamarck 1818)

(Fig. 3*B*)

Venus hiantina Lamarck 1818 (Lamarck, 1818)

Marcia hiantina: Carpenter and Niem, 1998: p. 334; Hylleberg and Kilburn, 2003: p. 215; Nguyen, 2005: p. 299, plate 89 fig. 15; Adrianov and Lutaenko, 2016: plate 18, figs A, B.

Description. Maximum shell length 5 cm. Shell solid, with a variable, moderately inflated, inequilateral shape, roughly rounded-ovate in outline. Outer surface of valves covered with numerous, somewhat irregular concentric grooves and cords, the latter



Fig. 3. A - Anomalodiscus squamosus (29 mm), B - Marcia hiantina (37 mm), C - Gafrarium pectinatum (29 mm), <math>D - Periglypta exclathrata (58 mm).

sometimes flatter and less apparent, but always present, near posterior half of ventral margin. outside of shell variable in colour and pattern, whitish to grey, fawn-coloured or brown, frequently with various patterns of white, fawn or purplish radial bands, zigzags or trigonal spots or irregular blotches. Interior dirty white, often dark coloured on hinge area.

Season of capture fisheries – from March to November.

Distribution in Vietnam. Found in Khanh Hoa, Long Hai, Ca Na, Northern Vietnam, etc. Habitat: sand at 1–15 m (Nguyen, 2005).

In Nha Phu Lagoon – found alive buried in sand in coastal areas.

Genus Meretrix Lamarck 1799

8. *Meretrix lyrata* (G. B. Sowerby II 1851) (Fig. 4*B*)

Cytheraea lyrata G. B. Sowerby II 1851 (Sowerby II, 1851)

Meretrix lyrata: Carpenter and Niem, 1998: p. 336, p. 323 fig. 18; Hylleberg and Kilburn, 2003: p. 216; Nguyen, 2005: p. 295, plate 89 fig. 6; Do and Le, 2015:

p. 168-169, fig. 118; Adrianov and Lutaenko, 2016: plate 20 figs A, B.

Description. Shell length 3–5 cm. Shell thick, moderately inflated with a variable, inequilateral shape, subtrigonal in outline. Outer surface of shell with incised concentric grooves fading out toward anterodorsal and posterodorsal margins, and sometimes also at ventral margin of larger specimens. Outside of shell light fawn to brown under the translucent, glossy, yellowish periostracum. Interior porcelaneous white.

Season of capture fisheries – exploited year-round.

Distribution in Vietnam. Found along the coastal region of South Vietnam and can now be found in Central and North Vietnam (Do, Le, 2015). According to Nguyen, 2005: Ben Tre, Soc Trang, Bac Lieu, Go Cong, Tien Giang, Tra Vinh, Ca Mau, Rach Gia, Khanh Hoa. Habitat: sandy mud at 1–15 m.

In Nha Phu Lagoon – occurs on the sandy bottom along the shore.

9. *Meretrix meretrix* (Linnaeus 1758) (Fig. 4*A*)

Venus meretrix Linnaeus 1758 (Linnaeus, 1758)

Meretrix meretrix: Carpenter and Niem, 1998: p. 37, p. 323 fig. 17; Hylleberg and Kilburn, 2003: p. 216;

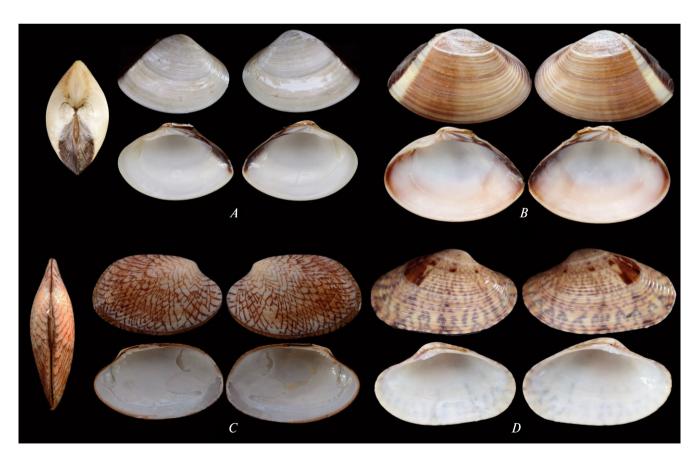


Fig. 4. *A – Meretrix meretrix* (47 mm), *B – Meretrix lyrata* (32 mm), *C – Paratapes undulatus* (73 mm), *D – Paphia euglypta* (56 mm).

Nguyen, 2005: p. 295, plate 90, fig. 8; Do and Le, 2015: p. 170, fig. 119.

Description. Shell length to 6 cm. Shell thick, moderately inflated with a variable, nearly equilateral to rather strongly inequilateral shape, trigonal-ovate in outline. Outer surface of shell smooth, except from low concentric growth marks. Outside of shell very variable in colour and pattern, under the transparent and glossy, pale straw-coloured periostracum; basically white and often flushed with deep purple brown on posterodorsal slope, or fawn to chestnut brown, plain or variously spotted, blotched or streaked with darker grey or brown. Interior porcelaneous white, sometimes stained with dark brown along posterodorsal margin.

Season of capture fisheries – exploited year-round.

Distribution in Vietnam. Common along the coast of Vietnam (Do, Le, 2015) in Long Hai, Vung Tau, Binh Tuan, Khanh Hoa, Sa Huynh, Hoi An, Da Nang, Hue, Quang Chi, Quang Binh, Ha Tinh, Nghe An, Thanh Hoa, Tay Binh, Quang Ninh, Hai Phong, etc. Habitat: sandy mud at 1–15 m (Nguyen, 2005).

In Nha Phu Lagoon – occurs on the sandy bottom.

Genus *Paphia* Röding 1798

10. *Paphia euglypta* (R. A. Philippi 1847) (Fig. 4*D*)

Venus euglypta R. A. Philippi 1847 (not document). Paphia euglypta: Okutani, 2000: p. 1015, plate 505 fig. 53; Hylleberg and Kilburn, 2003: p. 216; Nguyen, 2005: p. 299, plate 88, fig. 12; Do and Le, 2015: p. 176—177, fig. 123.

Description. Shell is medium-sized, height to 6 cm, elongate oval that is crushed to some extent. The outside surface is embellished with unevenly spaced low commarginal ribs. Colour orange-brown with rectangular dark brown spots. Interior white.

Season of capture fisheries — from April to November.

Distribution in Vietnam. Common along the coast of Vietnam (Do, Le, 2015). In Nha Trang, Hue, Hoi An, etc. Habitat: sandy bottom at 5–35 m (Nguyen, 2005).

In Nha Phu Lagoon — found on sandy and muddy bottoms.

Genus *Paratapes* Stoliczka 1870

11. Paratapes undulatus (Born 1778)

(Fig. 4*C*)

Venus undulata Born 1778 (Born, 1778)

Paratapes undulatus: Carpenter and Niem, 1998: p. 39, p. 324 fig. 25; Okutani, 2000: p. 1015, plate 505 fig. 58; Hylleberg and Kilburn, 2003: p. 217; Nguyen, 2005: p. 300, plate 90 fig. 3; Adrianov and Lutaenko, 2016: plate 18 figs K, L.

Description. Shell length to 8 cm. Shell moderately inflated, transversely elongate, elliptical-ovate in outline. Outer surface smooth and glossy, with shallow concentric growth marks. Outside of shell highly glossy, cream to brown, with a netted pattern of darker tan zigzag lines. Interior whitish.

Season of capture fisheries – exploited year-round.

Distribution in Vietnam. Commonly found in coastal waters (Do, Le, 2015); according to Nguyen, 2005: in Ha Tien, Ca Mau, Khanh Hoa, Phan Thiet, Da Nang, Hue, Hoi An, Quang Ninh, etc. Habitat: muddy bottom at 5–25 m.

In Nha Phu Lagoon — found on sandy and muddy bottoms.

Genus *Periglypta* Jukes-Browne 1914

12. Periglypta exclathrata (Sacco 1900)

(Fig. 3*D*)

Venus exclathrata Sacco 1900 (Sacco, 1900)

Periglypta exclathrata: Carpenter and Niem, 1998: p. 349, p. 322 fig. 12; Hylleberg and Kilburn, 2003: p. 217; Do and Le, 2015: p. 139-140, fig. 96.

Description. Shell length to 7.5 cm. Shell moderately inflated, markedly longer than high. Outer sculpture relatively fine, not strongly nodulose; hinge white. Outer with both concentric and radial sculpture. The outside shell is plate-shaped, with brown spots and dark brown stains. Inner side white.

Season of capture fisheries — from April to November.

Distribution in Vietnam. Found along the coastal strip of Vietnam, around islands (Do, Le, 2015).

In Nha Phu Bay – found in sand and mud.

Infraclass Pteriomorphia Beurlen 1944 Order Arcida Stoliczka 1871 Family Arcidae Lamarck 1809 Genus *Anadara* Gray 1847

13. *Anadara antiquata* (Linnaeus 1758)

(Fig. 5A)

Arca antiquata Linnaeus 1758 (Linnaeus, 1758)

Anadara antiquata: Abbott and Dance, 1982: p. 292; Carpenter and Niem, 1998: 145, fig. 18; Hylleberg and Kilburn, 2003: 146, plate 1, fig. 1; Nguyen, 2005: 242, plate 75, fig. 12; Do and Le, 2015: 50, fig. 31; Adrianov and Lutaenko, 2016: plate 1, figs E, F.

Description. Shell length commonly to 6 cm. Shell equivalve, solid, inequilateral, obliquely ovate and elongate in outline, with an extended posteroventral part. Forty radial ribs (35–44) at each valve. Outside of shell greyish white, often stained darker grey on umbonal and posterior areas; periostracum dark brown. Inner side white.

Season of capture fisheries — exploited year-round, concentrated from May to September.

Distribution in Vietnam. Commonly found in coastal waters (Do, Le, 2015). Occurs in the following areas: Tuy Hoa, Khanh Hoa, Ninh Thuan, Phan Thiet, Mui Ne, Ho Chi Minh City, Southeast Vietnam, Con Son Island, Hoi An, Cat Ba Island. Habitat: sandy mud at 1–5 m (Nguyen, 2005).

In Nha Phu Lagoon – found on many types of bottoms such as sandy bottoms and hard bottoms, the composition of which is mainly composed of dead corals and rocks.

Genus Tegillarca Iredale 1939

14. *Tegillarca granosa* (Linnaeus 1758) (Fig. 5*C*)

Arca granosa Linnaeus 1758 (Linnaeus, 1758)

Tegillarca granosa: Abbott and Dance, 1982: p. 293; Carpenter and Niem, 1998: p. 147, p. 145 fig.16;

Hylleberg and Kilburn, 2003: p. 148, plate 1 fig. 3; Nguyen, 2005: p. 244, plate 75 fig. 8; Do and Le, 2015: p. 57, fig. 36; Adrianov and Lutaenko, 2016: plate 2 figs I, J.

Description. Shell length commonly to 5 cm. Shell equivalve, thick and solid, ovate, strongly inflated, slightly longer than high and feebly inequilateral. Eighteen radial ribs (15–20) with wide interstices at each valve; ribs stout and distinctly rugose, bearing regular, often rectangular nodules. Outside of shell white under the yellowish brown periostracum. Inner side white, often tinged light yellow towards the umbonal cavity.

Season of capture fisheries — from March to September.

Distribution in Vietnam. Commonly found in coastal waters (Do, Le, 2015), Khanh Hoa, Ninh Thuan, Phan Thiet, Vung Tau, Long Hai, Ben Tre, Go Cong, Tra Vinh, Bac Lieu, Hon Khoi. (Ca Mau), Hon Trong (Kien Giang), Phu Yen, Binh Dinh, Da Nang, Hue, Quang Chi, Quang Binh, Ha Tinh,



Fig. 5. *A – Anadara antiquata* (42 mm), *B – Trisidos semitorta* (84 mm), *C – Tegillarca granosa* (31 mm), *D – Perna viridis* (65 mm).

Nghe An, Thanh Hoa, Ninh Binh, Tay Binh, Cat Ba Island, Quang Ninh, etc. Habitat: mud at 1–10 m (Nguyen, 2005).

In Nha Phu Lagoon – occurs on soft bottom near the estuary.

Genus Trisidos Röding 1798

15. *Trisidos semitorta* (Lamarck, 1819) (Fig. 5*B*)

Arca semitorta Lamarck 1819 (Lamarck, 1819)

Trisidos semitorta: Abbott and Dance, 1982: p. 294; Carpenter and Niem, 1998: p. 145, p. 143 fig. 1; Hylleberg and Kilburn, 2003: p. 153; Nguyen, 2005: p. 241, plate 75 fig. 12; Do and Le, 2015: p. 64-65, fig. 41; Adrianov and Lutaenko, 2016: plate 4 figs F, G.

Description. Shell large to 10 cm in length, heavy and inflated, sharply twisted on the posterior surface, umbones inflated off-centre and curved anteriorly. Surface sculptured with concentric growth folds and fine radial riblets. Outside of shell white to pink in colour. Inner side white.

Season of capture fisheries — exploited year-round, concentrated from May to September.

Distribution in Vietnam. Coastal waters (Do, Le, 2015), Khanh Hoa, Con Son Island, Northern Vietnam, etc. Habitat: sandy at 1–15 m (Nguyen, 2005).

In Nha Phu Lagoon — occurs on sandy, hard bottom and rocky areas.

Order Mytilida Férussac 1822 Family Mytilidae Rafinesque 1815 Genus *Perna* Philipsson 1788

16. *Perna viridis* (Linnaeus 1758) (Fig. 5*D*)

Mytilus viridis Linnaeus 1758 (Linnaeus, 1758)

Perna viridis: Abbott and Dance, 1982: p. 301; Carpenter and Niem, 1998: p. 172, p. 166 fig. 3; Okutani, 2000: p. 881, plate 438 fig. 12; Hylleberg and Kilburn, 2003: p. 156; Nguyen, 2005: p. 246, plate 79 fig. 10; Do and Le, 2015: p. 97, fig. 65; Adrianov and Lutaenko, 2016: plate 7 figs G, H.

Description. Shell length to 8 cm. Shell elongate, roughly trigonal-ovate in outline, swollen and pointed anteriorly, rounded and compressed posteriorly. Outer surface nearly smooth apart from concentric growth marks and faint radial lines. Outside of shell whitish under a bright periostracum which is dark brownish green anteriorly and olive-green to bright green posteriorly. Interior an iridescent pale bluish green, with a vivid green margin of periostracum.

Season of capture fisheries — exploited year-round, concentrated from March to November.

Distribution in Vietnam. Usually found in coastal waters at 0.5–5 m depth (Do, Le, 2015). Occurs in the provinces: Khanh Hoa, Phan Thiet, Can Gio, Phu Quoc Island, Hatien. Binh Dinh, Hue, Ha Tinh, Quang Ninh, Hai Phong, etc. Habitat: attached to rocks or wood in cluster 1–15 m (Nguyen, 2005).

In Nha Phu Lagoon – found in coastal alluvial areas (place between low tide and high tide), clinging in groups on rocky beaches.

Order Ostreida Férussac 1822 Family Isognomonidae Woodring 1925 Genus *Isognomon* Lightfoot 1786

17. *Isognomon isognomum* (Linnaeus 1758)

(Fig. 6*A*)

Ostrea isognomon Linnaeus 1758 (Linnaeus, 1758)

Isognomon isognomum: Carpenter and Niem, 1998: p. 192, p. 190 fig. 1; Okutani, 2000: p. 885, plate 440 fig. 5; Hylleberg and Kilburn, 2003: p. 158; Nguyen, 2005: p. 252, plate 78 figs 5, 8, 9; Adrianov and Lutaenko, 2016: plate 5 figs E, F.

Description. Shell height to 15 cm. Shell relatively high and narrow in outline, with undulating commissure and strong posteroventral elongation. Shape often very irregular, due to the confined space in which the shell grows and to the effect of repair. Outer surface with irregularly concentric lamellate processes, often encrusted with marine growths and corroded towards the umbones. Outside of shell bluish purple to almost black, often paler to whitish umbonally. Interior porcelaneous and similarly coloured on non-nacreous area; nacreous area much paler, with bluish purple hue.

Season of capture fisheries — from March to November.

Distribution in Vietnam. Nha Trang, Hai Phong, Quang Ninh (Do, Le, 2015), Khanh Hoa, Phan Thiet, Con Son Island, Northern Vietnam, etc. (Nguyen, 2005). Habitat: attached by byssus to rocks at 1–15 m (Nguyen, 2005).

In Nha Phu Lagoon — found in tidal areas with hard bottoms.

Family Margaritidae Blainville 1824 Genus *Pinctada* Röding 1798

18. Pinctada imbricata Röding 1798

(Fig. 6*B*)

Pinctada imbricata Röding 1798 (Röding, 1798)

Pinctada imbricata: Abbott and Dance, 1982: p. 302; Carpenter and Niem, 1998: p. 187, p. 183 fig. 8; Hylleberg and Kilburn, 2003: p. 156; Nguyen, 2005: p. 250, plate 79 fig. 15; Adrianov and Lutaenko, 2016: plate 7 figs I. J.

Description. Shell rather thin and small to medium sized (to 9 cm in height), relatively inflated,

subquadrate in outline, with a short and ill-defined posterior ear which is not drawn out into a wing-like process. Outer surface of shell, when not worn, with densely set, appressed and flattened, imbricating concentric scales and moderately small, radially projecting spines mostly preserved towards the margins. Outside of shell variable, uniform or with darker markings or radial rays, mostly of reds and browns, but sometimes of green and bronze coloration. Internal nacreous area highly iridescent.

Season of capture fisheries — from March to November.

Distribution in Vietnam. Khanh Hoa. Attached by byssus to sea whips, rocks or corals at 1-15 m (Dang et al., 2009).

In Nha Phu Lagoon — occurs on hard bottoms consisting mainly of rocks and dead corals.

19. *Pinctada margaritifera* (Linnaeus 1758) (Fig. 6*D*)

Mytilus margaritiferus Linnaeus 1758 (Linnaeus, 1758)

Pinctada margaritifera: Abbott and Dance, 1982: p. 301; Carpenter and Niem, 1998: p. 185, p. 183 fig. 6; Okutani, 2000: p. 881, plate 438 fig. 12; Hylleberg and Kilburn, 2003: p. 156; Nguyen, 2005: p. 249, plate 79 fig. 3, 5; Adrianov and Lutaenko, 2016: plate 7 figs G, H.

Description. Shell rather thick and large to very large (to 15 cm in length). Outer surface of valves, when not worn, with densely set, flattened, imbricating concentric scales and moderately long, parallel-sided and flattened spines with tapering or rounded ends; spines lying relatively flat on surface of valves, arranged in radial rows and often strongly projecting on shell margins. The shell is externally coloured greyish green with white or yellowish radial rows of scales, and brown to black margins. The inside of the shell is pearly with a pale blue or violet cast.

Season of capture fisheries – from March to November.

Distribution in Vietnam. Khanh Hoa, Phan Rang, Phan Thiet, Con Son Island, Phu Quoc Island, Nam Du Island, Quang Ninh, Hai Phong.

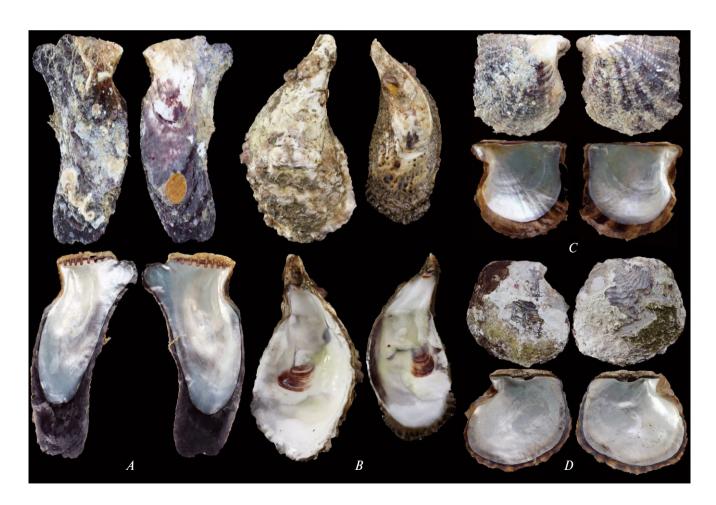


Fig. 6. $A-Isognomon\ isognomum\ (58\ mm),\ B-Pinctada\ imbricata\ (37\ mm),\ C-Magallana\ gigas\ (120\ mm),\ D-Pinctada\ margaritifera\ (63\ mm).$

Habitat: byssally attached to sea fans or rocks at 1-15 m (Nguyen, 2005).

In Nha Phu Lagoon — occurs on hard bottoms consisting mainly of rocks and dead corals.

Family Ostreidae Rafinesque 1815 Genus *Magallana* Salvi & Mariottini 2016

20. Magallana gigas (Thunberg 1793)

(Fig. 6*C*)

Ostrea gigas Thunberg 1793 (Thunberg, 1793)

Magallana gigas: MolluscaBase eds. (WoRMS, 2023)

Description. Shell small- to large-sized (length of about 8 cm), irregular but commonly higher than long, more or less inequivalve, attaching to hard objects by the umbonal part or whole surface of left valve. Shells can be white to off-white to grey, sometimes with brown or purple on the ridges.

Remarks. Based on molecular phylogenetic analysis, Sigwart et al. (2021) showed that the genus *Magallana* should be considered as a subgenus of the genus *Crassostrea*; however, in this study we rely on the information on species validity based on the WoRMS database.

Season of capture fisheries – exploited year-round.

Distribution in Vietnam. Commonly found in coastal waters (Do, Le, 2015).

In Nha Phu Lagoon — main species growing in the sea, in the wild; occurs on stony ground, clinging to substrate

Family Pinnidae Leach 1819 Genus *Atrina* Gray 1842

21. *Atrina pectinata* (Linnaeus 1767) (Fig. 7*A*)

Pinna pectinata Linnaeus 1767 (Linnaeus, 1767)

Atrina pectinata: Abbott and Dance, 1982: p. 300; Carpenter and Niem, 1998: p. 178, p. 177 fig. 4; Okutani, 2000: p. 887, plate 441 fig. 1; Hylleberg and Kilburn, 2003: p. 159, 160; Nguyen, 2005: p. 255, plate 77, fig. 7; Adrianov and Lutaenko, 2016: plate 9, figs C, D.

Description. Shell reaching a large size (length to 37 cm), usually rather thin, fragile, moderately inflated and triangularly wedge-shaped in outline, with a highly variable sculpture. Outer surface of valves with 15–30 radial ribs which may be smooth to densely set with short, open spines. Inner surface of shell with shallow grooves corresponding to the external radial ribs. Outside of shell slightly shiny, translucent olivaceous tan, often tinged with darker purplish brown or grey



Fig. 7. $A - Atrina \ pectinata \ (175 \ mm), \ B - Atrina \ vexillum \ (113 \ mm).$

toward the umbones. Interior similarly coloured, iridescent on nacreous area.

Season of capture fisheries – from May to September.

Distribution in Vietnam. Occurs in the following areas: Khanh Hoa, Southwest Vietnam, North Vietnam, etc. Found at 50–80 m (Nguyen, 2005).

In Nha Phu Lagoon – occurs in areas with hard bottoms consisting mainly of rocks and dead corals.

22. Atrina vexillum (Born 1778)

(Fig. 7B)

Pinna vexillum Born 1778 (Born, 1778)

Atrina vexillum: Abbott and Dance, 1982: p. 300; Carpenter and Niem, 1998: p. 179, p. 177 fig. 5; Okutani, 2000: p. 887, plate 441 fig. 7; Hylleberg and Kilburn, 2003: p. 160; Nguyen, 2005: p. 254, plate 77 fig. 10; Adrianov and Lutaenko, 2016: plate 7, figs K, L.

Description. Shell reaching a very large size (to 40 cm in length), thick and solid, inflated, variable in shape from triangular to hatchet-shaped or subglobular. Outer surface of valves with with 10–17 main radial ribs, often bearing scale-like spines, and with weaker interstitial riblets. Outside of shell dark reddish brown to nearly black, usually dull. Interior dark brown to black, iridescent on nacreous area.

Season of capture fisheries – from May to September

Distribution in Vietnam. Usually found in coastal waters (Do, Le, 2015). According to Nguyen, 2005 it is found in Khanh Hoa, Phan Thiet, Phan Rang, North Vietnam, habitat: gravel or sandy mud at 5–50 m.

In Nha Phu Lagoon – occurs in areas with hard bottoms consisting mainly of rocks and dead corals.

Order Pectinida Gray 1854 Family Pectinidae Rafinesque 1815 Genus *Amusium* Röding 1798

23. *Amusium pleuronectes* (Linnaeus 1758) (Fig. 8*A*)

Ostrea pleuronectes Linnaeus 1758 (Linnaeus, 1758)

Amusium pleuronectes: Abbott and Dance, 1982: p. 303; Carpenter and Niem, 1998: p. 103; Hylleberg and Kilburn, 2003: p. 165; Nguyen, 2005: p. 260, plate 80 fig. 3; Adrianov and Lutaenko, 2016: plate 11, figs A, B.

Description. Shell length commonly to 4–8 cm. Shell thin, medium sized, laterally compressed, almost circular in outline, gaping anteriorly and posteriorly. Outside of shell polished and nearly smooth, with only many faint concentric and radial lines. Colour: outside of left valve with light to deep pinkly brown of varying shades along concentric growth marks, and with darker radial lines and tiny white dots on umbonal area. Interior of left valve whitish, often with a pin-

kish hue on margins and central area, and with a brown blotch under the hinge. Right valve white externally and internally.

Season of capture fisheries — exploited year-round, concentrated from May to November.

Distribution in Vietnam. Commonly found in coastal waters (Do, Le, 2015). Occurs in the following areas: Nha Trang, Cam Ranh, Ca Na, Phan Thiet, Binh Thuan, Vung Tau, Tuy Hoa, Binh Dinh, Quang Ngai, Quang Nam, Da Nang, Nghe An, Thanh Hoa, Nam Dinh, Hai Phong, Quang Ninh. Found on soft bottom at 20–40m (Nguyen, 2005).

In Nha Phu Lagoon – found on sandy bottoms mixed with rocks and dead coral.

Genus Annachlamys Iredale 1939

24. Annachlamys striatula (Linnaeus 1758)

(Fig. 8E)

Ostrea striatula Linnaeus 1758 (Linnaeus, 1758)

Annachlamys striatula: Abbott and Dance, 1982: p. 306; Okutani, 2000: p. 905, plate 450 fig. 36; Hylleberg and Kilburn, 2003: p. 165; Nguyen, 2005: p. 260, plate 80 fig. 6; Adrianov and Lutaenko, 2016: plate 11 fig. E.

Description. Shell length commonly to 3–8 cm. Shell thick, sub circular in shape and is slightly longer than it is tall. Sculpture consists of approximately 19 broads, widely spaced radial ribs and numerous concentric stria. Colour externally white at right valve with weak comarginal bands and dark red at left valve white auricles. Interior surface white at two valves with dark red comarginal band at left valve, inner margins crenulate.

Season of capture fisheries – exploited year-round.

Distribution in Vietnam. Commonly found in coastal waters (Do, Le, 2015). Occurs in the following areas: Phan Rang, Ca Na, Khanh Hoa, etc. Habitat: sandy bottom at 1–25 m (Nguyen, 2005).

In Nha Phu Lagoon — found on sandy bottoms mixed with rocks and dead corals.

Genus *Decatopecten* G. B. Sowerby II 1839

25. *Decatopecten plica* (Linnaeus 1758)

(Fig. 8C)

Ostrea plica Linnaeus 1758 (Linnaeus, 1758)

Decatopecten plica: Abbott and Dance, 1982: p.307; Okutani, 2000: p. 907, plate 451 fig. 48; Hylleberg and Kilburn, 2003: p. 166; Nguyen, 2005: p. 261, plate 80 fig. 8.

Description. Shell thick, height to 5 cm, shell subequilateral, well round ventral margin, flat umbonal area. Outer surface of valves with 3–5 main radial ribs with concentric step and fine riblets on internal ribs.

Colour variable, yellow, orange or brown with lighter or darker markings, occasionally uniform in colour.

16

Season of capture fisheries – from May to November.

Distribution in Vietnam. Commonly found in coastal waters (Do, Le, 2015). Occurs in the following areas: Binh Thuan, North Vietnam, etc. Habitat: sandy bottom at 5–15 m (Nguyen, 2005).

In Nha Phu Lagoon – occurs on sandy bottom mixed with rocks, dead corals in the outer zone near the estuary.

Genus Mimachlamys Iredale 1929

26. *Mimachlamys sanguinea* (Linnaeus 1758) (Fig. 8*D*)

Ostrea sanguinea Linnaeus 1758 (Linnaeus, 1758)

Mimachlamys sanguinea: Abbott and Dance, 1982: p. 167; Carpenter and Niem, 1998: p. 204, p. 199 fig. 7;

Okutani, 2000: p. 903, plate 448 fig. 24; Hylleberg and Kilburn, 2003: p. 167; Nguyen, 2005: p. 262, plate 80 fig. 5.

Description. Shell solid, medium sized, height to 7 cm higher than long and rounded-ovate in outline. Both valves sculptured with numerous, regularly spaced, squamous primary radial ribs (22–27, usually 24), flanked by fine squamous secondary radial riblets, starting in the central part of the disc, and duplicating near the periphery. Inner surface plicated near ventral margin. Colour extremely variable, either patterned or uniform.

Season of capture fisheries — exploited year-round.

Distribution in Vietnam. Commonly found in coastal waters (Do, Le, 2015). Occurs in the following areas: Binh Thuan, Khanh Hoa, Phan Rang, Phan Thiet, etc. Habitat: bysally attached to rocks at 1–15 m (Nguyen, 2005).

In Nha Phu Lagoon — found on sandy bottoms mixed with rocks and dead corals.



Fig. 8. A – Amusium pleuronectes (74 mm), B – Spondylus squamosus (87 mm), C – Decatopecten plica (37 mm), D – Mimachlamys sanguinea (53 mm), E – Annachlamys striatula (56 mm).

Family Spondylidae Gray 1826 Genus *Spondylus* Linnaeus 1758

27. *Spondylus squamosus* Schreibers 1793 (Fig. 8*B*)

Spondylus squamosus Schreibers 1793 (Schreibers, 1793)

Spondylus squamosus: Abbott and Dance, 1982: p. 317; Carpenter and Niem, 1998: p. 213, p. 212 fig. 4; Okutani, 2000: p. 917, plate 456 fig. 3; Hylleberg and Kilburn, 2003: p. 171; Nguyen, 2005: p. 265, plate 81 fig. 14.

Description. Shell height to 9 cm. Shell highly variable in shape but roughly rounded-ovate to elongate-ovate in outline, inequivalve. Main spinose ribs often slightly more numerous on right valve (8–12 ribs on right valve, instead of 5–8 on left valve). Internal margins with crenulations corresponding with the outer radial sculpture. Colour of interstices white, darkbrown or brown-red, spines white; internally blue-white with a wide, variegated coloured crenulated margin, hinge brown.

Season of capture fisheries – from May to November.

Distribution in Vietnam. Commonly found in coastal waters (Do, Le, 2015) in the areas: Khanh Hoa, Con Son Island, Catba Island, etc. Habitat: attached to corals or rocks at 1–15 m (Nguyen, 2005).

In Nha Phu Lagoon — found on hard bottom among dead coral reefs.

DISCUSSION

In the Nha Phu Lagoon area between 2019 and 2022, a total of 536 commercial bivalves were collected, belonging to 27 species and 13 families. The greatest number of species was from the family Veneridae (8 species), followed by Pectinidae with 4 species, Arcidae with 3 species and the remaining families had 1–2 species each.

Due to natural conditions, bivalves in Nha Phu are primarily exploited during the dry season, which typically lasts from April to the end of September. They play a significant economic role as a food source and are also used in the production of handicrafts and medicines. Two main species, *Perna viridis* and *Magallana gigas*, are cultivated in the area and account for most of the food production. They are found in all cases, both among fishermen and in the market, their weight range 40–60% of all molluses. They are known for their ability to filter water and thrive in highly eutrophic environments, which is why they are often grown around fish cages or in beds.

Species belonging to the Margaritidae, Pinnidae, Pectinidae and Spondylidae families are predominantly found on coral reefs or hard bottoms and are primarily harvested through direct diving. These species have large shells, which are then processed into

handicrafts after the meat is extracted for food. In particular, *Pinctada margaritifera* is sought after for its nacreous shell and ability to create pearls, leading to its overexploitation. It is listed in the Vietnam Red Data Book, necessitating strict conservation and restoration measures. Species from the Isognomnidae, Psammobiidae and Solenidae families typically inhabit littoral and sublittoral areas, have reproductive capabilities and experience intensive growth, often forming commercial seafood sites.

According to the statistics compiled by Chinh (1980), Nguyen and Vo (1996), Vietnam is home to approximately 28 marine bivalve species of economic significance. These species include Tegillarca granosa (Linnaeus 1758), Anadara antiquata (Linnaeus 1758), Arca navicularis Bruguière 1789, Perna viridis (Linnaeus 1758), Modiolus philippinarum Hanley 1843, Amusium pleuronectes (Linnaeus 1758), Mimachlamys crassicostata (G. B. Sowerby II 1842), Magallana rivularis (A. Gould 1861), Pinctada fucata (A. Gould 1850), Pinctada maxima (Jameson 1901), Pinctada margaritifera (Linnaeus 1758), Pteria penguin (Röding 1798), Pinna vexillum Born 1778, Cyrenobatissa subsulcata (Clessin 1878), Geloina bengalensis (Lamarck 1818), Lucina philippinarum Reeve 1850, Tridacna saumosa Lamarck 1819, Dosinia laminata (Reeve 1850), Cyclina sinensis (Gmelin 1791), Meretrix meretrix (Linnaeus 1758), M. lyrata Sowerby II 1851, Katelysia rimularis (Lamarck 1818), Anomalocardia sgamosa (Linnaeus 1758), A. flexuosa (Linnaeus 1767), Mactra fourangularis Deshayes in Reeve 1854, Sanguinolaria diphos (Linnaeus 1771), Glaucome chinensis Gray 1828 and Potamocorbula laevis (Hinds 1843). Of these species, 12 economically important bivalves were discovered in the South-Central region. Phan D.N. and his colleagues investigated benthic resources in the central coastal region between 2008 and 2013, recording eight economically valuable bivalve species (Phan et al., 2016). The General Department of Fisheries reported a total of 42 economically valuable bivalve species found across Vietnam from 2016 to 2019. The decline of economically valuable benthic species in terms of composition is also widespread in Nha Phu Lagoon. According to Phan Duc Ngai's research, the number of species decreased from 25 species in 1965 to 16 species in 1966, and only 9 species were encountered during two research trips in November 2012 and May 2015 (Phan et al., 2016a). This decrease may be due to the short duration of the species composition survey, so the number of specimens was incomplete. Factors that may affect the benthic resources of the region include active exploitation of resources and destruction of biological habitat (mangroves and seagrasses) (Nguyen, Thai, 2013; Phan et al., 2016a). Therefore, to ensure the benthic biodiversity of Nha Phu Lagoon, it is necessary to develop an exploitation plan and zoning to reasonably exploit this resource.

Biodiversity resources support significantly to the development of economic sectors such as traditional

coastal fisheries, pond aquaculture, cage marine culture, hatcheries and juvenile collection from nature for extensive culture, collection of salangane bird nets and marine tourism. Recent development in Khanh Hoa province has resulted in a number of environment concerns, including: habitat loss and degradation, over-fishing, pollution and land/seascape degradation. In term of marine governance, there exists a series of issues to be considered, composing high conflict among development needs of diverse sectors, high demand on spaces of land and sea for development, competition among economic sectors and reduction of total revenue, social divergence due to conflicts and benefit sharing, and land – sea interaction and landbased impacts to the sea and ocean. In order to address above-mentioned socio-economic and environmental concerns, provincial policy makers and supporting organizations shall execute different solutions, including inter alia: Marine space planning, indicating prior targets of each area: coastal area of establishment of real no-take zone for maintaining living resources and conser-vation of endangered species; establishment of fisheries refugia to support resource recruitment as a basis for sustainable fisheries; Involvement of private sector and local communities in management and use of resources; development of environment friendly offshore marine culture; application of sea ranching to restore and develop high value fisheries resources such as abalone, sea cucumber, limpet, cone shell...; and research on biodiversity and resilience of coastal ecosystems to changes of anthropogenic activities and natural processes for adaptive management to sustainable tourism and fisheries.

ACKNOWLEDGMENTS

The authors grateful to the staff of Coastal Branch of Joint Vietnam-Russia Tropical Science and Technology Research Center, for their comprehensive support for the study.

FUNDING

The study was financially supported by the framework of a project at the Joint Vietnam-Russia Tropical Science and Technology Research Center under Decision № 1113/QĐ-TTNĐVN.

ETHICS APPROVAL AND CONSENT TO PARTICIPATE

This work does not contain any studies involving human and animal subjects that conform to the criteria of Directive 2010/63/EU.

CONFLICT OF INTEREST

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

REFERENCES

- Abbott R.T., Dance S.P., 1982. Compendium of seashells: a full-color guide to more than 4,200 of the world's marine shells. Odyssey Publishing: CA. 411 p.
- *Adrianov A.V., Lutaenko K.A.,* 2016. Biodiversity of the Western part of the South China Sea. Dalnauka: Vladivostok. 502 p.
- Bieler R., Mikkelsen P.M., Giribet G., 2013. Bivalvia a discussion of known unknowns // Amer. Malac. Bull. V. 31(1). P. 123–133.
- Born I. von, 1778. Index rerum naturalium Musei Cæsarei Vindobonensis. Pars I.ma. Testacea. Verzeichniß der natürlichen Seltenheiten des k. k. Naturalien Cabinets zu Wien. Erster Theil. Schalthiere. Vindobonae [Vienna]; (Kraus). [1–40], 1–458 [1–82].
- Born I. von, 1780. Testacea Musei Cæsarei Vindobonensis, quæ jussu Mariæ Theresiæ Augustæ disposuit et descripsit. Vindobonæ [Vienna]. (Kraus). P. I-XXXVI [= 1–13], 1–442, Tab. 1–18.
- Boyce D.G., Lotze H.K., Tittensor D.P., Carozza D.A., Worm B., 2020. Future ocean biomass losses may widen socioeconomic equity gaps // Nat. Commun. V. 11(1). P. 2235. https://doi.org/10.1038/s41467-020-15708-9
- Carpenter K.E., Niem V.H., 1998. FAO species identification field guide for fishery purposes. The living marine resources of the Western Central Pacific // V. 1: Seaweeds, corals, bivalves and gastropods. Food and Agriculture Organization of the United Nations. Rome. 686 p.
- *Chinh N.*, 1980. Some species of molluscs (Mollusca) have great economic value in the sea of Vietnam // Collection of Marine Research Works. P. 153–173.
- Costello K.E., Lynch S.A., O'Riordan R.M., McAllen R., Culloty S.C., 2021. The Importance of Marine Bivalves in Invasive Host—Parasite Introductions // Frontiers in Marine Science. 8. https://doi.org/10.3389/fmars.2021.609248
- Dang N.T., Nguyen T.A., Nguyen T.C., Nguyen V.C.., Bui D.C., Nguyen X.D., Dang P.N., Ho D.T., Hong P.N., Nguyen K.H., Nguyen T.N., Nguyen Q.P., Nguyen H.P., Nguyen V.T., Vo S.T., Nguyen N.T., Nguyen H.Y., 2009. East Sea // Tom 4. Marine biology and ecology. Hanoi National University. Vietnam. 458 p.
- Do C.T., Le T.T., 2015. Commercial marine bivalves (Bivalvia) in Vietnam. Natural science and technology. Vietnam. 266 p.
- FAO, 2020. The State of World Fisheries and Aquaculture 2020. Sustainability in action. Rome.
- Fredston-Hermann A.L., O'Dea A., Rodriguez F., Thompson W.G., Todd J.A., 2013. Marked Ecological Shifts in Seagrass and Reef Molluscan Communities Since the Mid-Holocene in the Southwestern Caribbean // Bulletin of Marine Science. 89(4). P. 983–1002. https://doi.org/10.5343/bms.2012.1077

- Gosling E.M., 2003. Bivalve molluscs: biology, ecology, and culture. Oxford: Fishing News Books, Malden, MA. 443 p.
- Halpern B.S., Frazier M., Potapenko J., Casey K.S., Koenig K., Longo C., Lowndes J.S., Rockwood R.C., Selig E.R., Selkoe K.A., Walbridge S., 2015. Spatial and temporal changes in cumulative human impacts on the world's ocean // Nature Communications. V. 6(1). https://doi.org/10.1038/ncomms8615
- *Hiscock K.*, 2014. Marine Biodiversity Conservation: A practical approach. Routledge: London. 318 p.
- Huber M., 2015. Compendium of bivalves 2 // A full-color guide to the remaining seven families. A systematic listing of 8,500 bivalve species and 10,500 synonyms. ConchBooks: Hackenheim, Germany. 907 p.
- Hylleberg J., Kilburn R.N., 2003. Marine molluscs of Vietnam: annotations, voucher material and species in need of verification. Phuket: Phuket Marine Biological Center. 184 p.
- Jonas J.H., 1844. Vorläufige Diagnosen neuer Conchylien welche ausführlicher beschrieben und abgebildet nächstens erscheinen warden // Zeitschrift für Malakozoologie. V. 1. P. 33–37.
- Lamarck J.B., 1818. Histoire naturelle des Animaux sans Vertèbres, préséntant les caractères généraux et particuliers de ces animaux, leur distribution, leurs classes, leurs familles, leurs genres, et la citation des principales espèces qui s'y rapportent; precedes d'une Introduction offrant la determination des caracteres essentiels de l'animal, sa distinction du vegetal et desautres corps naturels, enfin, l'exposition des Principes fondamentaux de la Zoologie. Paris, Deterville, V. 5. 612 p.
- Lamarck J.B., 1819. Histoire naturelle des animaux sans vertèbres. Paris: published by the author. Tome 6(1): vi + 343 p.
- Landman N.H., Mikkelsen P.M., Bieler R., Bronson B., 2001. Pearls: a natural history. New York: H.N. Abrams in association with the American Museum of Natural History and the Field Museum. 232 p.
- Linnaeus C., 1758. Systema Naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Laurentius Salvius: Holmiae. Editio decima, reformata [10th revised edition]. V. 1. 824 p.
- Linnaeus C., 1767. Systema naturae per regna tria naturae: secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Ed. 12. 1., Regnum Animale. 1 & 2. Holmiae [Stockholm], Laurentii Salvii. P. 1–532 [1766] P. 533–1327 [1767].
- Lotze H.K., Coll M., Dunne J.A., 2010. Historical Changes in Marine Resources, Food-web Structure and Ecosystem Functioning in the Adriatic Sea, Mediterranean // Ecosystems. V. 14(2). P. 198–222. https://doi.org/10.1007/s10021-010-9404-8
- Martins R., Sampaio L., Quintino V., Rodrigues A.M., 2014. Diversity, distribution and ecology of benthic

- molluscan communities on the Portuguese continental shelf // Journal of Sea Research. V. 93. P. 75–89.
- Ministry of agriculture and rural development, Directorate of Fisheries, 2021. Report "Planning on protection and exploitation of aquatic resources in the period of 2021-2030, with a vision to 2050. Vietnam. 472 p.
- National Research Council (NRC), 2000. Clean coastal waters: understanding and reducing the effects of nutrient pollution. National Academy Press: Washington, DC. 428 p.
- Nguyen H.H., Tong P.H.S., Bui H.L., Vo T.C., Phan M.T., Lau V.K., Nguyen M.T., Nguyen X.H., Dat D.N., Luu H., 2016. Report: Building a digital database of ocean elements from VNREDSat-1 image source and other remote sensing images for the coastal area of Ninh Thuan Binh Thuan to serve sustainable marine economic development. Institute of Oceanography, Vietnam Academy of Science and Technology. Vietnam.
- Nguyen H.P., Vo S.T., 1996. Some main resources of bivalve (Bivalvia Mollusca) in marine water of Vietnam // Collection of Marine Research Works. Vietnam. P. 9–16.
- Nguyen K.P., Bui H.L., Phung C.S., Le Q.T., 2009. Report "Assessment of environmental risks in Van Phong bay area, Khanh Hoa province". University of Natural Sciences National University Ho Chi Minh City. Vietnam.
- *Nguyen N.T.*, 2005. Shells of Vietnam. ConchBooks: Hackenheim. 338 p.
- Nguyen T.T.T, Le T.V.., Vo S.T., Bui H.L., 2010. Report "Clarifying the scientific basis to build solutions for aquaculture development". Institute of Oceanography, Vietnam Academy of Science and Technology. Vietnam.
- Nguyen V.L., Thai M.Q., 2013. Status of exploitation of aquatic resources in Nha Phu lagoon // Proceedings of the 2012 East Sea International Conference. Vietnam.
- Niebuhr C., 1775. Descriptiones animalium avium, amphibiorum, piscium, insectorum, vermium; quae in itinere orientali observavit Petrus Forskål. Post mortem auctoris edidit Carsten Niebuhr. Hauniae. 1–20 + i-xxxiv + 1–164, map.
- *Okutani T.*, 2000. Marine Mollusks in Japan. Tokyo, Japan: Tokai University Press. 1224 p.
- Pham V.T., Nguyen X.H., 2006. Report "Research on environmental dynamics of coastal lagoons in Central Vietnam as a basis for choosing management options Topic: Overview of environmental quality and protozoa of lagoons in Central Vietnam". Institute of Marine Natural Resources and Environment, Vietnam Academy of Science and Technology. Vietnam.
- Pham V.T., Bui H.L., Le T.V., Tong P.H.S., Nguyen X.H., Bui M.S., 2010. Report "Study the environmental status of Cam Ranh Bay to serve the socio-economic development of Cam Ranh". Nha Trang Institute of Oceanography, Vietnam National Center for Natural Science and Technology. Vietnam.

- Phan D.N., Vo S.T., Nguyễn V.L., Hua T.T., 2016a. The characteristics and changes of benthic resources in Nha Phu waters, Khanh Hoa province // Journal of Marine Science and Technology. V. 16(3). P. 328–335.
- Phan D.N., Vo S.T., Nguyễn V.L., Hua T.T., Nguyen A.K., 2016. Characteristics of benthic resources in the central lagoon waters // Journal of Marine Science and Technology. V. 16(1). P. 80–88.
- Pitacco V., Mistri M., Ferrari C.R., Munari C., 2018. Heavy metals, OCPs, PAHs, and PCDD/Fs contamination in surface sediments of a coastal lagoon (Valli di Comacchio, NW Adriatic, Italy): Long term trend (2002–2013) and effect on benthic community // Marine Pollution Bulletin. V. 135. P. 1221–1229. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2018.08.057
- Röding P.F., 1798. Museum Boltenianum sive Catalogus cimeliorum e tribus regnis naturæ quæ olim collegerat Joa. Fried Bolten, M. D. p. d. per XL. annos proto physicus Hamburgensis. Pars secunda continens Conchylia sive Testacea univalvia, bivalvia & multivalvia. Trapp, Hamburg, viii + 199 p.
- Sacco F., 1900. I molluschi dei terreni terziarii del Piemonte e della Liguria // Parte XXVIII. (Isocardiidae, Cyprinidae, Veneridae, Petricolidae, Cyrenidae e Sphaeridae). Carlo Clausen, Torino, 98 p., 14 pl.
- Schreibers K., 1793. Versuch einer vollständigen Conchylienkenntniß nach Linnes System. Wien. (Kurzbeck). Erster Band. Von den Schnecken. [1–12], 1–446, [447]. Zweyter Band. Von den Muscheln. p. [1–9], 1–416.
- Sigwart J.D., Wong N.L.W., Esa Y., 2021. Global controversy in oyster systematics and a newly described species from SE Asia (Bivalvia: Ostreidae: Crassostreinae) // Marine Biodiversity, V. 51. P. 1–16. https://doi.org/10.1007/s12526-021-01203-x
- Smyth A.R., Murphy A.E., Anderson I.C., Song, B., 2017. Differential Effects of Bivalves on Sediment Nitrogen Cycling in a Shallow Coastal Bay // Estuaries and Coasts. V. 41(4). P. 1147–1163.

- Sowerby G.B. II, 1851. Monograph of the genus Cytheraea in G.B. Sowerby II (ed.), Thesaurus conchyliorum, or monographs of genera of shells. London, privately published. V. 2 (12): 611–648, pl. 127–136.
- Steeves L.E., Filgueira R., Guyondet T., Chassé J., Comeau L., 2018. Past, Present, and Future: Performance of Two Bivalve Species Under Changing Environmental Conditions // Frontiers in Marine Science. V. 5. 184 p.
 - https://doi.org/10.3389/fmars.2018.00184
- Strehlow H.V., Peter K.J., 2004. Community action to protect fishery resources in Nha Phu Lagoon, Vietnam. Paper presented at the Annual Conference on Tropical and Subtropical Agricaltural and Natural Resourse Managenment. Humboldt University of Berlin, Germany.
- *Thunberg C.P.*, 1793. Tekning och Beskrifning på en stor Ostronsort ifrån Japan. Kongliga Vetenskaps Academiens Nya Handlingar. 14(4–6): 140–142, 1 pl.
- Turgeon D.D, Lyons W.G., Mikkelsen P., Rosenberg G., Moretzsohn F., 2009. Bivalvia (Mollusca) of the Gulf of Mexico // Gulf of Mexico origins, waters, and biota. Texas A&M University Press. P. 711–744.
- Võ V.N., Nguyen V.D., Dang H.G.S., Vo T.N.T., Tran T.H., Nguyen N.A., Nguyen T.C., Vo H.A., Vo V.T., Pham V.T., 2018. Report "Survey and evaluate environmental quality and propose solutions to improve and limit environmental pollution in lobster farming areas in Xuan Dai Bay, Phu Yen province". Aquaculture Research Institute III. Vietnam.
- Weitzman J., Steeves L., Bradford J., Filgueira R., 2019. Far-Field and Near-Field Effects of Marine Aquaculture // World Seas: An Environmental Evaluation. P. 197–220.
- Wijsman J.W.M., Troost K., Fang J., Roncarati A., 2019. Global Production of Marine Bivalves. Trends and Challenges // Goods and Services of Marine Bivalves // Springer International Publishing: Cham. P. 7–26.
- WoRMS, 2023. https://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=105. Accessed on 11 October 2023.

БИОРАЗНООБРАЗИЕ ПРОМЫСЛОВЫХ МОРСКИХ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ В ЛАГУНЕ НЯФУ, ПРОВИНЦИЯ КХАНЬХОА. ЮЖНО-ПЕНТРАЛЬНЫЙ ВЬЕТНАМ

Нгуен Тхи Лан^{1,*}, Полина Ю. Дгебуадзе², Фан Чонг Хуан¹

¹Приморское отделение Совместного Российско-Вьетнамского Тропического научно-исследовательского и технологического центра, Нячанг, Кханьхоа, 57000 Вьетнам

²Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова, Российская академия наук, Москва, 119071 Россия

*e-mail: nguvenlanst1805@gmail.com

Работа выполнена в рамках совместного проекта Российско-Вьетнамского Тропического научно-исследовательского и технологического центра по изучению организмов-индикаторов морской срелы в Южно-Пентральном регионе Вьетнама. Ланное исследование было сосредоточено на прибрежных районах со значительным антропогенным воздействием и показало, что биологические ресурсы напрямую влияют на средства к существованию и деятельность населения прибрежных районов. Эти ресурсы динамичны и подвержены воздействию как человеческих, так и природных факторов. Сбор материала осуществлялся с помощью грабель с сетчатым мешком на конце для отбора проб из зоны мягкого дна. На участках с твердым субстратом и илистым дном использовалось водолазное снаряжение. Кроме того, при сборе материала несколько образцов моллюсков были получены от рыбаков, которые ловят морских организмов в этой лагуне. Сравнивая полученные результаты с предыдущими исследованиями разнообразия двустворчатых моллюсков в этом районе, можно сделать вывод, что в лагуне Ня Фу обитает множество экономически ценных видов двустворчатых моллюсков. Всего было обнаружено двадиать семь видов двустворчатых моллюсков из тринадиати семейств. причем наибольшее количество видов (восемь видов) приходится на семейство Veneridae. Наиболее многочисленными в уловах были представители семейств Ostreidae и Mytilidae, которые в основном состоят из Magallana gigas (Thunberg 1793) и Perna viridis (Linnaeus 1758) и которых культивируют в лагуне. Эти два вида не только имеют экономическую ценность, но и играют важнейшую роль в морских экосистемах, фильтруя воду и задерживая органические остатки в окружающей среде.

Ключевые слова: морские моллюски, экономическая ценность, роли в экосистеме

УДК 595.444.3(517.3)

A NEW SPECIES OF THE WOLF SPIDER GENUS MONGOLICOSA (ARANEAE, LYCOSIDAE) FROM MONGOLIA

© 2024 S. L. Esyunin^{a, *}, A. L. Ustinova^{a, **}, B. Tsagaanbileg^{b, c, ***}

^aPerm State University, Perm, 614600 Russia
^bWestern Region Ecological Research Station, Khovd Branch, National University of Mongolia, Khovd,
Jargalant, 84153 Mongolia
^cProgress Secondary School, Khovd, Jargalant, 84140 Mongolia
*e-mail: esyunin@mail.ru
**e-mail: anastasiya-ustinova-98@mail.ru
***e-mail: b.tsagaanbileg@gmail.com
Received January 01, 2024
Revised February 06, 2024
Accepted February 07, 2024

A diagnosis and an illustrated description of *Mongolicosa uvs* Esyunin et Ustinova sp. n. from the Uvs Province of Mongolia is provided, based on both sexes. The new species belongs to the *pseudoferruginea* group and appears to be especially similar to *M. glupovi* Marusik, Azarkina et Koponen 2004, yet differing in having a wide septal stem of the epigyne and an elongated terminal apophysis of the male palp.

Keywords: spider, taxonomy, western Mongolia **DOI:** 10.31857/S0044513424040023, **EDN:** UYXSVY

Mongolicosa Marusik, Azarkina et Koponen 2004 is a small wolf spider genus accounting for 12 named species (WSC, 2024), which are classified in two species groups (Marusik et al., 2004). The range of the genus covers the mountainous regions of northwestern China, western Mongolia and southern Siberia. According to Fomichev and Marusik (Fomichev, Marusik, 2017, 2018), Mongolicosa species are highly specialised to inhabit rocky screes at high mountains. The majority of species remain known only from their type localities and are believed to be endemic to small mountain systems. Only two species, M. glupovi Marusik, Azarkina et Koponen 2004 and M. pseudoferruginea (Schenkel 1936), are relatively widespread (Marusik et al., 2004). Therefore, Fomichev and Marusik (2017) suspected that an actual species diversity of *Mongolicosa* in western Mongolia is much higher than that known to date, and new species would be discovered from there. Thus, it is not surprising that a comparatively small general spider sample collected by the third author from western Mongolia contains a new Mongolicosa species. Prior to this study, six species of this genus have been known from the Mongolian Altai (Marusik et al., 2004; Fomichev, Marusik, 2017, 2018). The aim of the present paper is to diagnose and describe a new, seventh species from this region.

The holotype and paratype of new species are deposited in the Zoological Museum of the Moscow State University, Moscow, Russia (ZMMU; curator K.G. Mikhailov). Stacks of colour images were manually

generated using an Olympus OMD EM-10 digital camera with a Panasonic Lumix H-H025 25 mm f/1.7 lens mounted on a Zeiss microscope. SEM micrographs were made by means of Hitachi TM3000 SEM microscope with BSE (back-scattered electrons) at the Perm State University. The terminology of the palp and epigyne morphology follows Marusik et al. (2004), with additions by Fomichev (2021). In the following description, leg podomeres are abbreviated as follows: Fm – femur, Pt – patella, Tb – tibia, Mt – metatarsus, Tr – tarsus; leg spination: a – apical, d – dorsal, pl and rl – pro- and retrolateral, v – ventral. The sequence of leg segment measurements is as follows: total length (Fm, Pt, Tb, Mt, Tr). All measurements are given in millimeters.

Mongolicosa uvs Esyunin et Ustinova sp. n. (Figs 1–3)

Material. Holotype, \mathfrak{P} , Mongolia, Uvs Province, Türgen Somon, 49°51'3666" N 91°31'8006" E, mountain steppe, 13.06.2021, B. Tsagaanbileg. Paratype, 1 \mathfrak{P} , together with holotype.

Diagnosis. *Mongolicosa uvs* Esyunin et Ustinova sp. n. belongs to the *pseudoferruginea* species group (sensu Marusik et al., 2004). In the shape of the epigynal septum and fovea, and the wide embolus having a small spine in its basal part, it is most similar to the generotype *M. glupovi*. The new species differs from *M. glupovi*

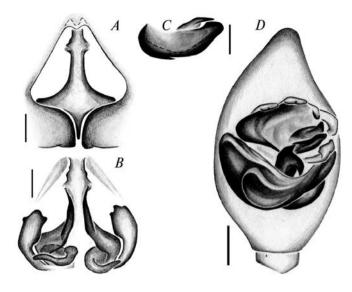


Fig. 1. Copulatory organs of *Mongolicosa uvs* Esyunin et Ustinova sp. n.: A – epigyne, ventral view; B – endogyne, dorsal view; C – embolus with terminal apophysis; D – palp, ventral view. Scale bar: 0.1 mm.

in having the wide septal stem (SS) of the epigyne (Figs 1A, 2A) and the elongated terminal apophysis of the male palp (Fig. 3B, 3C), compared to the narrow septal stem and the short, spine-like terminal apophysis in M. glupovi (Marusik et al., 2004: figs 208–210, 185).

The female of the new species is also similar to those of *M. ozkutuki* Fomichev et Marusik 2018, *M. pseudo-ferruginea* (Schenkel 1936) and *M. uncia* Fomichev et Marusik 2017, but *M. uvs* Esyunin et Ustinova sp. n. can be easily distinguished by the ovoid fovea (Fig. 2*A*), compared to the pear-shaped fovea in the related species (Marusik et al., 2004: fig. 218; Fomichev, Marusik, 2017: fig. 3*D*; Fomichev, Marusik, 2018: fig. 8*d*).

Description. Holotype female. Total length 7.5. Carapace 3.5 long, 2.9 wide; dark-brown (almost black); clypeus brown. Cephalic part of carapace densely covered with long black setae. Chelicerae black-brown, with long protruding setae. Legs and palps black-brown; coxae black with yellow basal spots. Labium black, with a distal-apical light brown swelling: endites black, with yellow inner edge and basal spot. Sternum black, densely covered with grey protruding setae. Abdomen dorsally and laterally black, densely covered with grey hears and black setae; ventrally black, with two longitudinal rows of yellow dots, densely covered with gray setae. Measurements of leg segments: I: 9.18 (2.68, 1.00, 2.13, 2.18, 1.20); II: 10.88 (3.00, 1.38, 2.53, 2.60, 1.38); III: 11.13 (2.88, 1.28, 2.45, 3.13, 1.40); IV: 15.45 (3.68, 1.43, 3.40, 5.00, 1.95). Measurements of palp segments: 4.50 (1.40, 0.73, 1.13, -, 1.25). Spination of legs: Fm I d 1-2-3, pl 0-1-4, rl 0-1-2; II and III: d 1-1-1, pl 0-1-1, rl 0-1-1; IV: d 1-1-1, pl 0-1-1, rl 0-0-1; Tb I: d 1-1-0, pl 0-2-0, rl 0-2-0, v 2-2+2-2a; II: d 1-0-0, pl 1-1-0, rl 1-1-0, v 2-2+2-2a; III and IV: d 1-1-0, pl 1-1-0, rl 1-1-0, v 2-2-2a. Spination of

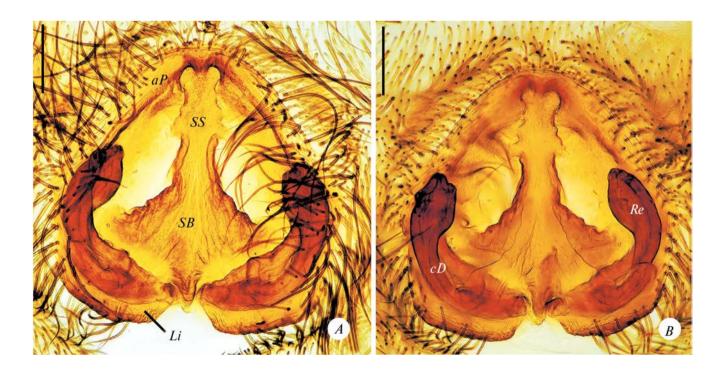


Fig. 2. Epigyne of *Mongolicosa uvs* Esyunin et Ustinova sp. n.: A – ventral view; B – dorsal view. Abbreviations: aP – apical pocket, cD - copulatory duct, Li – lip of the epigyne, Re – receptacle, SB – septal base, SS – septal stem. Scale bar: 0.1 mm.

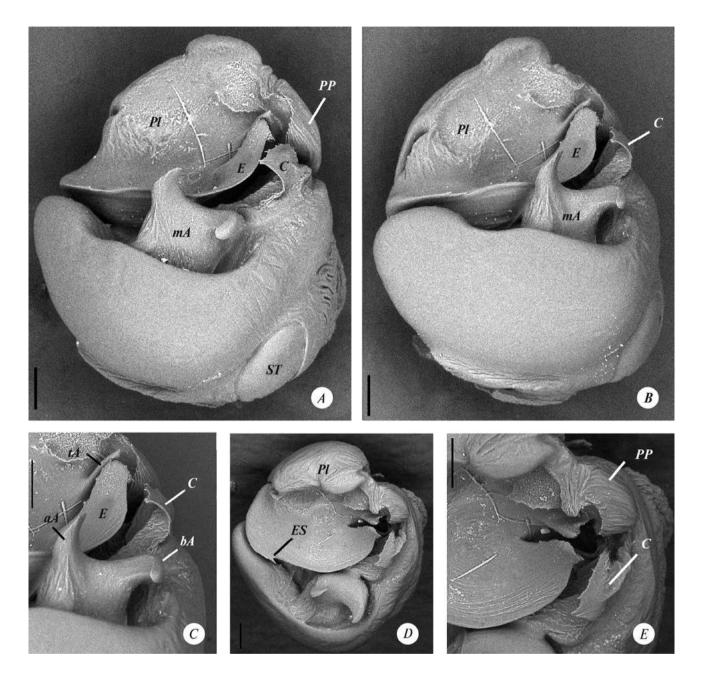


Fig. 3. Male palp of *Mongolicosa uvs* Esyunin et Ustinova sp. n., scanning electron micrographs: A – bulbus, ventral view; B – same, posterio-vental view; C – median apophysis; D – bulbus, anterior view; E – tip of embolus, anterior view. Abbreviations: aA – apical arm of mA, bA – basal arm of mA, C – conductor, E – embolus, ES – embolic spine, mA – median apophysis, PI – palea; PP – palea processor, ST – subtegulum; tA – terminal apophysis. Scale bar: 0.1 mm.

pedipalp: Fm d1-1-2, pl 0-0-1, rl 0-0-1; Pt d 1-1, pl 1, rl 1; Tb d 0-1-0, pl 2-0-0; Tr d 1-0-0, pl 2-1-0, rl 2-1-0.

Epigyne as in Figs 1A, 1B and 2: fovea triangle, its anterior part shorter than posterior one; apical pockets (aP) closely spaced; septum widened posteriorly, forming diamond-shaped base (SB); lips (Li) almost touching each other; receptacles (Re) well distinguishable from copulatory ducts (cD), not converging, head of receptacles spaced under edges of fovea.

Paratype male (abdomen damaged, dry). Total length more than 7.5. Carapace 3.6 long, 2.8 wide. Body colouration as in the female. Palp colouration: femur and proximal part of patella dark brown, distal part of patella almost black, tibia and cymbium black with dense black hairs. Abdomen grey, densely covered with grey hears and black setae. Measurements of leg segments: I: 11.83 (3.05, 1.45, 2.88, 2.90, 1.55); II: 11.78 (3.00, 1.43, 2.68, 3.10, 1.58); III: 12.18 (3.00, 1.30,

2.55, 3.75, 1.58); IV: 16.25 (3.65, 1.53, 3.45, 5.50, 2.13). Spination of legs: Fm I d 1-1-0, pl 0-0-2, rl 0-1-1; II d 1-1-1, pl 0-1-2, rl 0-1-1; III: d 1-1-1, pl 0-1-1, rl 0-1-1; IV: d 1-1-1, pl 0-1-1, rl 0-0-1; Tb I and II: d 1-1-0, pl 1-1-0, rl 1-1-0, v 2-2+2-2a; III and IV: d 1-1-0, pl 1-1-0, rl 1-1-0, v 2-2-2a. Spination of pedipalp: Fm d 1-1-2, pl 0-0-1, rl 0-0-1; Pt d 1-1, pl 1, rl 1; tibia and cymbium covered with dense black setae.

Palp as in Figs 1D and 3: median apophysis with 2 arms, of which the apical arm (aA) pointed, and basal arm (bA) hook-shaped; palea with laminar large process (PP); embolus wide with small embolic spine (ES) in basal part (Fig. 1C), terminal apophysis (tA) straight, not extending beyond embolus.

Etymology. The specific epithet is a noun in apposition taken from the type locality.

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors are grateful to Gulli Sh. Farzalieva (Perm State University, Perm, Russia) and Andrey V. Grischenko (Perm State University, Perm, Russia) for producing digital photographs and SEM micrographs, respectively. Our cordial thanks go to Aleksandr A. Fomichev (Barnaul, Russia) for constructive comments on the manuscript. Special thanks go to Dmitri V. Logunov (ZISP, St Petersburg, Russia) for editing the English of the final draft.

FUNDING

This work was supported by ongoing institutional funding. No additional grants to carry out or direct this particular research were obtained.

ETHICAL APPROVAL AND CONSENT TO PARTICIPATE

This work does not contain any studies involving living animals. All studied materials was obtained from the zoological collection of the Department of Invertebrate Zoology and Aquatic Ecology, Perm State Uversity (Perm, Russia).

CONFLICT OF INTEREST

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

REFERENCES

- 1. Fomichev A.A., 2021. New data on the wolf spiders from the Acantholycosa-complex (Araneae: Lycosidae) from the South Siberia // Zootaxa. V. 5026. № 4. P. 567–585.
- Fomichev A.A., Marusik Yu.M., 2017. A survey of East Palaearctic Lycosidae (Araneae). 12. Two new Mongolicosa species from Mongolia // Zootaxa. V. 4221. № 2. P. 233–241.
- 3. Fomichev A.A., Marusik Yu.M., 2018. Five new species of the Acantholycosa-complex (Araneae: Lycosidae) from Mongolia // Zootaxa. V. 4497. № 2. P. 271–284.
- Marusik Yu.M., Azarkina G.N., Koponen S., 2004. A survey of east Palearctic Lycosidae (Aranei). II. Genus Acantholycosa F. Dahl, 1908 and related new genera // Arthropoda Selecta. (2003). V. 12. № 2. P. 101–148.
- 5. WSC, 2024. World Spider Catalog. Version 24.5. Natural History Museum Bern. Online at http://wsc. nmbe.ch. Accessed on 16 January 2024.

НОВЫЙ ВИД ПАУКОВ-ВОЛКОВ РОДА MONGOLICOSA (ARANEAE, LYCOSIDAE) ИЗ МОНГОЛИИ

С. Л. Есюнин ^{1, *}, А. Л. Устинова ^{1, **}, Б. Цагаанбилэг ^{2, 3, ***}

¹Пермский государственный национальный исследовательский университет, Пермь, 614600 Россия
²Западная региональная экологическая исследовательская станция

при Ховдском филиале Национального университета Монголии, Ховд, Жаргалант, 84153 Монголия ³Средняя школа "Прогресс", Ховд, Жаргалант, 84140 Монголия

*e-mail: eyusnin@mail.ru

**e-mail: anastasiya-ustinova-98@mail.ru

***e-mail: b.tsagaanbileg@gmail.com

Приведены диагноз и иллюстрированное описание *Mongolicosa uvs* Esyunin et Ustinova sp. п. для самок и самцов из Увс аймака Монголии. Новый вид принадлежит к группе видов *pseudoferruginea*, где он наиболее близок к *M. glupovi* Marusik, Azarkina et Koponen 2004. *Mongolicosa uvs* Esyunin et Ustinova sp. п. отличается от последнего вида широкой ножкой септума эпигины самки и удлиненным терминальным отростком пальпы самца.

Ключевые слова: паук, таксономия, Западная Монголия

УДК 595.341.5(282.256.341)

ПЕРВАЯ НАХОДКА CANTHOCAMPTUS (CANTHOCAMPTUS) MICROSTAPHYLINUS WOLF 1905 (HARPACTICOIDA, COPEPODA) В ПРИБРЕЖНО-СОРОВОЙ ЗОНЕ ОЗЕРА БАЙКАЛ

© 2024 г. Т. М. Алексеева^{а, *}, Е. Б. Фефилова^b, Н. Г. Шевелева^a, О. А. Тимошкин^a

^aЛимнологический институт СО РАН, ул. Улан-Баторская, 3, Иркутск, 664033 Россия ^bИнститут биологии Коми НЦ УрО РАН, ул. Коммунистическая, 28, Сыктывкар, 167982 Россия *e-mail: atm171@mail.ru

> Поступила в редакцию 30.12.2023 г. После доработки 25.01.2024 г. Принята к публикации 01.02.2024 г.

При исследовании прибрежной зоны озера Байкал, в Малом Посольском соре нами были найдены самки и самцы палеарктического вида *Canthocamptus* (*Canthocamptus*) *microstaphylinus* Wolf 1905. Данный вид впервые обнаружен в озере Байкал и в Байкальском регионе. При помощи сканирующего электронного микроскопа нами изучены и кратко описаны основные морфологические особенности найденных особей. Проведено сравнение наиболее важных для диагностики морфологических признаков *C.* (*C.*) *microstaphylinus* из озера Байкал и европейской части России (водоемы в черте города Сыктывкар, Республика Коми). Установлено, что байкальские и сыктывкарские особи обладают практически идентичным строением торакальных конечностей и каудальных ветвей.

Ключевые слова: пресноводные Harpacticoida, палеарктические виды, зоогеография, озеро Байкал **DOI:** 10.31857/S0044513424040037, **EDN:** UYWITO

Одним из наиболее распространенных представителей рода Canthocamptus Westwood 1836 в Палеарктической области является Canthocamptus (Canthocamptus) staphylinus Jurine 1820. Он населяет различные пресные и даже солоноватые водоемы и характеризуется большой межпопуляционной морфологической изменчивостью (Lang. 1948; Боруцкий, 1931, 1952). Canthocamptus (Canthocamptus) microstaphylinus Wolf 1905 — вид, который весьма близок по морфологии с C. (C.) staphylinus (Wolf, 1905) и который некоторые авторы (Боруцкий, 1952) считали лишь подвидом или формой изменчивости последнего. Недавние исследования двух морфовидов с использованием молекулярно-биологических методов (Kochanova et al., 2018; Kochanova et al., 2018a), однако, показали, что между C. (C.) staphylinus и C. (C.) microstaphylinus имеется относительно большая генетическая дистанция, что подтверждает видовую самостоятельность C. (C.) microstaphylinus. Представители данного вида отличаются от C. (C.) staphylinus пропорциями тела, меньшими размерами, иным строением каудальных щетинок и формой сперматофора (Lang, 1948); отмечены отличия и в положении внутренней щетинки на экзоподите пятой пары ног самца (Dussart, 1967). Выяснено. что некоторые морфологические различия обоих видов проявляются уже на науплиальных стадиях (Sarvala, 1977).

Ранее для Байкала было указано только пять видов рода *Canthocamptus*, причем все они являются эндемиками озера (Окунева, 1989; Евстигнеева, Окунева, 2001). Проблема происхождения видового разнообразия автохтонных видов этого рода в Байкале и филогенетические связи палеарктических и байкальских представителей на данный момент не выяснены. При недавнем исследовании прибрежной зоны Малого Посольского сора оз. Байкал нами были обнаружены рачки рода *Canthocamptus*, идентифицированные как *C.* (*C.*) *microstaphylinus*.

Цель данной работы — сообщить о находке нового для фауны Байкала вида *C.* (*C.*) *microstaphylinus*.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал был собран в ходе экспедиционных работ в мае 2022 г. в Малом Посольском соре, расположенном в средней котловине оз. Байкал, и в маленьком озере за песчаной косой губы Сеногда (северная котловина Байкала) в июне 2023 г. Для сравнения использованы рачки С. (С.) microstaphylinus из лесной лужи и небольшого пруда,

собранные в мае и сентябре 2014 г. и в мае 2023 г. в г. Сыктывкар (Республика Коми, северо-восток европейской части России). Методики сбора и обработки проб, приготовления и исследования тотальных препаратов, подготовки рисунков и изображений со сканирующего электронного микроскопа приведены в предшествующих публикациях (Алексеева и др., 2023, 2023а). Исследование препаратов особей из Байкала проводилось на микроскопах Оlympus CX21, Nikon Optiphot-2. Фотографии выполнены на сканирующем электронном микроскопе (СЭМ) FEI Company Quanta 200. Особи из г. Сыктывкар исследовали под микроскопом Leica DM 4000 В (Германия).

В разделе "материал" тотальные препараты в жидкости Фора — Берлезе обозначены как "wm" — аббревиатура от "whole mount".

Материал из оз. Байкал хранится в лаборатории биологии водных беспозвоночных Лимнологического института СО РАН, г. Иркутск. Материал из водоемов европейской части России хранится в отделе экологии животных Института биологии Коми НЦ УрО РАН, г. Сыктывкар.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Семейство Canthocamptidae Brady 1880 Род Canthocamptus Westwood 1836 Canthocamptus (Canthocamptus) microstaphylinus Wolf 1905

Материал. Оз. Байкал, Средняя котловина, Малый Посольский сор (51°85′52″N, 106°09′14″E), глубина 3-5 м, песок. Обнаружено 107 особей: 93 ♀♀ и 14 ♂♂. Для подготовки статьи проанализирована 21 особь: 10 ♀♀ и 6 ♂♂ на wm; 2 ♂♂ и 3 ♀♀ на СЭМ. Самки № 1–10 на тотальных препаратах: самка № 1: wm № H1-120522; самка № 2: wm № H2-120522; самка № 3: wm № H3-120522; самка № 4: wm № H4-120522; самка № 5: wm № H5-120522; самка № 6: wm № H6-120522; самки № 7 и 8: wm № H7-120522; самки № 9 и 10: wm № H8-120522. Самцы № 1—7: самцы № 1 и 2: wm № H9-120522; самцы № 3 и 4: wm № H10-120522: самен № 5: wm № H11-120522; самцы № 6 и 7: wm № H12-120522. Особи для СЭМ. 3 ♀♀ на столике № 18329, 2 ♂♂ на столике № 18330.

Дополнительный материал. Озеро за берегом губы Сеногда (55°34′23.6″ N, 109°12′23.7″ E), Северная котловина, оз. Байкал. Обнаружено 9 особей: 6 взрослых ११ и 3 ° ° пятой копеподитной стадии.

Временные водоемы в черте г. Сыктывкар (61°66′87.97″ N, 50°83′64.97″ E). Обнаружено 10 взрослых особей: 5 ? ?и 5 ~°°

Краткое описание. Самка. Длина тела от кончика рострума до дистального края каудальных ветвей составляет 700—850 мкм (среднее

760 мкм, n = 40). Тело цилиндрическое (рис. 1*a*), постепенно суживающееся каудально, покрыто рядами мелких шипиков. Цвет светло-фиолетовый. Задние края сомитов мелко зазубрены. Генитальный двойной сомит (рис. 2a, 2b) в 1.3 раза шире своей длины. Наружно-задние углы анального сомита оттянуты в зубообразные выросты (рис. 1b, 1d-1f; 2c-2d); имеются группы шипиков на вентральной стороне у основания каудальных ветвей. Анальная пластинка полукруглая и несет 8–16 (среднее 11, n = 20) крупных шипиков (рис. 1c, 2c). Длина каудальных ветвей равна длине терминального сомита и в 2.3 раза длиннее своей наибольшей ширины; I и II щетинки расположены в конце первой трети, III — в конце второй трети латерального края; IV и V щетинки длинные, вооружены шипиками и имеют helle Stelle; VI щетинка короткая и голая; VII щетинка на двойном цоколе, располагается по центру длины ветви со смещением к наружному краю (рис. 1b; 2c-2d).

Эндоподиты Р1-Р3 трехсегментные, эндоподит Р4 – лвухсегментный. Проксимальные сегменты эндоподитов Р1-Р4 и медиальные сегменты эндоподитов Р1-Р3 с одной внутренней щетинкой. Дистальный сегмент эндоподита Р1 с одной короткой щетинкой, одной длинной щетинкой и одним шипом. Дистальные сегменты эндоподитов Р2-Р4 с двумя внутренними щетинками, двумя апикальными и одним шипом на внешнем крае (рис. 4а-4с). Внутренняя лопасть базиэндоподита Р5 с шестью щетинками, из которых вторая от наружного края самая маленькая и голая; на внешнем крае два шипика, экзоподит с одной внутренней короткой голой щетинкой, двумя апикальными щетинками и двумя внешними оперенными шипами (рис. 4g).

С а м е ц . Длина от кончика рострума до дистального края каудальных ветвей составляет 650-760 мкм (среднее 690 мкм, n=14). Форма, цвет тела, вооружение абдоминальных сомитов, каудальные ветви (рис. 2e-2f; 3a-3c), P1 как у самки. Анальная пластинка несет 7-10 (среднее 9, n=8) крупных шипиков (рис. 2e, 5a).

Эндоподит Р3 трехсегментный, эндоподиты Р2 и Р4 двухсегментные. Проксимальные сегменты эндопотитов Р2—Р4 с одной внутренней щетинкой (на эндоподите Р3 очень маленькая, рис. 5а). Дистальный сегмент Р2 длинный, с хитиновым утолщением на внешнем крае в середине длины, одной щетинкой и двумя шипами на внутреннем крае и двумя апикальными щетинками разной длины; на внешнем крае располагается ряд шипиков (рис. 4f). Медиальный сегмент эндоподита Р3 с зазубренной на конце апофизой, длина которой превышает длину базальной части в 3 раза; дистальный сегмент овальный, с двумя внутренними и двумя апикальными (очень короткими) щетинками (рис. 5b), его длина достигает поло-

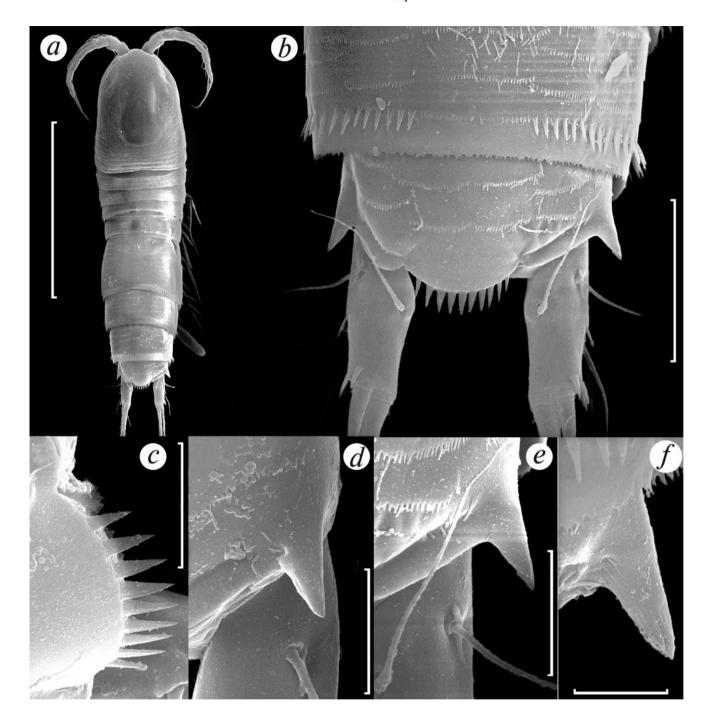


Рис. 1. *Canthocamptus* (*Canthocamptus*) *microstaphylinus* Wolf 1905, СЭМ-фотографии самок из оз. Байкал: a — внешний вид, дорсально; b — анальный сомит и каудальные ветви, дорсально; c — анальная пластинка; d—f — наружно-задние края анальных сомитов, дорсально. Масштаб, мкм: a — 300, b — 50, c—e — 20, f — 10.

вины длины апофизы (рис. 4e; 5a-5b). Дистальный сегмент эндоподита P4 оттянут в шиповидный вырост на внешнем дистальном углу (составляет 3/4 длины сегмента), с двумя короткими оперенными щетинками на внутреннем крае и двумя апикальными щетинками (рис. 4d; 5c-5d). Внутренняя лопасть базиэндоподита P5 с двумя

шипами разной длины; экзоподит с короткой голой внутренней щетинкой и четырьмя шипами, из которых самый внутренний — длинный, а самый внешний — короткий (рис. 4h, 5e). Р6 (рис. 4i, 5f) срощены с сомитом, на каждой ножке одна внешняя голая щетинка и два внутренних оперенных шипа.

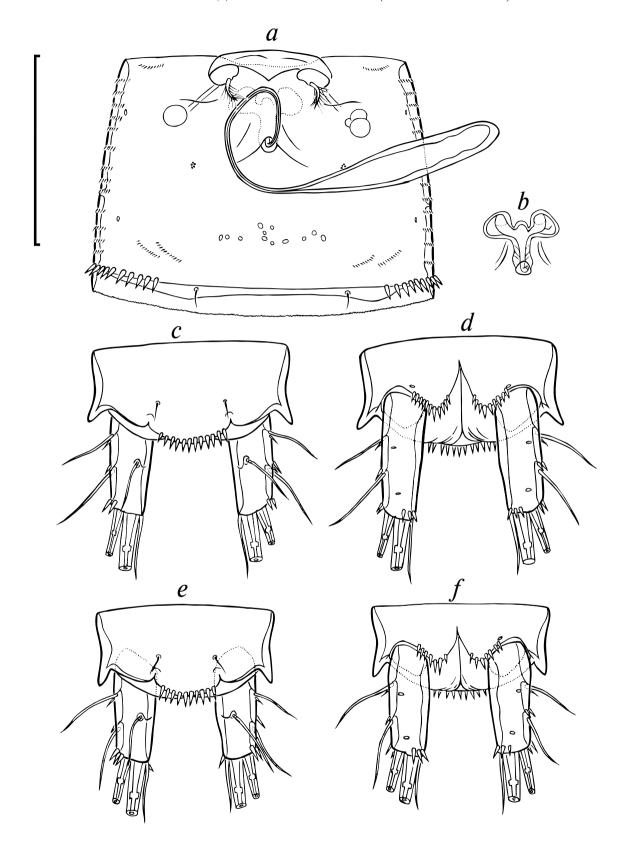


Рис. 2. *Canthocamptus* (*Canthocamptus*) *microstaphylinus* Wolf 1905, рисунки самки (a–d) и самца (e, f) из оз. Байкал: a – двойной генитальный сомит и сперматофор, вентрально; b – генитальное поле; c – анальный сомит и каудальные ветви, дорсально; d – анальный сомит и каудальные ветви, вентрально; e – анальный сомит и каудальные ветви, дорсально; f – анальный сомит и каудальные ветви, вентрально. Масштаб 100 мкм.

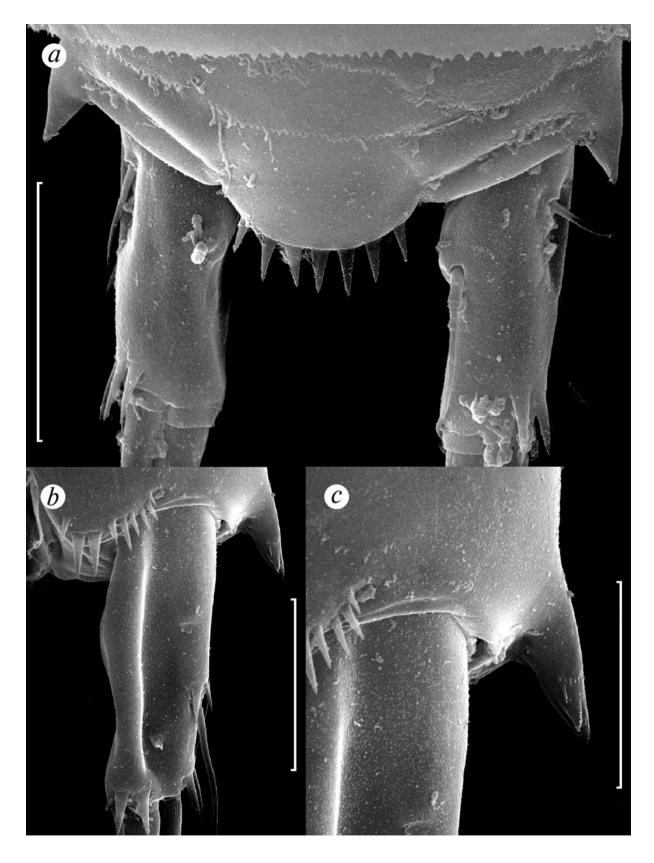


Рис. 3. *Canthocamptus* (*Canthocamptus*) *microstaphylinus* Wolf 1905, СЭМ-фотографии самцов из оз. Байкал: a — анальный сомит и каудальные ветви, дорсально; b — каудальная ветвь, вентрально; c — задненаружный край анального сомита, вентрально. Масштаб, мкм: a — 40, b — 30, c — 20.

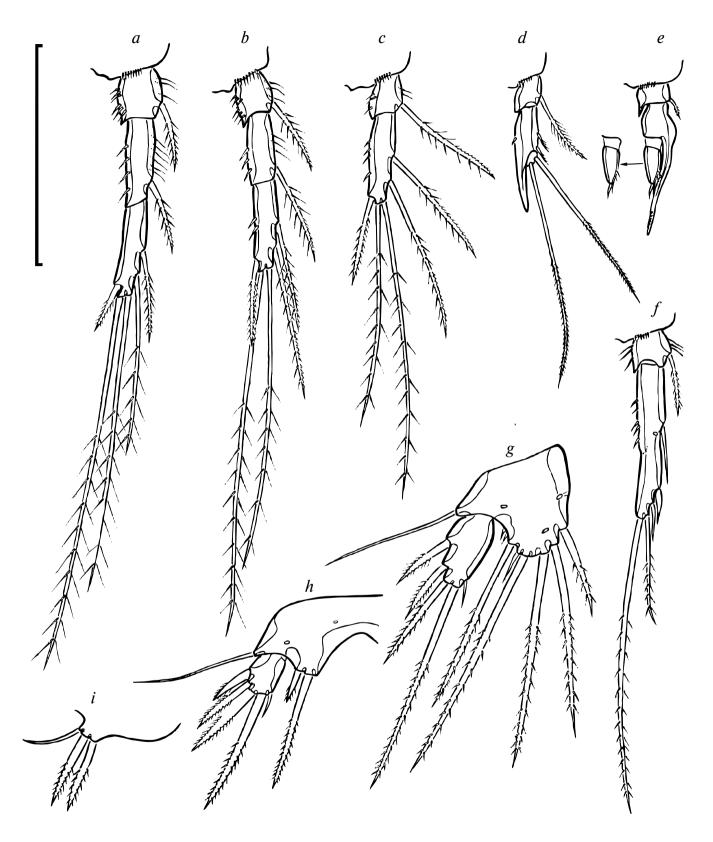


Рис. 4. *Canthocamptus (Canthocamptus) microstaphylinus* Wolf 1905, рисунки конечностей самки (a-c,g) и самца (d-f,h,i) из оз. Байкал: a — эндоподит P2, b — эндоподит P3, c — эндоподит P4, d — эндоподит P4, e — эндоподит P3, f — эндоподит P2, g — P5, h — P5, i — P6. Масштаб 100 мкм.

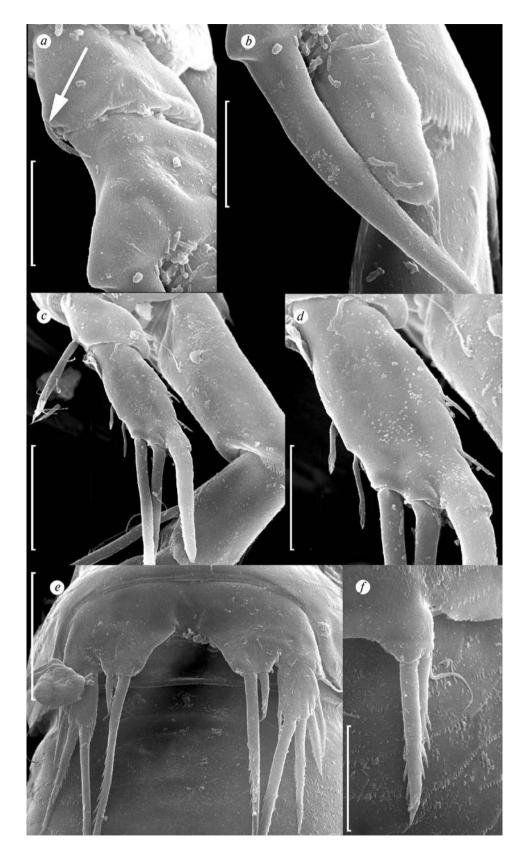


Рис. 5. *Canthocamptus (Canthocamptus) microstaphylinus* Wolf 1905, СЭМ-фотографии конечностей самцов из оз. Байкал: a, b — эндоподит P3, стрелкой показана щетинка на проксимальном сегменте; c, d — эндоподит P4; e — P5; f — P6. Масштаб, мкм: a, b, d — 10; c, f — 20; e — 40.

С р а в н е н и е . Рачки С. (С.) microstaphylinus из Республики Коми по большинству морфологических признаков идентичны особям из Малого Посольского сора оз. Байкал. В первоописании вида не отмечено наличие щетинок на первом членике эндоподита Р3 самца. При изучении байкальских особей нами была обнаружена очень мелкая внутренняя щетинка у некоторых особей (рис. 5а). Этот признак является единственным обнаруженным различием между особями байкальской и сыктывкарской популяций. Однако нельзя исключать, что эта щетинка настолько мала, что не была обнаружена у сыктывкарских особей под световым микроскопом.

Кроме того, фиксированные особи *C.* (*C.*) *microstaphylinus* из оз. Байкал были светло-фиолетового цвета, в то время как особи из озера за берегом губы Сеногда и особи из г. Сыктывкар не имели выраженной окраски.

Изменчивость. Самка. Анальная пластинка может нести от 8 до 16 шипиков (рис. 1b-1c; 3c). Наблюдается разное количество шипиков на медиальном сегменте эндоподита P3 (от 3 до 4); дистальном сегменте эндоподита P4 (от 4 до 5). Зубовидные выросты на анальном сомите оканчиваются одним или тремя остриями (рис. 1d-1f).

Самец. Анальная пластинка может нести от 7 до 10 шипиков (рис. 2e, 3a). Наблюдается разное количество шипиков на дистальном сегменте эндоподита P4 (от 2 до 4).

ОБСУЖДЕНИЕ

Отсутствие в литературе сведений об обитании найденного нами C. (C.) microstaphylinus в Байкале может свидетельствовать об относительно недавнем его вселении в озеро. Данный вид хорошо отличается от всех эндемичных для Байкала видов рода. В монографии Окуневой (1989), в которой описывается фауна гарпактикоид из литоральной и прибрежно-соровой зон озера, сведения об этом виде отсутствуют. В то же время, как следует из карты отборов проб (Окунева, 1989: с. 7: рис. 1), Малый Посольский сор, в котором нами найден С. (С.) microstaphylinus, автором не был исследован. Более поздняя работа, обобщающая сведения о таксономическом составе этой группы в Байкале, всецело опирается на те же данные (Окунева, Евстигнеева, 2001). Таким образом, вопросы о том, почему в сорах данный вид ранее не был обнаружен, а также о времени его вселения, остаются открытыми.

Вероятнее всего, *C.* (*C.*) microstaphylinus первоначально заселил небольшие озера и временные водоемы, отграниченные от самого озера песчано-гравийными косами. В пользу этого вывода свидетельствует наша находка этого вида в июне в небольшом озере в районе губы Сеногда

оз. Байкал; в сентябре вид не выявлен. Отметим, что в прибрежной зоне губы Сеногда (0.5–2 м) ни в июне, ни в сентябре особи этого вида не были обнаружены.

В европейской части Палеарктики С. (С.) тісгоstaphylinus распространен весьма широко (Lang, 1948; Sarvala, 1977); рачок населяет крупные озера и небольшие временные водоемы. Ранее на территории России вид был обнаружен только в Европейской части: в окрестностях г. Сыктывкар (Kochanova et al., 2018, 2018a); в р. Унья (приток р. Печора) (Kochanova et al., 2018); в дельте р. Печора (Kochanova, Fefilova, 2017); в лужах вблизи оз. Кончозеро, Карелия (проба из коллекции Зоологического музея МГУ, сбор З.И. Филимоновой). В некоторых точках ранее вид рассматривался как C. staphylinus. Развитие генераций вида в исследованных водоемах Республики Коми начиналось в конце апреля — начале мая с размножения взрослых особей (копуляции, появления яйцевых мешков и науплиусов) и продолжалось до конца июня, когда появившиеся весной науплиусы достигали стадии взрослых особей (Fefilova, 2007). Температура воды в этот период составляла $0-12^{\circ}$ С. В оз. Байкал множество половозрелых самок и самцов этого вида были пойманы в конце мая при температуре воды около 5°C. Таким образом, рачки проявляют себя как стенотермные холодолюбивые, а различий в экологии между палеарктическими и байкальскими особями отмечено не было.

Наши находки *C.* (*C.*) *microstaphylinus* в Посольском соре и в районе губы Сеногда являются первыми для этого вида не только в Байкальском регионе, но и в Сибири. Найденный нами вид становится первым неэндемиком рода *Canthocamptus*, обнаруженным в озере Байкал. На данный момент список неэндемичных гарпактикоид, обитающих в Байкале, достигает десяти видов (табл. 1), относящихся к семи родам.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят М.А. Голубева, А.С. Бакашкину (Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкарский госуниверситет им. Питирима Сорокина) за помощь в сборе и анализе материала из водоемов г. Сыктывкара.

Мы благодарим двух анонимных рецензентов за замечания и ценные советы.

Мы благодарны специалисту-переводчику лаборатории биологии водных беспозвоночных ЛИН СО РАН Е.М. Тимошкиной за подготовку резюме на английском языке.

Авторы благодарят сотрудников Приборного центра "Электронная микроскопия", входящего в состав Объединенного Центра ультрамикроанализа ЛИН СО РАН.

Таблица 1. Список неэндемичных видов гарпактикоид, обнаруженных в озере Байкал, с местами находок

Вид	Зоогеографическая характеристика	Места находок в Байкале и связанных с ним водоемах; глубина	Источник
Pesceus schmeili Mrazek 1893	Палеаркт	Малое море (залив Мухор), район рек Утулик- Мурино; гл. 5—15 м	Евстигнеева, Окунева, 2001
Bryocamptus (Rheocamptus) spinulosus (Borutzky 1931)	Палеаркт	Мелководье в месте впадения р. Солзан; горные ручьи, впадающие в Байкал	Евстигнеева, Окунева, 2001
Maraenobiotus insignipes alpinus Keilhack 1909	Палеаркт	Речки, впадающие в Байкал (без указания конкретных), мелкие водоемы на побережье Байкала; гл. <4 м	Евстигнеева, Окунева, 2001
Maraenobiotus insignipes insignipes Lilljeborg 1902	Палеаркт	Зал. Провал, пролив Малое море; р. Большая Котинка, р. Черная, р. Жилище; мелкие водоемы на побережье Байкала; гл. <4 м	Евстигнеева, Окунева, 2001
Attheyella (Neomrazekiella) dogieli (Rylov 1923)	Палеаркт	Зал. Провал, зал. Мухор; мелкие водоемы на побережье Байкала; гл. <10 м	Евстигнеева, Окунева, 2001
Attheyella (Neomrazekiel- la) nordenskioldii (Lillje- borg 1902)	Голаркт	Мелководье в месте впадения р. Черная; р. Черная, р. Жилище, р. Солзан, район Утулик-Мурино; гл. 0.1—14 м	Окунева, 1983, 1989; Fefilova et al., 2023
Moraria (Moraria) duthiei (Scott T. & Scott A. 1896)	Палеаркт	Пролив Малое Море (зал. Мухор), район Утулик-Мурино; гл. 5—15 м	Евстигнеева, Окунева, 2001
Moraria (Moraria) mrazeki mrazeki Scott T. 1903	Палеаркт	Пролив Малое море, Южный Байкал, устье р. Осиновка; гл. <20 м	Евстигнеева, Окунева, 2001
Epactophanes richardi Mrazek 1893	Космополит	Приустьевые участки ручьев и рек, впадающих в Байкал, интерстициаль выше уреза воды бухты Песчаная, озерко, связанное с Байкалом возле р. Черной; гл. <5 м	Евстигнеева, Окунева, 2001
Canthocamptus (Cantho- camptus) microstaphylinus Wolf 1905	Палеаркт	Малый Посольский сор; гл. 2—3 м	Данная ста- тья

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Оформление коллекции препаратов и анализ материала из оз. Байкал и прилегающих водоемов, а также написание статьи выполнены в рамках госбюджетного проекта № 0279-2021-0007 "Комплексные исследования прибрежной зоны озера Байкал: многолетняя динамика сообществ под воздействием различных экологических факторов и биоразнообразие; причины и последствия негативных экологических процессов" лаборатории биологии водных беспозвоночных Лимнологического института Сибирского отделения Российской академии наук.

Анализ материала из временных водоемов г. Сыктывкар выполнен в рамках госзадания отдела экологии животных Института биологии Коми

научного центра Уральского отделения Российской академии наук: 122040600025-2 "Разнообразие фауны и пространственно-экологическая структура животного населения европейского северо-востока России и сопредельных территорий в условиях изменения окружающей среды и хозяйственного освоения".

Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

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

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеева Т.М., Евстигнеева Т.Д., Шевелева Н.Г., Тимошкин О.А., 2023. Переописание Canthocamptus latus Borutzky 1947 (Copepoda, Harpacticoida, Canthocamptidae) из озера Байкал // Зоологический журнал. Т. 102. № 3. С. 266—283.
- Алексеева Т.М., Шевелева Н.Г., Тимошкин О.А., 2023а. Переописание Moraria (Baikalomoraria) longicauda Borutzky 1952 (Copepoda, Harpacticoida, Canthocamptidae) из озера Байкал // Зоологический журнал. Т. 102. № 7. С. 751—766.
- Боруцкий Е.В., 1931. Пресноводная фауна. Пресноводные и солоноватоводные Harpacticoida СССР. Вып. 3. Л.: Печатня. 246 с.
- *Боруцкий Е.В.*, 1952. Harpacticoida пресных вод. Фауна СССР. Ракообразные. Т. 3. № 4. М., Л.: Изд-во Академии наук СССР. 426 с.
- Евстигнеева Т.Д., Окунева Г.Л., 2001. Гарпактициды (Harpacticoida) // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Новосибирск: Наука, Сибирское отделение. Т. І. Водоемы и водотоки Восточной Сибири и Северной Монголии. Кн. 1. С. 451—467.
- Окунева Г.Л., 1983. Новые виды Сорероda, Harpacticoida в фауне озера Байкал // Зоологический журнал. Т. 62. № 9. С. 1343—1352.
- Окунева Г.Л., 1989. Гарпактициды озера Байкал. Иркутск: Изд-во Иркутского университета. 152 с.

- Dussart B., 1967. Les Copepodes des eaux continentales d'Europe occidentale. Tome I: Calanoides et Harpacticoides. Paris: N. Boubée et Cie.
- Fefilova E.B., 2007. Seasonal development of harpacticoid copepods in the North-East of European Russia // Fundamental and Applied Limnology. V. 170. № 1. P. 65–75.
- Fefilova E.B., Alekseeva T.M., Popova E.I., Golubev M.A., Bakashkina A.S. et al., 2023. Identification of Attheyella nordenskioldii (Copepoda: Harpacticoida) in Lake Baikal using molecular genetic methods // Zoosystematica Rossica. V. 32. № 1. P. 124–134.
- Kochanova E.S., Fefilova E.B., Sukhikh N.M., Velegzhaninov I.O., Shadrin D.M. et al., 2018. Morphological and Molecular—Genetic Polymorphism of Canthocamptus staphylinus Jurine (Harpacticoida, Copepoda, Crustacea) // Inland Water Biology. V. 11. № 2. P. 111–123.
- Kochanova E.S., Sarvala J., Fefilova E.B., 2018a. Phylogenetic Study of Dioecious and Parthenogenetic Populations of Canthocamptus staphylinus (Crustacea, Copepoda, Harpacticoida) // Bull. Southern California Acad. Sci. V. 117. № 2. P. 138–149.
- Kochanova E.S., Fefilova E.B., 2017. Morphological variability and teratology of Palearctic freshwater Harpacticoida (Crustacea: Copepoda) // Invertebrate Zoology. V. 14. № 2. P. 148–153.
- Lang K., 1948. Monographie der Harpacticiden. Bd. 1–2. Stockholm: A-B Nordiska Bokhandeln. 1682 p.
- Sarvala J., 1977. The naupliar development of six species of freshwater harpacticoid Copepoda // Annales Zoologici Fennici. V. 14. № 3. P. 135–161.
- Wolf E., 1905. Die Fortpflanzungsverhältnisse unserer einheimischen Copepoden // Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Systematik. V. 22. P. 101–280.

FIRST RECORD OF CANTHOCAMPTUS (CANTHOCAMPTUS) MICROSTAPHYLINUS WOLF 1905 (HARPACTICOIDA, COPEPODA) FROM A SHALLOW COASTAL AREA OF LAKE BAIKAL

T. M. Alekseeva^{1, *}, E. B. Fefilova², N. G. Sheveleva¹, O. A. Timoshkin¹

¹Limnological Institute, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, 3, Ulan-Batorskaya Street, Irkutsk, 664033 Russia

²Institute of Biology, Komi Scientific Center, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, 28, Kommunisticheskaya Street, Syktyvkar, 167982 Russia

*e-mail: atm171@mail.ru

Female and male specimens of the Palearctic species, *Canthocamptus* (*Canthocamptus*) *microstaphylinus* Wolf 1905, were found in the coastal zone of Lake Baikal, Siberia. This was the first record of the species in Lake Baikal and the Baikal region. A general description and brief morphological characteristics were made using scanning electron microscopy. The authors compared the principal diagnostic morphological traits of *C. (C.) microstaphylinus* from Lake Baikal and some water bodies from the European part of Russia (within the Syktyvkar City, Republic of Komi). As a result, specimens from Lake Baikal and the Syktyvkar area were shown to be similar in the structure of their thoracic appendages and caudal rami.

Keywords: freshwater copepod, description, Palearctic, zoogeography, Siberia

УДК 574.5(285.2)

ВОСТОЧНО-АЗИАТСКИЙ ВИД *THERMOCYCLOPS TAIHOKUENSIS* (HARADA 1931) (CRUSTACEA, COPEPODA, CYCLOPOIDA) В ТАГАНРОГСКОМ ЗАЛИВЕ АЗОВСКОГО МОРЯ

© 2024 г. В. И. Лазарева^{а, *}, Р. З. Сабитова^{а, **}

^аИнститут биологии внутренних вод имени И.Д. Папанина РАН, пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, 152742 Россия
*e-mail: lazareva_v57@mail.ru
**e-mail: sabrimma@mail.ru
Поступила в редакцию 29.11.2023 г.
После доработки 13.12.2023 г.
Принята к публикации 14.12.2023 г.

В августе—сентябре 2021—2023 гг. исследованы состав и обилие пелагических Сорерода дельты р. Дон и восточной части Таганрогского залива Азовского моря. Восточно-азиатский вид *Thermocyclops taihokuensis* (Harada 1931) впервые обнаружен в восточной части залива при солености воды в пределах 3.5—5.8‰. В Таганрогский залив он проник из р. Дон. Наибольшая численность популяции вселенца зарегистрирована в дельте р. Дон в августе 2021 г. (более 7 тыс. экз./м³), в заливе в сентябре 2023 г. она не превышала 4 тыс. экз./м³. Размеры тела и плодовитость вселенца близки к таковым в Цимлянском водохранилище и р. Дон. В 2023 г. в заливе отмечено размножение *Т. taihokuensis* при крайне низкой (около 1%) доле взрослых особей в популяции. По-видимому, вид еще не вполне натурализовался в заливе, а его популяция поддерживается биостоком из дельты р. Дон. Обсуждаются потенциальные последствия вселения этой чужеродной копеподы для зоопланктона Таганрогского залива.

Ключевые слова: дельта р. Дон, распространение, численность, особенности биологии **DOI:** 10.31857/S0044513424040044, **EDN:** UYVKQW

Вид *Thermocyclops taihokuensis* (Harada 1931) обитает в Восточной и Центральной Азии (Рылов, 1948; Mirabdullayev, Kuzmetov, 1997; Mirabdullayev et al., 2003; Guo, 1999; Monchenko, 2008; Dela Paz et al., 2016). Вид обнаружен также в водоемах Казахстана и Узбекистана (Алексеев, 2015; Калымбетова, 2017; Mirabdullayev, Kuzmetov, 1997; Mirabdullayev et al., 2003). В 2000-х годах он появился в северном и среднем Каспии (Шарапова, 2011; Алексеев, 2015; Monchenko, 2008).

В начале 2010-х годов *Т. taihokuensis* проник в бассейны рек Волги и Дона. Его регистрировали в Волго-Ахтубинской пойме (Нечаев, 2016), а с 2012 г. — в Цимлянском водохранилище р. Дон (Вехов и др., 2014). Во второй половине 2010-х годов (2016—2021 гг.) этот вид расселился вверх по р. Волге до середины Чебоксарского водохранилища (Жихарев и др., 2019; Lazareva et al., 2022). В 2018—2019 гг. впервые выявлено местообитание *Т. taihokuensis* в р. Дон выше и ниже Цимлянского водохранилища, а также в водоемах Волго-Донского канала (Лазарева, Сабитова, 2021; Lazareva, 2022). В авандельте р. Дон вблизи с. Займо-Обрыв (47° с.ш., 39° в.д.) вид впервые отмечен осенью

2019 г. (Lazareva, 2022), западнее в Таганрогском заливе его не находили (Поважный, 2009; Селифонова, 2013; Свистунова, 2020). В настоящее время северная (56° с.ш., 45° в.д.) граница распространения *Т. taihokuensis* в европейской части России проходит по руслу р. Волга у с. Макарьев (Чебоксарское водохранилище), западная (54° с.ш., 38° в.д.) — по западному берегу Шатского водохранилища (бассейн р. Ока) (Lazareva et al., 2022).

Целью работы было исследование расселения *T. taihokuensis* в дельте р. Дон и Таганрогском заливе Азовского моря.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Азовское море — небольшое (акватория 39 000 км²) и неглубокое внутреннее море России (максимальная глубина 13.5 м, средняя 7.4 м), через Черное и Средиземное моря связанное с Атлантическим океаном. Самым крупным заливом Азовского моря является Таганрогский залив (5300 км²). Он расположен в северо-восточной части моря и принимает сток рек Дон и Кубань, которые обеспечивают 95% притока пресных вод в Азовское

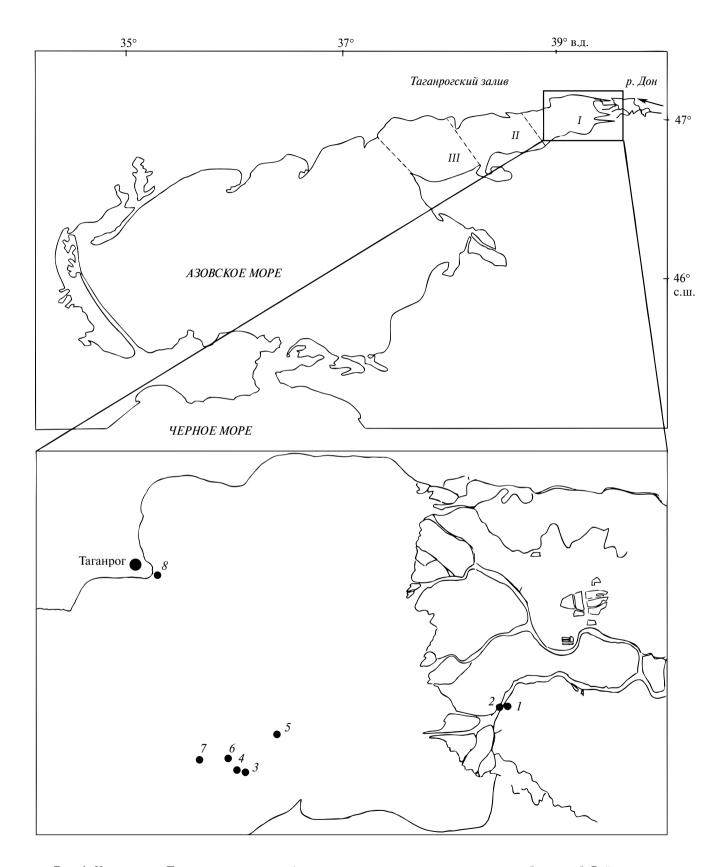


Рис. 1. Карта-схема Таганрогского залива Азовского моря с расположением точек отбора проб. Районы залива: I — восточный, II — средний, III — западный. Станции: I—2 — дельта р. Дон, 3—4 — восточная часть залива на трассе Азово-Донского морского канала, 5—7 — залив севернее судового хода, 8 — акватория порта г. Таганрог.

море (Гидрометеорология ..., 1991). По рельефу дна и гидрологическим характеристикам Таганрогский залив разделяют на три района: западный, центральный и восточный (Поважный, 2009; Селифонова, 2010, 2013). Глубины в заливе варьируют в пределах 1—9 м при среднем значении 4.9 м. Соленость максимальна в западном районе залива (до 14.5‰) и минимальна в восточном (до 11‰), примыкающем к дельте р. Дон (Матишов и др., 2015, 2017; Афанасьев и др., 2019).

В августе 2021 г. и сентябре 2022—2023 гг. работы проводились в восточной части Таганрогского залива в районе Азово-Донского морского канала (АДМК). Две станции отбора проб (ст. I и 2) располагались в дельте р. Дон вблизи хутора Донской на расстоянии 400 м друг от друга, две станции (ст. 3 и 4) — в морской части канала против Павло-Очаковской косы и три станции (ст. 5—7) на 200—500 м севернее второго колена канала (рис. 1). В июле 2022 и 2023 гг. дополнительно обследовали акваторию порта Таганрог (ст. 8). Координаты точек отбора проб приведены в табл. 1.

Глубина в точках отбора проб варьировала в пределах 3-6 м. В начале работ в конце августа 2021 г. в дельте повсеместно преобладала пресная речная вода (соленость < 1%), в восточной части залива соленость составляла 5.6-5.8%. На всей акватории Таганрогского залива средневзвешенная соленость достигала 11.4‰ (Косенко и др., 2023). В сентябре 2022 г. соленость воды в дельте поднималась до 1.1%, в заливе она достигала 3.5-5.8%. В сентябре 2023 г. дельта р. Дон была заполнена водой с наибольшей соленостью 1.0–1.4‰ за период наблюдений, в восточной части залива соленость (5.1-5.7%) была близкой к таковой в предыдущие годы. Температура воды в период исследований варьировала от 17 до 25 °C, максимум отмечали в августе 2021 г.

Копепод учитывали в тотальных пробах зоопланктона, которые отбирали сетью Джеди (входное отверстие диаметром 18 см, ячея сита 145 мкм). Сборы фиксировали 4% формалином и просматривали в лаборатории под стереомикроскопом StereoDiscovery-12 (Carl Zeiss, Jena). Таксономическую идентификацию копепод проводили с использованием определительных ключей и описаний видов, которые приведены в статьях по систематике рода *Thermocyclops* (Алексеев, 2015; Лазарева, Жданова, 2022; Guo, 1999; Mirabdullayev et al., 2003; Monchenko, 2008). Длину тела рачков измеряли с помощью окулярного микрометра 50/10 мм Stemi при увеличении 25—50×.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Вселенец T. taihokuensis обнаружен летом 2021 и осенью 2022—2023 гг. в судоходном рукаве дельты р. Дон (ст. 1—2) и восточной части Таганрогского

залива (ст. 3—7). Севернее в районе порта Таганрог (ст. 8) в июле 2022—2023 гг. вид не регистрировали. Популяция *Т. taihokuensis* была представлена преимущественно копеподитами всех возрастов, взрослые особи составляли 30—40% суммарной численности копеподитных стадий развития в дельте р. Дон и около 1% в Таганрогском заливе (табл. 2). Из других видов рода *Thermocyclops* в дельте (ст. *I*) единично обнаружен *T. crassus* (Fischer 1853). Прочие Cyclopoida были представлены преимущественно *Acanthocyclops americanus* (Marsh 1893), преобладала форма "spinosus".

От прочих видов рода самки *Thermocyclops* taihokuensis отличаются формой семяприемника (рис. 2a), апикальных шипов эндоподита четвертой пары ног (P4) (рис. 2b), апикальных щетинок фурки (рис. 2c), формой и количеством выростов интеркоксальной пластинки P4 (рис. 2d), а также положением боковой щетинки каудальных ветвей, которая сильно сдвинута дистально и на спинную сторону каудальных ветвей. Кроме указанных выше признаков, самцы вселенца отличались очень длинными, согнутыми на брюшную строну средними апикальными щетинками фурки.

Наибольшую численность популяции Т. taihokuensis (> 7 тыс. экз./м³) наблюдали в дельте р. Дон в августе 2021 г. В восточной части Таганрогского залива количество этих копепод было ниже в 2–5 раз (табл. 2). В заливе регистрировали крайне низкую (в среднем менее 50 экз./м³) численность взрослых особей вида, которые были представлены преимущественно самцами. В конце сентября 2022 г. *Т. taihokuensis* был малочислен (менее 10^{3} экз./м³) и в дельте, отмечены только его копеподиты. В заливе в этом году вид вообще не регистрировали. В целом T. taihokuensis в дельте и заливе в течение двух лет наблюдений из трех был одним из двух многочисленных видов циклопоидных копепод. Его обилие сопоставимо с таковым другого вселенца Acanthocyclops americanus (до 6 тыс. экз./ M^3).

Анализ размеров особей *Т. taihokuensis* показал, что длина тела самок (в среднем 950 мкм) и самцов (в среднем 690 мкм) в дельте р. Дон и заливе достоверно не различалась, она была близка к отмеченной в Цимлянском водохранилище (табл. 2). Плодовитость самок в дельте и заливе тоже была очень близка и сопоставима с таковой в Цимлянском водохранилище. Приведенные данные указывают на тот факт, что в дельте и заливе обитает одна и та же популяция вселенца, которая регулярно пополняется биостоком из р. Дон.

В заливе за три года наблюдений яйценосные самки T. taihokuensis обнаружены только севернее АДМК (ст. 7) в 2023 г. Однако на пяти участках залива (ст. 3-7) регистрировали сравнительно большое количество (до 5 тыс. экз./м³) копеподитов этого вида, которое было выше по

Таблица 1. Координаты точек отбора проб в восточной части Таганрогского залива в 2021—2023 гг.

Участок залива	Станция	Широта	Долгота
Речной АДМК	1	47.127547	39.338297
	2	47.105518	39.309335
Морской АДМК	3	47.060622	39.041786
	4	47.061528	39.039258
Залив вне судо-	5	47.087175	39.080083
вого хода	6	47.070686	39.029425
	7	47.069528	38.999050
Акватория порта	8	47.202207	38.952341
Таганрог			

АДМК – район Азово-Донского морского канала.

сравнению с количеством копеподитов в дельте р. Дон (< 3 тыс. экз./м³). Это указывает на успешное размножение вида. Возможно, низкая численность в заливе взрослых яйценосных самок вызвана выеданием их планктофагами (тюлькой и хамсой). Небольшая численность взрослых особей (< 50 экз./м³) зарегистрирована также для крупного (длина самок до 1.4 мм) вида *Acanthocyclops americanus*.

ОБСУЖДЕНИЕ

Последнее переописание копеподы *T. taihokuensis* сделано Монченко (Monchenko, 2008) из водоемов восточного побережья Каспия (Туркменистан). До недавнего времени в фауне России вид был известен под названием *T. asiaticus* (Kiefer 1932). Он был

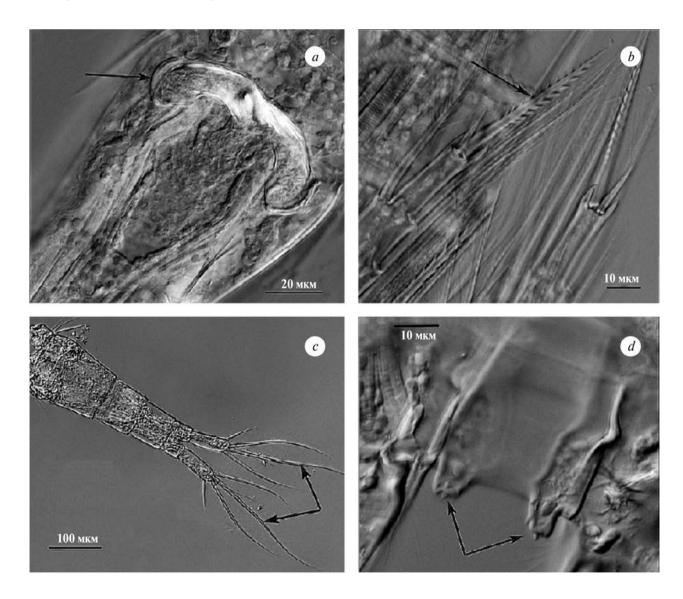


Рис. 2. Важные для идентификации качественные признаки самок *Thermocyclops taihokuensis*: a — семяприемник, b — внутренний шип дистального членика эндоподита P4, c — форма апикальных щетинок, d — вооружение выступов интеркоксальной пластинки P4.

описан Кифером из водоемов Уссурийского края и позднее найден Рыловым в пойменных озерах нижнего течения р. Амур (Рылов, 1948). В первых работах о находках *Т. taihokuensis* в р. Волге и Цимлянском водохранилище вид был также указан как *Т. asiaticus* (Нечаев, 2016; Вехов и др., 2014). Синонимия этих названий дана в фаунистической ревизии (Mirabdullayev et al., 2003).

В настоящее время для водоемов России указывают шесть видов рода *Thermocyclops*: *T. oithonoides*, *T. crassus*, *T. dybowskii* (Lande 1890), *T. vermifer* Lindberg 1935, *T. rylovi* (Smirnov 1928) и *T. taihokuensis* (Рылов, 1948; Алексеев, 2015). В европейской части России широко распространены первые два вида. В последнее десятилетие к обычным и локально даже многочисленным видам в Средней и Нижней Волге, а также р. Дон можно отнести *T. taihokuensis* (Лазарева, Сабитова, 2021; Lazareva et al., 2022; Lazareva, 2022). Западная граница расселения *Т. taihokuensis* в районе Таганрогского залива достигла 39° в.д., севернее в бассейне Средней Волги (Шатское водохранилище) вид продвинулся к западу до 38° в.д. (Lazareva et al., 2022).

Средняя длина тела половозрелых самок *T. tai*hokuensis в дельте Дона и Таганрогском заливе $(0.94\pm0.01 \text{ мм})$ близка к таковой рачков из Казахстана (0.99 мм), Монголии (0.96 мм), Узбекистана и Китая (0.94 мм) (Рылов, 1948; Mirabdullayev, Kuzmetov, 1997; Guo, 1999). В типовом местообитании на Тайване длина самок составляет 0.80-0.88 мм (Mirabdullayev, Kuzmetov, 1997). Особи из Таганрогского залива немного крупнее таковых на Тайване и заметно (в 1.4 раза) крупнее рачков из солоноватых водоемов восточного побережья Среднего Каспия (0.67±0.01 мм) (Monchenko, 2008). Наиболее крупные особи вселенца (в среднем > 1 мм) обнаружены в Чебоксарском и Куйбышевском водохранилищах р. Волги — самых северных его местообитаниях (Lazareva et al., 2022). Олнако такие же крупные (до 1.1 мм) представители T. taihokuensis отмечены в водоемах Филиппин (Dela Paz et al., 2016). Средняя плодовитость рачков из дельты р. Дон и Таганрогского залива (20 ± 6 яиц на самку) совпадает с отмеченной в Нижней Волге $(20 \pm 1 \text{ яйца на самку})$ (Lazareva et al., 2022).

Таганрогский залив представляет уникальный эстуарный биотоп, в котором ключевым звеном пищевой цепи служит зоопланктон. Он вносит основной вклад в обеспечение пищевых потребностей планктоноядных рыб, а также личинок большинства других рыб, размножающихся в заливе (Поважный, 2009; Селифонова, 2010; Афанасьев и др., 2019; Свистунова, 2020). В последнее десятилетие наблюдаются деградация зоопланктона и изменение структуры пищевой сети вследствие массового развития видов-вселенцев (копеподы Acartia tonsa Dana 1849, Calanipeda aquaedulcis Kritschagin 1873), а также воздействия хищного гребневика

(Мпетіорзіз leіdyi (Agassiz 1865)) (Селифонова, 2010, 2019; Афанасьев и др., 2019; Свистунова, 2020). Повышение солености вод залива привело к доминированию в летнем зоопланктоне выходцев из морских местообитаний на всей его акватории (Матишов и др., 2015; Афанасьев и др., 2019; Свистунова, 2020). В зимнем зоопланктоне залива преобладают личинки недавно вселившихся морских полихет рода Marenzelleria (Семин и др., 2016; Селифонова, 2019).

Вселенец T. taihokuensis впервые обнаружен в Таганрогском заливе Азовского моря летом 2021 г. Новый вселенец относится к планктонным видам, в Центральной Азии он населяет преимущественно малые водоемы (пруды, рисовые поля и лужи) (Mirabdullayev et al., 2003). Однако он многочислен в сравнительно больших Капшагайском и Шардаринском водохранилищах Казахстана (Шарапова, 2014; Калымбетова, 2017), а также обычен в крупных водохранилищах Средней Волги (Lazareva et al., 2022). Вид *T. taihokuensis* населяет не только пресные, но и солоноватые воды, известен из северного и восточного участков Каспийского моря (соленость до 8%) (Шарапова, 2011; Алексеев, 2015; Monchenko, 2008). Есть сведения о вытеснении вселением T. taihokuensis аборигенного T. crassus в Цимлянском водохранилище (Вехов и др., 2014). Однако в водохранилищах р. Волги не выявлено вытеснения вселенцем местных видов рода *T. crassus* и *T. oithonoides* (Sars 1863) (Lazareva et al., 2022).

Вселение в залив T. taihokuensis пополняет список обитающих здесь эвригалинных чужеродных копепод. Данный вид отличается мощным продукционным потенциалом и длительным периодом размножения, активно размножается даже в октябре (Lazareva et al., 2022). В дельте р. Дон и Таганрогском заливе в сентябре зарегистрированы его высокая плодовитость и численность копеподитов всех возрастов (табл. 2). Эта жизненная стратегия способствует накоплению зимующих копеподитов, обеспечивающих весной быстрый рост численности популяции вселенца. Вопрос о натурализации вселенца остается открытым, поскольку в отдельные годы (2022 г.) при низкой численности в дельте он полностью отсутствовал в самом заливе. Скорее всего, T. taihokuensis еще не вполне натурализовался и его популяция в Таганрогском заливе существует преимущественно за счет пополнения из дельты р. Дон.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Летом 2021 г. копепода *Т. taihokuensis* впервые обнаружена в восточной части Таганрогского залива Азовского моря вблизи Азово-Донского морского канала при солености воды в пределах 3.5–5.8‰. Вид проник в залив со стоком

Показатель	Цимлянское вдхр.**	Дельта		Залив						
	03.09.2018	28.08.2021 14.09.2023		28.08.2021	14.09.2023					
Численность*, тыс. экз./м ³										
общая	80.9 ± 38.8	7.6 ± 2.3	0.9 ± 0.1	1.6 ± 1.0	3.9 ± 0.6					
взрослые	6.9 ± 3.6	1.3 ± 0.2	0.2 ± 0.03	< 0.02	0.03 ± 0.01					
копеподиты	12.1 ± 4.9	3.0 ± 1.0	0.3 ± 0.05	0.8 ± 0.5	2.9 ± 0.4					
Длина тела, мкм										
самки	980 ± 13	910 ± 10	980 ± 12	_	930 ± 14					
самца	760 ± 13	680 ± 8	700 ± 9	680 ± 16	700 ± 5					
Плодовитость, яиц/самку	20 ± 1	22 ± 6	18 ± 1	_	19 ± 1					
Соотношение самок и самцов	1.5	0.8	1.2	0	0.1					
14	0.1	51	47	1 4	50					

Таблица 2. Некоторые характеристики популяции *Thermocyclops taihokuensis* из Цимлянского водохранилища, дельты р. Дон и восточной части Таганрогского залива

Примечания. * Численность популяции рассчитана с учетом науплиусов; ** данные по: Lazareva, 2022; *n* — количество измеренных половозрелых особей обоих полов; прочерк — половозрелые самки отсутствуют.

воды из р. Дон. В акватории порта г. Таганрог вселенец не обнаружен. Наибольшая численность популяции T. taihokuensis зарегистрирована в дельте р. Дон в августе 2021 г. (более 7 тыс. экз./м³), в заливе она была максимальной в сентябре 2023 г. (4 тыс. экз./м³). Размеры тела и плодовитость вселенца в исследованных биотопах близки к таковым в Цимлянском водохранилище и р. Дон. В заливе на отдельных участках отмечено размножение T. taihokuensis при крайне низкой (около 1%) доле взрослых особей в популяции. По-видимому, вид еще не вполне натурализовался, а его популяция поддерживается биостоком из дельты р. Дон.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны сотруднику Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН С.М. Ждановой за помощь в оформлении иллюстраций.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках государственного задания № 121051100109-1 "Систематика, разнообразие, биология и экология водных и околоводных беспозвоночных, структура популяций и сообществ в континентальных водах".

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

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

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеев В.Р., 2015. Надотряд веслоногие раки — Сорерода // Определитель рыб и беспозвоночных Каспийского моря. Т. 2. Стрекающие, гребневики, многощетинковые черви, веслоногие ракообразные и мизиды. СПб.-М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 39—192.

Афанасьев Д.Ф., Мирзоян З.А., Мартынюк М.Л., Хренкин Д.В., Шляхова Н.А., Бычкова М.В., Жукова С.В., 2019. Раннелетний зоопланктон Азовского моря в период осолонения // Биология внутренних вод. № 2. Вып. 2. С. 51—60.

Вехов Д.А., Науменко А.Н., Горелов В.П., Голоколенова Т.Б., Шевлякова Т.П., 2014. Современное состояние и использование водных биоресурсов Цимлянского водохранилища (2009—2013 гг.) // Рыбохозяйственные исследования на водных объектах Европейской части России. СПб.: Гос. науч.-исслед. ин-т озерного и речного рыбного хоз-ва (ГосНИОРХ). С. 116—145.

Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР. Т. V. Азовское море. 1991. Л.: Гидрометиздат. 299 с.

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

Калымбетова М.Т., 2017. Современное состояние зоопланктона Шардаринского водохранилища //

- Вестник сельскохозяйственной науки Казахстана. № 5-6. С. 80-83.
- Косенко Ю.В., Баскакова Т.Е., Жукова С.В., Барабашин Т.О., Пятинский М.М., 2023. Влияние солености воды на развитие придонной гипоксии и уровень первичного продуцирования органического вещества в Таганрогском заливе // Водные ресурсы и среда обитания. Т. 6. № 1. С. 34—47.
 - $https://doi.org/10.47921/2619\text{--}1024_2023_6_1_34$
- Лазарева В.И., Жданова С.М., 2022. Восточно-азиатский вселенец *Thermocyclops taihokuensis* (Harada 1931) и аборигенный *Thermocyclops oithonoides* (Sars 1863) (Crustacea, Cyclopoida): сравнительный анализ морфологии двух родственных видов из водоемов Европейской России // Зоологический журнал. Т. 101. № 12. С. 1337—1349. https://doi.org/10.31857/S0044513422120078
- Лазарева В.И., Сабитова Р.З., 2021. Зоопланктон Цимлянского водохранилища и канала Волга-Дон // Зоологический журнал. Т. 100. № 4. С. 1–15. https://doi.org/10.31857/S0044513421040115
- Матишов Г.Г., Болтачев А.Р., Степаньян О.В., Старцев А.В., Карпова Е.П., Статкевич С.В., Аблязов Э.Р., Прищепа Р.Е., 2017. Современное таксономическое разнообразие и пространственное распределение сообществ рыб и высших ракообразных экотона эстуарной зоны реки Дон // Наука Юга России. Т. 13. № 1. С. 84—101.
- Матишов Г.Г., Игнатьев С.М., Загородняя Ю.А., Климова Т.Н, Вдодович И.В., Саяпин В.В., Степаньян О.В., 2015. Фаунистическое разнообразие и показатели обилия планктонных сообществ Азовского моря в июне 2014 г. // Вестник Южного научного центра. Т. 11. № 3. С. 81—91.
- Нечаев Д.Ю., 2016. Фаунистическое разнообразие планктонных беспозвоночных Волго-Ахтубинской поймы // Материалы Всерос. молодежной гидробиол. конференции "Перспективы и проблемы современной гидробиологии", пос. Борок, Ин-т биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, 10—13 ноября 2016 г. Ред. И.С. Турбанов, Я.С. Климова, С.Ю. Синельников. Ярославль: Филигрань. С. 117—119.
- Поважный В.В., 2009. Особенности динамики зоопланктонного сообщества Таганрогского залива // Вестник южного научного центра РАН. Т. 5. № 2. С. 94–101.
- *Рылов В.М.*, 1948. Фауна СССР. Ракообразные. Сусlороіdа пресных вод. Т. 3. Вып. 3. М.—Л.: АН СССР. 318 с.
- Свистунова Л.Д., 2020. Зоопланктон Азовского моря и Таганрогского залива полноводного 2019 г. в летний период // Закономерности формирования и воздействия опасных явлений и катастроф на прибрежную зону РФ в условиях глобальных климатических и индустриальных вызовов

- ("Опасные явления II"). Материалы 2-ой Междунар. науч. конф. памяти члена-корреспондента РАН Д.Г. Матишова. Ростов-на-Дону: Федеральный исследовательский центр Южный научный центр РАН. С. 128—131.
- *Селифонова Ж.П.*, 2010. Роль зоопланктона в функционировании экосистемы Таганрогского залива Азовского моря // Биология внутренних вод. № 4. С. 45—53.
- *Селифонова Ж.П.*, 2013. Состояние таксоцена веслоногих раков (Copepoda) в Азовском море // Vestnik zoologii. V. 47. № 5. Р. 421–430.
- Селифонова Ж.П., 2019. Современное состояние голои меропланктона Азовского моря в период формирования ледового покрова // Морской биологический журнал. Т. 4. № 2. С. 63–70.
- Семин ВЛ., Сикорский А.В., Коваленко Е.П., Булышева Н.И., 2016. Вселение представителей рода Marenzelleria Mesnil, 1896 (Polychaeta: Spionidae) в дельту Дона и Таганрогский залив // Российский журнал биологических инвазий. № 1. С. 109—120.
- Шарапова Л.И., 2011. Интегральная оценка экологического состояния зоопланктоценозов Капшагайского водохранилища // Вестник Казахского национального университета (КазНУ). Сер. биологическая. № 5. С. 105—109.
- Шарапова Л.И., 2014. Зоопланктон Северо-Восточного Каспия. Приложение 2 // Мониторинг окружающей природной среды Северо-Восточного Каспия при освоении нефтяных месторождений. Алматы: АджипККО. С. 228–229.
- Dela Paz E.S.P., Holyn'ska M.K., Papa R.S., 2016. Mesocyclops and Thermocyclops (Copepoda, Cyclopidae) in the major visayas islands (Central Philippines) // Crustaceana. V. 89. № 6–7. P. 787–809. https://doi.org/10.1163/15685403-00003547
- Guo X., 1999. The genus Thermocyclops Kiefer, 1927 (Copepoda: Cyclopidae) in China // Hydrobiologia. V. 403. P. 87–95.
- Lazareva V.I., 2022. Distribution of Some Ponto—Caspian and Alien Copepods (Crustacea, Copepoda) in Plankton of the Don River Basin // Russian Journal of Biological Invasions. V. 13. № 4. P. 462–479. https://doi.org/10.1134/S207511172204004X
- Lazareva V.I., Zhdanova S.M., Sabitova R.Z., 2022. The Spread of East Asian Copepod Thermocyclops taihokuensis (Harada, 1931) (Crustacea, Copepoda) in the Volga River Basin // Inland Water Biology. V. 15. № 2. P. 139–148.
 - https://doi.org/10.1134/S1995082922010059
- *Mirabdullayev I.M., Kuzmetov A.R.*, 1997. The Genus *Thermocyclops* (Crustacea: Copepoda) in Uzbekistan (Central Asia) // International Review of Hydrobiology. V. 82. № 2. P. 201 212.

Mirabdullayev I.M., Reid J.W., Ueda H., 2003. Genus Thermocyclops Kiefer, 1927 // Copepoda: Cyclopoida genera Mesocyclops and Thermocyclops. Guides to the Identification of the Microinvertebrates of the Continental Waters of the World 20 / H. Ueda & J.W. Reid eds. Leiden: Backhuys Publishers. P. 214–302.

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

THE EAST ASIAN SPECIES, THERMOCYCLOPS TAIHOKUENSIS (HARADA 1931) (CRUSTACEA, COPEPODA, CYCLOPOIDA) IN THE TAGANROG BAY OF AZOV SEA

V. I. Lazareva^{1, *}, R. Z. Sabitova^{1, **}

¹Papanin Institute for the Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences,
Borok, Nekouzskii rayon, Yaroslavl oblast, 152742 Russia

*e-mail: lazareva_v57@mail.ru

**e-mail: sabrimma@mail.ru

In August—September 2021—2023, the composition and abundance of pelagic Copepoda in the Don River delta and in the eastern part of the Taganrog Bay of Azov Sea were studied. The East Asian copepod, *Thermocyclops taihokuensis* (Harada 1931) was recorded for the first time from the eastern part of the bay at a water salinity of 3.5—5.8‰. The species must have entered the Taganrog Bay with water from the Don River. The largest population of the invader was registered in the Don River delta in August 2021 (> 7.000 ind./m³); in the bay in September 2023 it reached 4.000 ind./m³. The body size and fertility of the invader were close to those in the Tsimlyansk Reservoir and the Don River. In 2023, the reproduction of *T. taihokuensis* was noted in the bay with an extremely low (about 1%) proportion of mature individuals in the population. The species seems to have not yet been fully naturalized in the bay, its population still being supported by bioflow from the Don River delta. The potential consequences of the introduction of this alien copepod for the zooplankton of Taganrog Bay are discussed.

Keywords: Don River delta, distribution, abundance, biological features

УДК 575.22:595.713

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ЛИНИИ *PARISOTOMA NOTABILIS* SENSU LATO (HEXAPODA, COLLEMBOLA) И ИХ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ В БИОЛОГИЧЕСКОМ МОНИТОРИНГЕ

© 2024 г. А. В. Стрючкова^{а, *}, Н. А. Кузнецова^{а, **}

Широко распространенные виды мелких почвенных членистоногих традиционно используют в биологическом мониторинге состояния окружающей среды. Перспективным развитием этого направления может стать использование генетических методов, а именно состава генетических линий в популяциях политипических видов. К таким видам относится коллембола *Parisotoma notabilis* sensu lato, особенно многочисленная в Европе. На сегодня известно 6 линий этого комплекса, генетические дистанции между которыми близки к видовым. Ранее нами была показана дифференцировка этих линий в градиенте урбанизации (природный лес — лесопарк — городской газон) на примере Московского региона. В данной работе дивергенция генетических линий по этим местообитаниям была подтверждена для различных природных зон. Минимально нарушенные местообитания маркируют линии L2, L4-Hebert и L0, наиболее нарушенные — L1. Мониторинг изменений в почвенном ярусе экосистем возможен лишь в зонах симпатрии различных генетических линий *P. notabilis*, т.е. районах их совместной встречаемости. Согласно полученным данным, к таким территориям относится, по-видимому, вся европейская часть России.

Ключевые слова: ногохвостки, экологическая дивергенция, почвенная фауна, экотипы, 28S рДНК **DOI:** 10.31857/S0044513424040053, **EDN:** UYDGPI

Биологический мониторинг имеет значение для отслеживания, с одной стороны, трендов изменения биоты под влиянием глобальных процессов, подобных потеплению климата, с другой – локальных антропогенных воздействий на окружающую среду (Spellerberg, 2005). Один из основных показателей "здоровья" среды (Frumkin, 2016) - биологическое разнообразие – нередко сложен для оценки из-за слабой таксономической изученности той или иной группы. Это в значительной степени касается почвенных животных, участвующих в создании почвенного плодородия, разнообразие которых, по мнению специалистов, описано приблизительно наполовину у клещей, менее чем на одну пятую часть - у ногохвосток, на четверть у дождевых червей и т.д. (Orgiazzi et al., 2016). Это связано не только со слабой изученностью почвенной биоты во многих регионах мира (Phillips et al., 2019; Potapov et al., 2023), но и с криптическим разнообразием даже самых обычных видов коллембол (Porco et al., 2012), клещей (Schäffer et al., 2019;

Pfingstl et al., 2021), дождевых червей (Shekhovtsov et al., 2019) и других таксонов.

Едва ли не единственным способом оценить разнообразие почвенной биоты в связи с большим количеством неописанных таксонов и криптических видов на сегодня является метабаркодинг (Yang et al., 2014; Orgiazzi et al., 2015; Dopheide et al., 2019; Geisen, 2021). Этот подход предложено использовать и в целях мониторинга (Deiner et al., 2017; Fernandes et al., 2018), в том числе разнообразия почвенных животных (Taberlet et al., 2012; Ji et al., 2013). Действительно, метабаркодинг позволяет выяснить число так называемых операционных таксономических единиц (OTU), хотя далеко не все из них удается соотнести с известными видами. Среди описанных на сегодня более 9 тыс. видов коллембол в базе GenBank приведены данные лишь для 735, а в базе Bold - 733 видов. Всего в обеих базах содержатся данные о 1001 виде (случаи определений до рода, а также подвиды не учитывали).

Несмотря на дефицит таксономических данных, мониторинг разнообразия почвенной биоты можно проводить даже по ОТU с помощью метабаркодинга. Однако при всей важности показателей разнообразия, полученных тем или иным способом, их интерпретация для оценки состояния среды далеко не очевидна. Согласно гипотезе промежуточного нарушения, наибольшее разнообразие наблюдается именно при слабых и средних воздействиях нарушающих факторов (Connell, 1978), что было отмечено для многих групп организмов, включая почвенных животных (Connell et al., 1997; Кузнецова, 2005; McKinney, 2008).

Другим направлением использования генетических методов в оценке состояния среды может стать мониторинг генетического состава популяций полиморфных модельных видов. Особенно хорошо для этой цели подходят экотипы — группы особей внутри вида с наследственно закрепленными адаптациями к определенным факторам среды (Turesson, 1922), включая различные ресурсы (Linhart, Grant, 1996). Такие адаптации могут различать популяции одного вида, но могут наблюдаться и внутри одной популяции. По сути, экотипы отражают процесс расхождения по экологическим нишам, на внутривидовом уровне. Дифференциация может проявляться морфологически или может быть скрытой и распознаваемой только на физиологическом или генетическом уровнях (Bahrndorff et al., 2009; Шеховцов и др., 2020). Сохранение разнообразия экотипов редких видов считается важным для их выживания (Stronen et al., 2022).

Генетические линии, особенно если удается показать, что они представляют собой экотипы, могут быть полезны в мониторинге для ранней диагностики внешне не всегда очевидных изменений в почвенной среде. Тесная связь микроартропод с почвой позволяет успешно использовать их в биоиндикации различных нарушений среды (Culliney, 2013; Menta, Remelli, 2020). Генетические линии почвенных членистоногих, приуроченные к различным местообитаниям, обнаружены как для амфимиктических видов, например, ногохвостки Lepidocyrtus lanuginosus (Gmelin 1788) (Zhang et al., 2018), так и для партеногенетических видов, например, клеща *Oppiella nova* (Oudemans 1902) (Saltzwedel et al., 2014). Именно партеногенетические виды обычно обеспечивают основную численность населения коллембол в различных местообитаниях (Чернова и др., 2009). К таким видам относится и ногохвостка Parisotoma notabilis (Schäffer 1896). Этот вид имеет космополитическое распространение, но особенно многочислен в различных природных и антропогенных местообитаниях на территории Европы (Potapov, 2001). Для *P. notabilis* известно по меньшей мере шесть генетических линий, обычно выделяемых по генам COI и 28S (Porco et al., 2012a;

Saltzwedel et al., 2017; Striuchkova et al., 2022). Генетические различия между линиями (15—18%; Saltzwedel et al., 2017) близки к уровню межвидовой дивергенции: 16—25% по гену COI (Sun et al., 2018). Это стало поводом рассматривать их как вероятный комплекс криптических видов *P. notabilis* sensu lato. Однако видовой статус этим линиям пока не придают, поскольку морфологические различия между ними остаются малоизученными.

Популяции P. notabilis s. l. в Московском регионе обычно состоят из представителей 2-3 линий (Striuchkova et al., 2022). Линии L2 и L4-Hebert предпочитают естественные леса, L1 – газоны, а в лесопарках встречаются все три линии (Striuchkova, 2023). Эта дифференцировка генетических линий P. notabilis в градиенте урбанизации дает возможность использовать этот комплекс в биологическом мониторинге антропогенных нарушений среды. При этом нет необходимости владения таксономией коллембол, достаточно выделять один повсеместно распространенный вид, хорошо отличающийся от других, по крайней мере, в Европе. Однако такой мониторинг возможен лишь в районах симпатрии (совместного обитания) двух или более линий *P. notabilis*, а также при подтверждении их биотопической специализации за пределами Московского региона. Нельзя исключать, что симпатрия линий ограничена этим регионом и связана с локальным заносом линий с других территорий, что нередко отмечается для ногохвосток (Шарин, 2004; Potapov et al., 2021). Эти сомнения связаны с тем, что, например, в Западной Европе отмечали в основном парапатрическое распределение линий, т.е. их географическое разделение (Porco et al., 2012a; Saltzwedel et al., 2017).

В задачи работы входило выяснение двух вопросов: 1. Насколько широко распространена симпатрия линий *P. notabilis* s. 1. в европейской части России? 2. Насколько подтверждается их дифференциация по местообитаниям, в т.ч. в различных природных зонах?

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

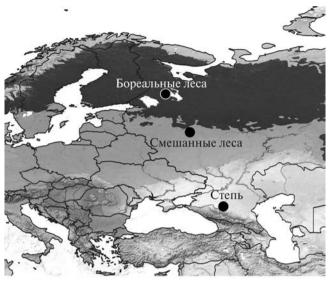
Отбор проб. Исследования проводили в удаленных друг от друга более чем на 2000 км регионах: на севере европейской части России в зоне бореальных лесов Карелии, на юге в зоне степей Ставропольского края. Центральная часть широтного градиента расположена в смешанных лесах Московского региона (рис. 1).

Дифференцировку линий *P. notabilis* в различных по нарушенности местообитаниях изучали на примере урбанизации: на газонах внутри городской застройки, в лесопарках и естественных лесах. В каждой природной зоне выбрали по два набора таких существенно различающихся местообитаний (рис. 2).

В Карелии пробы были взяты в зеленомошных сосняках. Опубликованные ранее данные по Московскому региону (Striuchkova, 2023) в этой работе были лополнены материалом из смешанного леса. В степной зоне природный буковый лес находился на территории природного заказника на горе Стрижамент. Городские лесопарки отличаются от приролных лесов наличием асфальтовых лорожек и троп, мест для отдыха, повышенным загрязнением от предприятий и транспорта, замусоренностью. Газоны – полуискусственные местообитания на урбаноземах, для которых характерны завоз грунтов, посев газонных трав, их кошение, обычно засоление от антигололедных реагентов. Газоны и лесопарки в черте города находятся в условиях повышенного загрязнения промышленностью и автотранспортом, а также бытовым мусором.

В каждом местообитании с нескольких участков отбирали смешанную пробу верхнего слоя почвы объемом 2 л. Характеристики проб представлены в табл. 1. Выгонку коллембол проводили на воронках Тулльгрена в 96% спирт. Особи *P. notabilis* выбирали под бинокулярным микроскопом. Всего было проанализировано 152 особи *P. notabilis* из 19 проб.

Экстракция ДНК и ПЦР. Для предлагаемого мониторинга достаточно просто различать генетические линии. Разделение уже известных линий Р. поtabilis одинаково успешно можно проводить как по митохондриальному гену COI, так и по рибосомальному 28S (Porco et al., 2012a; Saltzwedel et al., 2017; Striuchkova et al., 2022). Поскольку выход успешных ПЦР продуктов обычно выше по гену 28S, мы ограничились его использованием. ДНК экстрагировали из отдельных особей с использованием набора Phire tissue direct PCR master mix (Thermo Scientific) в соответствии с протоколом Dilution & Storage производителя. Данная методика позволяет выделять ДНК при сравнительно малом повреждении исходного материала, поэтому после выделения образцы извлекались и сохранялись. Все реакции ПЦР для секвенирования проводили в объемах 20 мкл,



Области отбора проб

Рис. 1. Районы исследования.

содержащих 10 мкл Phire Tissue Direct PCR Master Mix (Thermo Scientific) с 1 мкл каждого праймера (4 пМ), 1 мкл матричной ДНК и 7 мкл nuclease-free Water. D3-D5 регион 28S рДНК амплифицировали с использованием праймеров 28Sa 5'-GAC CCG TCT TGA AGC ACG-3' и 28Sbout 5'-CCC ACA GCG CCA GTT CTG CTT ACC-3' (Whiting, 2002; Prendini et al., 2005). Амплификация состояла из одной начальной стадии активации при 98°C в течение 5 мин, затем 30 циклов амплификации: денатурация при 98°C в течение 5 с, отжиг праймеров при 57°C в течение 5 с, элонгация при 72°C в течение 20 с и заключительный этап элонгации при 72°C в течение 1 мин. Результат ПЦР оценивали с помощью проведения электрофореза в агарозном геле с бромистым этидием. ПЦР-продукты очищали с помощью смеси ферментов экзонуклеазы I (Exo I) и рекомбинантной

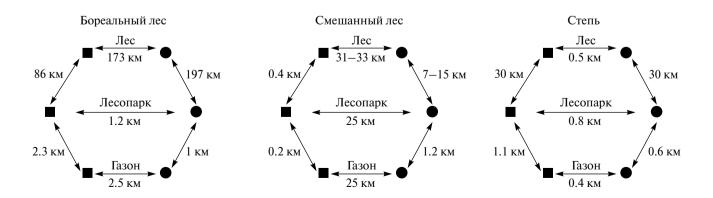


Рис. 2. Схема отбора проб. Наборы данных: квадрат -1, кружок -2; номера соответствуют номерам в табл. 1.

щелочной фосфатазы (rSAP) согласно протоколу очистки продукта ПЦР перед секвенированием (Thermo Scientific). Высушивали с прямым и обратным праймером, секвенирование было выполнено компанией Синтол.

<u>Анализ данных.</u> Полученные секвенограммы редактировали в программе Chromas Lite (версия 2.6.6). Последовательности выравнивали с использованием BioEdit (версия 7.2). В программе MEGA-11

(версия 11) выполняли построения древа по алгоритму Maximum Likelihood с параметрической моделью Jukes-Cantor и Gamma Distributed для разделения особей по линиям. Данные были выложены в GenBank (https://www.ncbi.nlm.nih.gov/), коды указаны в табл. 1. Сравнение генетической структуры проб проводили с помощью точного критерия Фишера. Взаимосвязь между генетическими линиями и местообитаниями разной степени нарушенности визуализирована

Таблица 1. Характеристика материала

				1					
Регион	Набор данных	Место- обитание	Код	Дата	Широта	Долгота	N	Линия	GenBank
	1	Естествен- ный лес	Karelia-2022-3	07.05.22	62.4852	33.6703	6	L2	OR885452—OR885457
		Лесопарк	Karelia-2022-2	09.05.22	61.7773	34.3138	5	L2 L4-Hebert	OR885448—OR885451, OR885458 OR885426—OR885428
Карелия		Газон	Karelia-2022-1	07.05.22	61.7880	34.3501		L1 L4-Hebert	OR885442—OR885443 OR885421—OR885425, OR885437
	2	Естествен- ный лес	Karelia-2022-6	08.05.22	61.9482	30.5692		L2 L4-Hebert	OR885460—OR885463 OR885438—OR885441
		Лесопарк	Karelia-2022-5	09.05.22	61.7705	34.2972		L2 L4-Hebert	OR885459 OR885430—OR885435
		Газон	Karelia-2022-4	09.05.22	61.7738	34.3126		L1 L4-Hebert	OR885444—OR885447 OR885429, OR885436
МО	2*	Естествен- ный лес	Balash-2021-6	05.09.21	55.8312	37.9064		L2 L4-Hebert	OR892313, OR892315— OR892320 OR892314
	1	Естествен- ный лес	W Caucasus-2022-1	30.04.22	44.7761	42.0222	3 5	L0 L4-Hebert	OR886828— OR886829, OR886831 OR886807— OR886808, OR886813, OR886825— OR886826
Ставропольский край		Лесопарк	W Caucasus-2022-3	30.04.22	45.0306	41.9186	8	L4-Hebert	OR886811, OR886817—OR886818, OR886820—OR886820, OR886827
ОЛЪ		Газон	W Caucasus-2022-4	30.04.22	45.0389	41.9111	8	L1	OR886833-OR886840
Ставроп	2	Естествен- ный лес	W Caucasus-2022-2	30.04.22	44.7794	42.0183	1	L0 L1 L4-Hebert	OR886830 OR886832 OR886809— OR886810, OR886819, OR886824
		Лесопарк	W Caucasus-2022-5	30.04.22	45.0356	41.9114		L1 L4-Hebert	OR886841— OR886845 OR886812, OR886814— OR886816
		Газон	W Caucasus-2023-1	30.04.22	45.0395	41.9062	7	L1	OR886846-OR886852

Примечания. MO - Московская обл. N - количество особей.

^{*} Информация об остальных пробах представлена в Striuchkova (2023).

с помощью анализа избыточности (RDA) в пакете "packfor" в среде R (R Core Team. RStudio (version 4.2.1.). 2022. https://www.r-project.org/). Данные генотипирования размещены в GenBank. Карта с обозначением районов отбора проб выполнена с использованием Natural Earth II (бесплатные векторные и растровые картографические данные) (https://www.naturalearthdata.com/).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Симпатрия генетических линий. По рибосомальному гену 28S в европейской части России обнаружено 4 генетические линии P. notabilis: L0, L1, L2 и L4-Hebert. В каждом из изученных районов от зоны бореальных лесов до зоны степей было показано совместное обитание трех генетических линий. В зонах степей и смешанных лесов все три линии были обнаружены в одной пробе. В бореальных лесах в одной пробе встречали до двух генетических линий, а три линии отмечали на расстоянии 400 м друг от друга. Линии L1 и L4-Hebert обнаружены во всех изученных регионах. Линия L0 найдена на территории европейской части России впервые и отмечена только в степной зоне, где L2, напротив, не обнаружена. Таким образом, в каждой из изученных природных зон обнаружено совместное обитание трех линий P. notabilis.

Дифференциация генетических линий в различных по нарушенности местообитаниях. В каждом регионе зонального градиента различные по нарушенности местообитания, как правило, различались по составу, а предварительно можно сказать, что и по соотношению генетических линий *P. notabilis*. В Карелии (зона бореальных лесов) в природных лесах и лесопарках были обнаружены линии L2 и L4-Hebert, на газонах — линии L1 и L4-Hebert (рис. 3).

В Московском регионе (зона смешанных лесов) в лесах были найдены линии L2 и L4-Hebert, на газонах только линия L1, а в лесопарках — совместно три эти линии (рис. 4).

В Ставропольском крае (зона степей) в лесах на г. Стрижамент были выявлены линии L0, L1 и L4-Hebert, в лесопарках — L1 и L4-Hebert, на газонах — только L1 (рис. 5).

Таким образом, линия L0 обнаружена пока только в лесах. Линии L2 и L4-Неbert обитают в лесах и слабонарушенных местообитаниях (лесопарки), при этом L4-Неbert более толерантна к нарушениям, чем L2. Линия L1 встречается на городских газонах с высокой степенью антропогенной нагрузки. Несмотря на небольшую выборку, полученные результаты устойчиво воспроизводились в различных районах исследования. Расчет точного критерия Фишера подтвердил различия в распределении линий по местообитаниям во всех природных зонах на уровне p < 0.01, кроме набора данных 2 для зоны степей (p = 0.011). Анализ избыточности (RDA) показал, что встречаемость линии L1 существенно отличается от

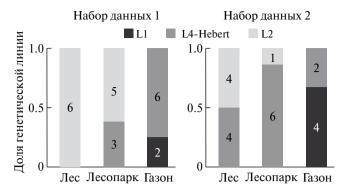


Рис. 3. Распределение генетических линий в различных по нарушенности местообитаниях в зоне бореальных лесов. На столбцах указано количество особей.

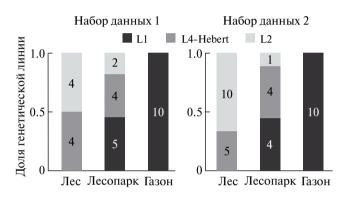


Рис. 4. Распределение генетических линий в различных по нарушенности местообитаниях в зоне смешанных лесов. На столбцах указано количество особей.

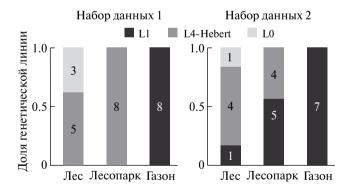


Рис. 5. Распределение генетических линий в разных по нарушенности местообитаниях в зоне степей. На столбцах указано количество особей.

встречаемости остальных, достоверно коррелируя с фактором "газон" (рис. 6).

ОБСУЖДЕНИЕ

<u>Симпатрия генетических линий.</u> Совместное обитание генетических линий *P. notabilis*, обнаруженное нами в различных природных зонах европейской

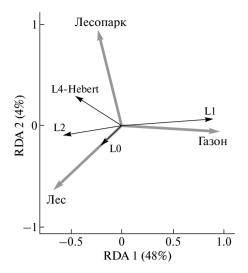


Рис. 6. Сравнение генетического состава популяций *P. notabilis* в лесах, лесопарках и на городских газонах по анализу избыточности (RDAs).

части России, позволяет предположить, что симпатрия разных линий этого вида, вероятно, обычное явление для Восточной Европы. Совместная встречаемость линий была ранее обнаружена также в Эстонии (Anslan, Tedersoo, 2015). Кроме Восточной Европы, локальная симпатрия трех линий встречается в Канаде, что авторы рассматривали скорее как исключение и результат инвазии (Porco et al., 2012a). Однако проведенный нами самостоятельный анализ последних данных базы GenBank по Северной Америке также показал симпатрию в большинстве исследованных районов Канады: Онтарио, Британской Колумбии, о-ва Ньюфаундленд и о-ва Кейп-Бретон. В этих районах различные линии отмечены как в одной пробе, так и на расстоянии нескольких километров друг от друга. Таким образом, симпатрия линий — по-видимому, более обычное явление, чем их парапатрия.

При этом парапатрия за редким исключением характерна для Западной Европы (Porco et al., 2012a; Saltzwedel et al., 2017). Данные по Западной Европе касаются сборов в лиственных и хвойных лесах (Saltzwedel et al., 2017) либо местообитания не указаны (Porco et al., 2012a). Данные по нарушенным местообитаниям в Западной Европе показали 2 линии (L1 и L2) в Париже, но одну (L0) в Гамбурге. Таким образом, на сегодняшний день использование линий *P. notabilis* в биологическом мониторинге достаточно обосновано для территории Восточной Европы и Канады. В северной и восточной Азии (Сибирь, Дальний Восток России) *P. notabilis* довольно малочисленна, что ограничивает ее индикаторное значение.

Экологическая дифференциация генетических линий. Обнаруженное нами ранее распределение генетических линий *P. notabilis* по местообитаниям с разной степенью урбанизации (Striuchkova, 2023) подтверждено в данной работе для различных природных зон европейской части России. Несмотря на

небольшую, двукратную, повторность пробных площадей в каждом типе местообитаний различных регионов, везде найдена сходная дифференцировка генетических линий.

Другие виды антропогенных нарушений, вероятно, также сопровождаются подобной дивергенцией линий. Наши предварительные данные по составу линий *P. notabilis* в местообитаниях открытого типа разной степени нарушенности (косимые луга, залежи и поля) подтверждают закономерности, выявленные ранее. На лугах были обнаружены в основном линии L2 и L4-Hebert, на залежах — L1 и L4-Hebert, а на полях — только линия L1 (Стрючкова, Кузнецова, 2023). Таким образом, для популяций наиболее нарушенных местообитаний (газоны и поля) характерна максимальная доля L1, в то время как в ненарушенных лесах и на косимых лугах эта линия практически отсутствует, а преобладающей на севере и в центре европейской части России становится L2. Хорошо выраженная биотопическая приуроченность дает основания считать, что, по крайней мере, специализированные линии L1 и L2 являются экотипами.

По оценкам молекулярных часов, дивергенция генетических линий P. notabilis произошла 11.5-7.4 млн лет назад в миоцене (Saltzwedel et al., 2017). Генетическая линия L1, повсеместно обнаруживаемая сегодня в городах в условиях загрязнения тяжелыми металлами, засоления, избытка органического мусора и т.д., исходно могла возникнуть в связи с освоением различных местообитаний, формирующихся на ранних сукцессионных стадиях. В настоящее время P. notabilis довольно рано появляется в ходе природных сукцессий: зарастания песчаных отвалов, берегов рек, освобождения участков горных пород от ледников (Wanner, Dunger, 2002; Rusek, 2004; Антипова, Бабенко, 2023). Встречаемость P. notabilis в самых разных местообитаниях Европы велика, и, хотя данных по экологии вида очень много (Potapov, 2001; Fiellberg, 2007), неизвестно, какой именно линии или их совокупности эти данные касаются.

Морфологически, на данный момент, только для линии L1 обнаружены некоторые отличительные признаки (Потапов, 2022). Остальные линии *P. notabilis* пока остаются криптическими операционными таксономическими единицами (ОТU), статус которых даже при больших генетических дистанциях не определен. Несмотря на запутанную таксономию *P. notabilis* s. l., это не мешает использовать его в мониторинге, поскольку вид повсеместно встречается и хорошо отличается от других европейских видов рода, а имеющие диагностическое значение линии успешно определяются генетически.

Сходные с нашими результаты были получены для Lepidocyrtus lanuginosus в центральной Европе (Zhang et al., 2018). Этот вид был разделен на три генетические линии: первая была многочисленной и встречалась в каждом из трех исследуемых мест обитания (леса, луга, пахотные поля), вторая — встречалась только в лесах, третья — только на лугах и пахотных полях. Аналогичная картина была показана и для панцирного клеща *Oppiella nova*: леса и луга заселены различными генетическими линиями, а переходные местообитания колонизированы линией, характерной как лесов, так и для лугов (Saltzwedel et al., 2014).

Возможности использования *P. notabilis* s. 1. в биологическом мониторинге. Благодаря высокой численности и встречаемости *P. notabilis* в исследуемом районе обычно достаточно отобрать смешанную пробу подстилки и верхнего слоя почвы объемом 2 л с трех участков на расстоянии 50—100 м. По нашим предварительным данным, 15 особей должно быть достаточно для достоверного выявления не только состава, но и соотношения генетических линий по описанной выше методике. Появление линии L1 и тенденция к увеличению ее доли в природных лесах и лесопарках являются маркерами роста степени нарушенности этих местообитаний.

Таким образом, дивергенцию генетических линий повсеместно встречающейся ногохвостки *P. notabilis* s. l. можно использовать в биологическом мониторинге почвенной среды. Изменения в соотношении этих линий по данным многолетнего мониторинга можно интерпретировать как свидетельство сдвига положения экосистемы на шкале "норма — сильное нарушение" с позиций почвенной биоты.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны А.И. Боковой, К.С. Паниной и М.Б. Потапову за помощь в отборе проб, а также М.Б. Потапову за оформление рисунков.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда ($PH\Phi$), грант № 22-24-00984.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

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

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Антипова М.Д., Бабенко А.Б., 2023. Формирование сообществ коллембол (Hexapoda, Collembola) при отступании Цейского ледника (Северная Осетия — Алания) // Зоологический журнал. Т. 102. № 12. С. 1370—1388.

https://doi.org/10.31857/S0044513423120036

- *Кузнецова Н.А.*, 2005. Организация сообществ почвообитающих коллембол. М.: Прометей. 244 с.
- Потапов М.Б., 2022. Поиск морфологических различий между генетическими линиями видов-убиквистов насущная задача систематики коллембол // Биота, генезис и продуктивность почв. Материалы XIX Всероссийского совещания по почвенной зоологии. Под редакцией А.В. Тиунова, К.Б. Гонгальского, А.В. Уварова. Улан-Удэ: Бурятский научный центр Сибирского отделения РАН. С. 130—131.
- Стрючкова А.В., Кузнецова Н.А., 2023. Экотипы широкораспространенных видов: перспектива использования в экологическом мониторинге // Биодиагностика и экологическая оценка окружающей среды: современные технологии, проблемы и решения. Материалы IV международного симпозиума. Отв. ред. Терехова В.А., Кулачкова С.А., Ковалева Е.И. М.: Научная библиотека МГУ. С. 227—231.
 - https://doi.org/10.61271/j8240-4277-2929-x
- Чернова Н.М., Потапов М.Б., Савенкова Ю.Ю., Бокова А.И., 2009. Экологическая роль партеногенеза у коллембол // Зоологический журнал. Т. 88. № 12. С. 1455—1470.
- Шарин В.Г., 2004. Группировка ногохвосток (Collembola) свалки бытовых отходов Подмосковья // Зоологический журнал. Т. 83. № 12. С. 1419—1426.
- Шеховцов С.В., Ермолов С.А., Держинский Е.А., Полубоярова Т.В., Ларичева М.С., Пельтек С.Е., 2020. Генетическая и размерная изменчивость Octolasion tyrtaeum (Lumbricidae, Annelida) // Письма в Вавиловский журнал генетики и селекции. Т. 6. № 1. С. 5–9.
 - https://doi.org/10.18699/Letters2020-6-01
- Anslan S., Tedersoo L., 2015. Performance of cytochrome c oxidase subunit I (COI), ribosomal DNA Large Subunit (LSU) and Internal Transcribed Spacer 2 (ITS2) in DNA barcoding of Collembola // European Journal of Soil Biology. V. 69. P. 1–7.
 - https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2015.04.001
- Bahrndorff S., Loeschcke V., Pertoldi C., Beier C., Holmstrup M., 2009. The rapid cold hardening response of Collembola is influenced by thermal variability of the habitat // Functional Ecology. V. 23. P. 340–347. https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2008.01503.x
- Connell J.H., 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs: high diversity of trees and corals is maintained only in a nonequilibrium state // Science. V. 199. № 4335. P. 1302–1310.
 - https://doi.org/10.1126/science.199.4335.1302
- Connell J.H., Hughes T.P., Wallace C.C., 1997. A 30-year study of coral abundance, recruitment, and Disturbance at several scales in space and time // Ecological Monographs. V. 67. № 4. P. 461–488.
 - https://doi.org/10.2307/2963466
- *Culliney T.W.*, 2013. Role of arthropods in maintaining soil fertility // Agriculture. V. 3. № 4. P. 629–659.

- https://doi.org/10.3390/agriculture3040629
- Deiner K., Bik H.M., Mächler E., Seymour M., Lacoursière-Roussel A., et al., 2017. Environmental DNA metabarcoding: Transforming how we survey animal and plant communities // Molecular Ecology. V. 26. № 21. P. 5872–5895. https://doi.org/10.1111/mec.14350
- Dopheide A., Xie D., Buckley T.R., Drummond A.J., Newcomb R.D., 2019. Impacts of DNA extraction and PCR on DNA metabarcoding estimates of soil biodiversity // Methods in Ecology and Evolution. V. 10. № 1. P. 120–133. https://doi.org/10.1111/2041-210X.13086
- Fernandes K., van der Heyde M., Bunce M., Dixon K., Harris R.J., et al., 2018. DNA metabarcoding a new approach to fauna monitoring in mine site restoration // Restoration Ecology. V. 26. № 6. P. 1098—1107. https://doi.org/10.1111/rec.12868
- *Fjellberg A.*, 2007. The Collembola of Fennoscandia and Denmark, Part II: Entomobryomorpha and Symphypleona. Fauna Entomologica Scandinavica. V. 42. Brill. 264 p.
- *Frumkin H.*, 2016. Environmental health: from global to local. San Francisco: John Wiley & Sons. 896 p.
- Geisen S., 2021. Molecular approaches to revolutionize soil biodiversity monitoring // Soil biodiversity from the lowlands to the high mountains: the XVIII International Colloquium on Soil Zoology and XV International Colloquium on Apterygota. Eurac Research, Bozen/Bolzano, Italy. P. 44.
- Ji Y., Ashton L., Pedley S.M., Edwards D.P., Tang Y. et al., 2013. Reliable, verifiable and efficient monitoring of biodiversity via metabarcoding // Ecology Letters. V. 16. № 10. P. 1245–1257. https://doi.org/10.1111/ele.12162
- Linhart Y.B., Grant M.C., 1996. Evolutionary significance of local genetic differentiation in plants // Annual Review of Ecology and Systematics. V. 27. № 1. P. 237–277.
- *McKinney M.L.*, 2008. Effects of urbanization on species richness: A review of plants and animals // Urban Ecosystem. V. 11. P. 161–176. https://doi.org/10.1007/s11252-007-0045-4
- Menta C., Remelli S., 2020. Soil health and arthropods: from complex system to worthwhile Investigation // Insects. V. 11. № 1. P. 54. https://doi.org/10.3390/insects11010054
- Orgiazzi A., Bardgett R.D., Barrios E., Behan-Pelletier V., Briones M.J.I., et al., 2016. Global soil biodiversity atlas. European Commission. 176 p.
- Orgiazzi A., Dunbar M.B., Panagos P., de Groot G.A., Lemanceau P., 2015. Soil biodiversity and DNA barcodes: opportunities and challenges // Soil Biology and Biochemistry. V. 80. P. 244—250. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2014.10.014
- Pfingstl T., Lienhard A., Baumann J., Koblmüller S., 2021. A taxonomist's nightmare Cryptic diversity in Caribbean

- intertidal arthropods (Arachnida, Acari, Oribatida) // Molecular Phylogenetics and Evolution. V. 163. 107240. https://doi.org/10.1016/j.ympev.2021.107240
- Phillips H.R.P., Guerra C.A., Bartz M.L.C., Briones M. J. I., Brown G. et al., 2019. Global distribution of earthworm diversity // Science. V. 366. № 6464. P. 480–485. https://doi.org/10.1126/science.aax4851
- Porco D., Bedos A., Greenslade P., Janion C., Skarżyński D. et al., 2012. Challenging species delimitation in Collembola: cryptic diversity among common springtails unveiled by DNA barcoding // Invertebrate Systematics. V. 26. P. 470–477. https://doi.org/10.1071/IS12026
- Porco D., Potapov M., Bedos A., Busmachiu G., Weiner W.M. et al., 2012a. Cryptic diversity in the ubiquist species Parisotoma notabilis (Collembola, Isotomidae): a longused chimeric species? // PLOS ONE. V. 7. e46056. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0046056
- Potapov A.M., Guerra C.A., van den Hoogen J. et al., 2023. Globally invariant metabolism but density-diversity mismatch in springtails // Nature Communications. V. 14. № 674. P. 1–13.
- Potapov M., 2001. Synopses on Palaearctic Collembola: Isotomidae. Senckenberg Museum of Natural History Görlitz. 603 p.
- Potapov M.B., Kuznetsova N.A., Janion-Scheepers C., Bokova A.I., Panina K.S., 2021. Alien species of Collembola in agroecosystems in the European part of Russia // Borok-VI: sixth International Symposium Invasion of Alien Species in Holarctic. Kazan. Buk. P. 184.
- Prendini L., Weygoldt P., Wheeler W.C., 2005. Systematics of the Damon variegatus group of African whip spiders (Chelicerata: Amblypygi): Evidence from behaviour, morphology and DNA // Organisms Diversity and Evolution. V. 5. № 3. P. 203–236. https://doi.org/10.1016/j.ode.2004.12.004
- Rusek J., 2004. Collembola succession on deposits from a chemical factory // Pedobiologia. V. 48. № 5–6. P. 519–525.
 - https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2004.06.008
- Saltzwedel H., Scheu S., Schaefer I., 2017. Genetic structure and distribution of Parisotoma notabilis (Collembola) in Europe: Cryptic diversity, split of lineages and colonization patterns // PLOS ONE. V. 12. e0170909.
 https://doi.org/10.1271/journal.pope.0170909
 - https://doi.org/10.1371/journal.pone.0170909
- Saltzwedel H. von, Maraun M., Scheu S., Schaefer I., 2014. Evidence for frozen-niche variation in a cosmopolitan parthenogenetic soil mite species (Acari, Oribatida) // PLOS ONE. V. 9. e113268. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0113268
- Schäffer S., Kerschbaumer M., Koblmüller S., 2019. Multiple new species: Cryptic diversity in the widespread mite species *Cymbaeremaeus cymba* (Oribatida, Cymbaeremaeidae) // Molecular Phylogenetics and Evolution. V. 135. P. 185–192.
 - https://doi.org/10.1016/j.ympev.2019.03.008

- Shekhovtsov S.V., Ershov N.I., Vasiliev G.V., Peltek S.E., 2019. Transcriptomic analysis confirms differences among nuclear genomes of cryptic earthworm lineages living in sympatry // BMC Evolutionary Biology. V. 19. Suppl. 1: 50. P. 13—22. https://doi.org/10.1186/s12862-019-1370-y
- Spellerberg I.F., 2005. Monitoring Ecological Change. Cambridge: Cambridge University Press. 411 p.
- Striuchkova A., 2023. Distribution of genetic lineages of Parisotoma notabilis (Collembola) in the urbanistic gradient // Russian Journal of Ecology. V. 54. P. 347–351. https://doi.org/10.1134/S1067413623040112
- Striuchkova A., Malykh I., Potapov M., Kuznetsova N.A., 2022. Sympatry of genetic lineages of *Parisotoma notabilis* s. l. (Collembola, Isotomidae) in the East European Plain // ZooKeys. V. 1137. P. 1–15. https://doi.org/10.3897/zookeys.1137.95769
- Stronen A.V., Norman A.J., Vander Wal E., Paquet P.C., 2022. The relevance of genetic structure in ecotype designation and conservation management // Evolutionary Applications. V. 15. № 2. P. 185–202. https://doi.org/10.1111/eva.13339
- Sun X., Bedos A., Deharveng L., 2018. Unusually low genetic divergence at COI barcode locus between two species of intertidal *Thalassaphorura* (Collembola: Onychiuridae) // PeerJ. V. 6. e5021.

https://doi.org/10.7717/peerj.5021

- Taberlet P., Coissac E., Pompanon F., Brochmann C., Willerslev E., 2012. Towards next-generation biodiversity assessment using DNA metabarcoding // Molecular Ecology. № 8. V. 21. P. 2045–2050. https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2012.05470.x
- Turesson G., 1922. The genotypical response of the plant species to the habitat // Hereditas. V. 3. № 3. P. 211–350.
 - https://doi.org/10.1111/j.1601-5223.1922.tb02734.x
- Wanner M., Dunger W., 2002. Primary immigration and succession of soil organisms on reclaimed opencast coal mining areas in eastern Germany // European Journal of Soil Biology. V. 38. № 2. P. 137–143. https://doi.org/10.1016/S1164-5563(02)01135-4
- Whiting M.F., 2002. Mecoptera is paraphyletic: multiple genes and phylogeny of Mecoptera and Siphonaptera // Zoologica Scripta. V. 31. № 1. P. 93–104. https://doi.org/10.1046/j.0300-3256.2001.00095.x
- Yang Ch., Wang X., Miller J.A., de Blécourt M., Ji Y., et al., 2014. Using metabarcoding to ask if easily collected soil and leaf-litter samples can be used as a general biodiversity indicator // Ecological Indicators. V. 46. P. 379—389. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2014.06.028
- Zhang B., Chen T.-W., Mateos E., Scheu S., Schaefer I., 2018. Cryptic species in *Lepidocyrtus lanuginosus* (Collembola: Entomobryidae) are sorted by habitat type // Pedobiologia. V. 68. P. 12–19.

https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2018.03.001

GENETIC LINEAGES OF *PARISOTOMA NOTABILIS* SENSU LATO (HEXAPODA, COLLEMBOLA) AND THEIR USE IN BIOLOGICAL MONITORING

A. V. Striuchkova^{1, *}, N. A. Kuznetsova^{1, **}

¹Institute of Biology and Chemistry, Moscow Pedagogical State University, Moscow,

129164 Russia

*e-mail: astr2502@yandex.ru

**e-mail: mpnk@yandex.ru

Widespread species of small soil arthropods are being traditionally used in the biological monitoring of the environment. A promising development in this direction could be the usage of genetic methods, namely the composition of genetic lineages in populations of polytypic species. These species include the widespread springtail, *Parisotoma notabilis* sensu lato, which is especially abundant in Europe. At present, six lineages of this complex are known, the genetic distances between which are sufficiently close to the species. Previously, we showed the differentiation of genetic lineages in an urbanization gradient (natural forest — forest park — urban lawn) using the Moscow region as an example. In this work, the divergence of genetic lineages in these habitats was confirmed for various natural zones. The least disturbed habitats are marked by lineages L2, L4-Hebert and L0, the most disturbed ones by L1. Monitoring changes in the soil layer of ecosystems is possible only in zones of sympatry of different *P. notabilis* genetic lineages, i.e. the areas where they co-occur. Such areas seem to include the entire European part of Russia.

Keywords: springtails, ecological divergence, soil fauna, ecotypes, 28S rDNA

УДК 595.731

ДОЛГОСРОЧНАЯ ПАМЯТЬ ТРИПСОВ *THRIPS TABACI* (THYSANOPTERA, THRIPIDAE)

© 2024 г. М. А. Федорова^{а,*}, С. Э. Фарисенков^а, А. А. Полилов^а

^а Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, биологический факультет, кафедра энтомологии, Москва, 119234 Россия

*e-mail: mariafedorova1997@gmail.com Поступила в редакцию 08.09.2023 г. После доработки 27.04.2024 г. Принята к публикации 24.05.2024 г.

У многих микронасекомых описаны способности к ассоциативному обучению, но возможности сохранения памяти у большинства из них не изучены. Ранее были обнаружены способности трипсов *Thrips tabaci* (Thysanoptera, Thripidae) к ассоциативному обучению и формированию кратковременной памяти. В данном исследовании мы продемонстрировали, что при увеличении числа сеансов обучения и разнесении их во времени сохранение следов памяти у *T. tabaci* наблюдается вплоть до 24 ч после эксперимента. Таким образом, впервые было описано наличие консолидированных форм памяти у представителей отряда Thysanoptera.

Ключевые слова: память, ассоциативное обучение, Thripidae, Thrips tabaci, микронасекомые, миниатюризация

DOI: 10.31857/S0044513424040063, **EDN:** UXWPOW

Микронасекомые – это насекомые, размер которых не превышает двух миллиметров. Они обладают набором уникальных качеств, позволяющих им при столь малых размерах не терять способность успешно выживать и размножаться. Несмотря на значительные перестройки нервной системы, они демонстрируют полный набор обычных форм поведения, таких как полет, поиск половых партнеров и хозяев (Pfeffer, Wolf, 2020), они способны к ассоциативному обучению (Farahani et al.. 2014; Polilov et al., 2019) и формированию памяти (Woude et al., 2018). Исследование поведения микронасекомых позволяет приблизиться к расшифровке фундаментальных нейронных механизмов, позволяющих их нервной системе уменьшаться без потери когнитивных способностей.

Накопление информации через обучение на основе проб и ошибок приводит к образованию истинного условного рефлекса (Мазохин-Поршняков, 1975). Эта способность к ассоциативному обучению и наличие памяти помогают животным адаптироваться к постоянно меняющимся условиям среды и, следовательно, значительно повышают выживаемость организма и его плодовитость (Dukas, Duan, 2000). У насекомых формируются два основных типа памяти, различающиеся по длительности и устойчивости — кратковременная и консолидированная (Tully et al., 1994).

Выделяют два типа консолидированной памяти — устойчивую к шоку (или устойчивую к анесте-

зии (Журавлев и др., 2015)) и долгосрочную (Isabel et al., 2004). При формировании устойчивой к шоку памяти не задействуются механизмы синтеза белков (Lagasse et al., 2012; Tully et al., 1994), однако формируются структурные и функциональные изменения в цитоскелете нейронов, которые изменяют проводимость клеточной мембраны и возбудимость нейрона (Kotoula et al., 2017). Процесс формирования долгосрочной памяти требует синтеза новых белков (Montarolo et al., 1986). При этом через четыре часа после эксперимента память задействует только механизмы транскрипции генов, а через сутки после обучения память зависит как от транскрипции, так и трансляции белков, что было показано на медоносной пчеле (Villar et al., 2020).

Механизмы долгосрочной и устойчивой к шоку памяти антагонистичны — при усилении одной из них другая становится менее производительной (Lagasse et al., 2012), поэтому условия их формирования различаются и зависят от силы стимула, биологии вида и частоты встречающегося стимула. Так, стимулы, встретившиеся насекомому в нескольких разных, то есть независимых ситуациях, важнее, чем стимул, встретившийся лишь один раз. Поэтому лишь для запоминания важных стимулов имеет смысл запускать сложный механизм экспрессии генов и формировать долговременную память (Isabel et al., 2004).

Thrips tabaci (Thysanoptera, Thripidae) — широко распространенное растительноядное насекомое

с неполным превращением, размером до 1.5 мм, жизненный цикл которого занимает в среднем 19 дней (Clausen, 1978). Ранее были описаны способности *Т. tabaci* к ассоциативному обучению и сохранению следов памяти вплоть до часа после обучения (Федорова и др., 2022). В данном исследовании было доказано, что увеличение числа попыток обучения (см. раздел Методика) усиливает следы памяти, а разнесение сеансов обучения во времени позволяет насекомым консолидировать кратковременную память в устойчивую к шоку или долговременную.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объект исследования — имаго *Thrips tabaci* Lindeman 1889 (Thysanoptera, Thripidae). Сбор материала и эксперименты были проведены на Звенигородской биологической станции имени С.Н. Скадовского в июле 2021 и 2022 гг. Трипсы были собраны на таволге вязолистной (*Filipendula ulmaria*, Rosaceae).

Для проведения ассоциативного обучения и тестов памяти использовали универсальную термоарену для микронасекомых. Устройство термоарены было описано в предыдущих работах, посвященных обучению и памяти трипсов и трихограммы (Федорова и др., 2022, 2023). Насекомое помещали на арену, температура которой достигала 37 ± 0.5 °C, что вызывало реакцию избегания. Температура комфортного участка составляла 25±1 °C. Рисунок на светодиодном экране вокруг арены состоял из вертикальных полос (зрительный ориентир) и горизонтальных полос, обеспечивающих равномерное освещение. Зрительный ориентир в экспериментах с тестовой группой совпадал с комфортным участком, за счет чего насекомые могли находить его, ориентируясь по рисунку на экране. Для насекомых из контрольной группы зрительный ориентир и местоположение комфортного участка переключали случайным образом, что делало невозможным формирование ассоциативной связи.

Схема эксперимента

Проводили два эксперимента. В первом применяли методику, использованную ранее в наших экспериментах по изучению памяти миниатюрных насекомых (Федорова и др., 2022, 2023). Эксперимент состоял из предварительного теста ($T_{\text{предв.}}$), одного сеанса обучения, который включал 10 попыток обучения, и тестов на память спустя 4 (T_4) и 24 ч после обучения (T_{24}). Предварительный тест и тесты памяти проходили идентично — на арене отсутствовал участок с комфортной температурой, но зрительный ориентир был включен и находился на протяжении каждого теста в одном случайном положении. Длительность тестов составляла 1 мин. После $T_{\text{предв.}}$ начинался сеанс обучения, который

состоял из 10 попыток. Каждая попытка состояла из этапа поиска комфортного участка, минуты отдыха на этом участке и переключения комфортного участка и зрительного ориентира в другое случайно выбранное положение. По прошествии 10 попыток, сеанс обучения завершался, и насекомое перемещали в пробирку объемом 2 мл вместе с соцветиями кормовых растений и фильтровальной бумагой, пропитанной водой. Далее насекомых делили на две группы — половина проходила тестирование памяти через 4 ч (T_4) , другая половина — через 24 ч (T_{24}) . Напомним, что тестирования проходили при выключенных комфортных участках.

Второй эксперимент был изменен таким образом, чтобы улучшить сохранение следов памяти через 24 часа после обучения. Через час после первого сеанса обучения, состоящего из 10 попыток, проводили второй, включающий 7 попыток. Через 24 ч после второго сеанса обучения проводили тест на память (T_{24}) .

Регистрация и анализ данных

Передвижение насекомых было зафиксировано на цифровую камеру Moticam 3. С помощью программы Tracker 5.0.5 (https://physlets.org/tracker) были получены координаты траекторий движения. По координатам была рассчитана длина пути при поиске комфортного участка, а также доля времени, проведенного в каждом из четырех секторов в тестах памяти ($T_{предв.}$, T_4 и T_{24}).

В тестах памяти оценивали долю времени в целевом секторе и индекс обучения. Целевой сектор — это та четверть арены, которая соответствует зрительному ориентиру на экране. Индекс обучения рассчитывали как отношение разности между временем в целевом секторе и временем в противоположном секторе к общему времени в этих двух секторах. Время в секторах, расположенных по бокам от целевого, в индексе обучения не учитывается.

Эти показатели оценивали в трех тестах. Первый тест был предварительным ($T_{\rm предв.}$). Второй тест проводили через 4 часа после обучения (T_4). Третий тест проводили через 24 часа после обучения (T_{24}).

Статистический анализ был выполнен в программе STATISTICA 12 (t-test). При проведении множественных попарных сравнений применялась поправка Бонферрони.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Эксперимент 1, с одним сеансом обучения (рис. 1*A*, 2*A*)

В предварительном тесте ($T_{\text{предв.}}$) нет различий между тестовой и контрольной группами, особи

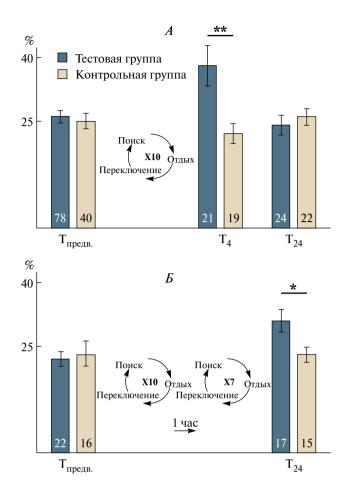


Рис. 1. Доля времени (%), проведенного *T. tabaci* в целевом секторе в каждом из тестов (М \pm SE) в эксперименте с одним сеансом обучения (*A*) и эксперименте с двумя сеансами обучения (*B*). $T_{\text{предв.}}$ — предварительный тест, T_4 — через 4 ч после обучения, T_{24} — через 24 ч. t-test: * p < 0.05, ** p < 0.01. В основании каждого столбца — число изученных насекомых.

проводят сравнимое количество времени во всех секторах арены. Процент времени (рис. 1A), проведенного в целевом секторе через 4 ч (T_4) после обучения, у тестовой и контрольной групп достоверно различается (t-test, df = 38, F = 4.601, t = 2.812, p = 0.008), как и индекс обучения (рис. 2A) (t-test, df = 38, F = 1.139, t = -2.964, p = 0.005). В эксперименте с одним сеансом обучения не наблюдается различий между тестовой и контрольной группами через 24 ч (T_{24}) после обучения.

Эксперимент 2, с двумя сеансами обучения (рис. 1E, 2E)

В предварительном тесте $(T_{\text{предв.}})$ нет различий между тестовой и контрольной группами.

Через 24 ч (T_{24}) после обучения процент времени (t-test, df = 30, F = 2.648, t = 2.680, p = 0.012) (рис. 1B) и индекс обучения (t-test, df = 30, F = 1.878,

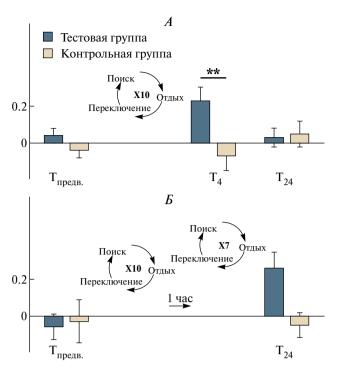


Рис. 2. Индекс обучения (отношение разности между временем в целевом секторе и временем в противоположном секторе к общему времени в этих двух секторах) T. tabaci в каждом из тестов ($M\pm SE$) в эксперименте с одним сеансом обучения (A) и эксперименте с двумя сеансами обучения (B). $T_{предв.}$ — предварительный тест, T_4 — через 4 ч после обучения, T_{24} — через 24 ч. T_{24} - через 24 ч. T_{24} - через 20.01.

t = 2.710, p = 0.011) (рис. 2E) достоверно различаются у тестовой и контрольной групп.

Итак, особи, прошедшие два сеанса обучения (рис. 1 B и рис. 2 B), проводили в целевом секторе достоверно больше времени, чем контрольные, что доказывает сохранение памяти в течение 24 ч.

ОБСУЖДЕНИЕ

У некоторых насекомых долгосрочная память, в отличие от памяти, устойчивой к шоку, может формироваться, только если воздействие стимулами разнесено во времени (Tully et al., 1994). На дрозофилах при помощи ольфакторного обучения было показано, что после 10 повторений, следующих непрерывно одно за другим, память сохранялась на протяжении трех дней, так же как и после единичного повторения. Однако когда между сеансами обучения были добавлены интервалы в 15 мин, память сохранялась на протяжении как минимум семи дней (Tully et al., 1994).

В экспериментах с ольфакторным обучением на муравьях, пчелах и мухах долгосрочная память формировалась уже после одной попытки обучения (Piqueret et al., 2019; Villar et al., 2020; Yu et al.,

2022), однако было показано, что увеличение числа попыток обучения, разнесенных во времени, приводило к улучшению памяти (Yu et al., 2022). Сверчкам (Matsumoto, Mizunami, 2002) и тараканам (Sakura, Mizunami, 2001; Watanabe et al., 2003) было достаточно 2—3 попыток обучения, разнесенных во времени, чтобы вызвать сохранение памяти в течение 4 дней. Однако для многих насекомых, в связи с их экологией, память при обучении на ольфакторные стимулы может оказаться более устойчивой из-за большей значимости этих стимулов для насекомого, поэтому при использовании других типов обучения понадобится большее число попыток.

С помощью термической арены успешно исследовали способности к обучению у дрозофил (Foucaud et al., 2010; Ofstad et al., 2011) и пчел (Scheiner et al., 2020). Эксперименты проводили по схеме, аналогичной схеме нашего эксперимента, но без разнесения попыток обучения во времени. В одном из исследований проводили тесты памяти, показавшие сохранение ее следов спустя 8 ч (Ofstad et al., 2011).

В предыдущих исследованиях памяти трипсов было выявлено наличие следов памяти через час после эксперимента, однако отсутствовали следы памяти спустя 24 ч (Федорова и др., 2022). Обучение в этом случае состояло из одного сеанса, т.е. из 10 попыток, следующих одна за другой.

Настоящий эксперимент предусматривал разнесение сеансов во времени. Трипсы, которые проходили два сеанса, разнесенных во времени, помнили зрительные ориентиры, позволяющие избегать перегрева, по меньшей мере в течение суток после обучения. Полученные данные подтверждают гипотезу о том, что увеличение количества повторений и добавление временных интервалов между ними улучшают сохранение следов памяти. Полученные нами данные подтверждают высказанное ранее другими авторами (Isabel et al., 2004) мнение о том, что в природе для организма невыгодно тратить ресурсы на консолидацию, если животное сталкивается со стимулом лишь однажды. Консолидация требуется лишь когда столкновение со стимулом происходит в разных условиях, в данном случае – в разное время.

В данном исследовании мы наблюдаем наличие консолидированных форм памяти. Мы не можем определить, какая именно это память — устойчивая к шоку или долгосрочная, так как это потребовало бы блокировки генов radish (Folkers et al., 1993), NOS1 (Takahashi et al., 2009) и других. Другой способ определить тип памяти — добавить в углеводный корм одной из экспериментальных групп ингибитор синтеза белков циклогексимид (Lagasse et al., 2009), что, вероятно, станет следующим этапом исследования физиологии памяти миниатюрных насекомых.

Устойчивая к шоку память успешно формируется без разнесения попыток обучения во времени, в отличие от долгосрочной памяти (Tully et al., 1994). Таким образом, память трипсов через 4 ч предположительно можно отнести к памяти, устойчивой к шоку, а память спустя 24 ч — к долговременной.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (№ 22-74-10008).

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

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

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Журавлев А.В., Никитина Е.А., Савватеева-Попова Е.В., 2015. Обучение и память у дрозофилы: физиолого-генетические основы // Успехи физиологических наук. Т. 46. № 1. С. 76–92.
- *Мазохин-Поршняков Г.А.*, 1975. Информационная организация и механизмы поведения у насекомых // Журнал общей биологии. Т. 36. С. 48–60.
- Федорова М.А., Фарисенков С.Э., Тимохов А.В., Полилов А.А., 2022. Ассоциативное обучение и память трипсов // Зоологический журнал. Т. 101. № 8. С. 1–12.
- Федорова М.А., Фарисенков С.Э., Тимохов А.В., Полилов А.А., 2023. Ассоциативное обучение и память наездников *Trichogramma telengai* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) // Зоологический журнал. Т. 102. № 3. С. 284—290.
- Clausen C.P., 1978. Onion Thrips (*Thrips tabaci* Lindeman) // Parasites and Predators of Arthropod Pests and Weeds: A World Review. P. 20–21.
- Dukas R., Duan J.J., 2000. Potential fitness consequences of associative learning in a parasitoid wasp // Behavioral Ecology. V. 11. № 5. P. 536–543.
- Farahani H.K., Ashouri A., Goldansaz S.H., Shapiro M.S., Golshani A., Abrun P., 2014. Associative learning and memory duration of *Trichogramma brassicae* // Progress in Biological Sciences. V. 4. № 1. P. 87–96.
- Folkers E., Drain P., Quinn W.G., Draint P., 1993. Radish, a Drosophila mutant deficient in consolidated memory // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. V. 90. № 17. P. 8123–8127.

- Foucaud J., Burns J.G., Mery F., 2010. Use of spatial information and search strategies in a water maze analog in Drosophila melanogaster. V. 5. № 12. P. e15231.
- *Isabel G., Pascual A., Preat T.*, 2004. Exclusive consolidated memory phases in *Drosophila* // Science. V. 304. № 5673. P. 1024–1027.
- Kotoula V., Moressis A., Semelidou O., Skoulakis E.M.C., 2017. Drk-mediated signaling to Rho kinase is required for anesthesia-resistant memory in *Drosophila* // Proceedings of the National Academy of Sciences. V. 114. № 41. P. 10984–10989.
- Lagasse F., Moreno C., Preat T., Mery F., 2012. Functional 14and evolutionary trade-offs co-occur between two consolidated memory phases in *Drosophila melanogaster* // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, V. 279. № 1744. P. 4015–4023.
- Lagasse F., Devaud J.-M., Mery F., 2009. A Switch from cycloheximide-resistant consolidated memory to cycloheximide-sensitive reconsolidation and extinction in *Drosophila* // The Journal of Neuroscience. V. 29. № 7. P. 2225–2230.
- Matsumoto Y., Mizunami M., 2002. Lifetime olfactory memory in the cricket *Gryllus bimaculatus* // Journal of Comparative Physiology A. V. 188. P. 295–299.
- Montarolo P.G., Goelet P., Castellucci V.F., Morgan J., Kandel E.R., Schacher S., 1986. A critical period for macromolecular synthesis in long-term heterosynaptic facilitation in Aplysia // Science. V. 234. № 4781. P. 1249–1254.
- Ofstad T A., Zuker C.S., Reiser M.B., 2011. Visual place learning in Drosophila melanogaster // Nature. V. 474. № 7350. P. 204–207.
- Pfeffer S., Wolf H., 2020. Arthropod spatial cognition // Animal Cognition. V. 23. № 6. P. 1041–1049.
- *Piqueret B., Sandoz J.-C., Ettorre P.d'.*, 2019. Ants learn fast and do not forget: associative olfactory learning,

- memory and extinction in *Formica fusca //* Royal Society Open Science. V. 6. № 190778.
- Polilov A.A., Makarova A.A., Kolesnikova U.K., 2019. Cognitive abilities with a tiny brain: Neuronal structures and associative learning in the minute Nephanes titan (Coleoptera: Ptiliidae) // Arthropod Structure & Development. V. 48. P. 98–102.
- Sakura M., Mizunami M., 2001. Olfactory learning and memory in the cockroach *Periplaneta americana* // Zoological Science. V. 18. № 1. P. 21–28.
- Scheiner R., Frantzmann F., Jäger M., Mitesser O., Helfrich-Förster C., Pauls D., 2020. A novel thermal-visual place learning paradigm for honeybees (*Apis mellifera*). V. 14. P. 56.
- Takahashi T., Hamada A., Miyawaki K., Matsumoto Y., Mito T., Noji S., Mizunami M., 2009. Systemic RNA interference for the study of learning and memory in an insect // Journal of Neuroscience Methods. V. 179. № 1. P. 9–15.
- Tully T., Preat T., Boynton S.C., Del Vecchio M., 1994. Genetic dissection of consolidated memory in Drosophila // Cell. V. 79. № 1. P. 35–47.
- Villar M.E., Marchal P., Viola H., Giurfa M., 2020. Redefining single-trial memories in the honeybee // Cell Report. V. 30. № 8. P. 2603–2613.
- Watanabe H., Kobayashi Y., Sakura M., Matsumoto Y., Mizunami M., 2003. Classical olfactory conditioning in the cockroach *Periplaneta americana* // Zoological Science. V. 20. № 12. P. 1447–1454.
- van der Woude E., Huigens M.E., Smid H.M., 2018. Differential effects of brain size on memory performance in parasitic wasps // Animal Behaviour. V. 141. P. 57–66.
- Yu J.X., Hui Y.M., Xue J.A., Qu J.B., Ling S.Q., Wang W., Zeng X.N., Liu J.L., 2022. Formation characteristics of long-term memory in *Bactrocera dorsalis* // Insect Science. № 0. P. 1–15.

LONG-TERM MEMORY IN *THRIPS TABACI* (THYSANOPTERA, THRIPIDAE)

M. A. Fedorova^{1,*}, S. E. Farisenkov¹, A. A. Polilov¹

¹Department of Entomology, Faculty of Biology, Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119234 Russia *e-mail: mariafedorova1997@gmail.com

Microinsects are capable of associative learning and memory retention despite significant reduction in the number and size of neurons. Previously, the capabilities of *Thrips tabaci* (Thysanoptera, Thripidae) for associative learning and the formation of short-term memory have been demonstrated. In this study, an additional training session was added, as well as a time interval between them. Increasing the number of training sessions and spacing these out over time allowed us to demonstrate the persistence of memory traces for up to 24 hours. Thus, for the first time, the presence of consolidated forms of memory in the order Thysanoptera has been revealed.

Keywords: associative learning, memory retention, microinsects, miniaturization

УЛК 595.792: 595.782

ПАРАЗИТОИДЫ (HYMENOPTERA, EULOPHIDAE, BRACONIDAE) КАК ФАКТОР СМЕРТНОСТИ ЛИПОВОЙ МОЛИ-ПЕСТРЯНКИ (PHYLLONORYCTER ISSIKII, LEPIDOPTERA, GRACILLARIIDAE) В ПРЕДУРАЛЬЕ

© 2024 г. И. В. Ермолаев $^{a, b, *}$, З. А. Ефремова $^{c, **}$, С. А. Белокобыльский d , В. В. Курбатов b , Е. Н. Егоренкова e

^a Ботанический сад УрО РАН, Екатеринбург, 620130 Россия
 ^bУдмуртский государственный университет, Ижевск, 426034 Россия
 ^cСтейнхардт Музей Естественной истории, Тель-Авивский университет, Тель-Авив, 69978 Израиль
 ^dЗоологический институт РАН, Санкт-Петербург, 199034 Россия
 ^eУльяновский государственный педагогический университет, Ульяновск, 432071 Россия
 ^{*e}-mail: ermolaev-i@yandex.ru
 **e-mail: zyefremova@gmail.com
 Поступила в редакцию 06.12.2023 г.
 После доработки 21.02.2023 г.
 Принята к публикации 25.02.2024 г.

Исследованы комплексы паразитоидов инвазивного вида липовой моли-пестрянки (*Phyllonorycter issikii*, Lepidoptera, Gracillariidae) в Пермском крае и Республике Башкортостан. Выявлено пятнадцать видов паразитоидов из семейства Eulophidae и один вид из семейства Braconidae. *Diglyphus isaea*, *Chrysocharis pubens* и *Ch. submutica* (Eulophidae) впервые отмечены в качестве паразитоидов этого минера. Смертность гусениц и куколок *Ph. issikii* от паразитоидов была незначительной и варьировала от 1.3 ± 0.3 (г. Пермь) до $14.9\pm1.2\%$ (с. Толбазы, Республика Башкортостан).

Ключевые слова: Hymenoptera, Eulophidae, Braconidae, Diglyphus isaea, Chrysocharis pubens, Ch. submutica, зараженность паразитоидами

DOI: 10.31857/S0044513424040075, EDN: UXWJFD

Материалы о видовой структуре комплекса паразитоидов экономически значимого инвазивного вида липовой моли-пестрянки (Phyllonorycter issikii (Kumata, 1963)) (Lepidoptera, Gracillariidae) в Предуралье до этих исследований были ограничены только территорией Удмуртской республики. Исследования, проведенные в период 2001-2005 гг. и в 2015 г. на трех постоянных пробных площадях в г. Ижевске, позволили выявить 26 видов паразитоидов моли Ph. issikii из семейств Eulophidae и Braconidae (Ермолаев и др., 2011, 2018). Видовая структура комплексов паразитоидов варьировала в разные годы: если в 2001 г. было отмечено 17, то в 2002, 2003, 2004, 2005 и 2015 гг. – 19, 11, 10, 16 и 18 видов соответственно. В период 2001-2005 гг. доминировал паразитоид Pnigalio soemius (Walker 1839) (Ермолаев и др., 2011), в 2015 г. — Minotetrastichus frontalis Nees 1834 (Ермолаев и др., 2018).

Эффективность комплекса паразитоидов Ph. issikii в Ижевске была низкой. В 2001-2005 гг. зараженность паразитоидами на трех пробных площадях варьировала от 0.9 ± 0.2 до $12.5\pm0.9\%$ (Ермолаев и др., 2011), в 2015 г. — от 0.6 ± 0.2 до $1.6\pm0.3\%$ (Ермолаев и др., 2018). При этом средняя смертность первого поколения Ph. issikii от паразитоидов была ниже, чем у второго. Например, в 2015 г. эти показатели составили 1.0 и 17.6% соответственно (Ермолаев, Домрачев, 2020).

Маршрутное исследование насаждений лип в 22 населенных пунктах Удмуртии в 2016 г. позволило дополнительно выявить три новых вида паразитоидов моли-пестрянки *Ph. issikii* (Ермолаев и др., 2018). Таким образом, в настоящее время на территории Удмуртии известно 29 видов паразитоидов липовой моли-пестрянки.

Цель настоящей работы заключается в исследовании комплекса перепончатокрылых

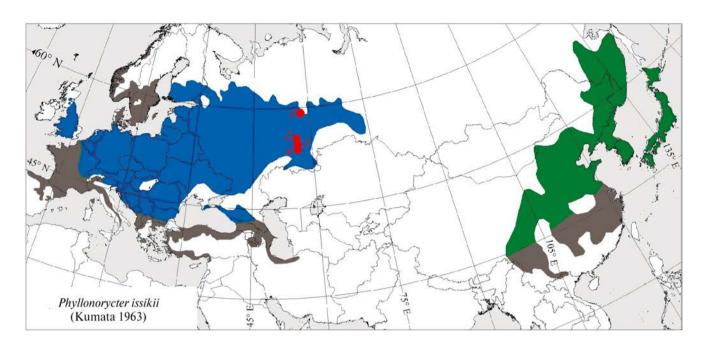


Рис. 1. Места проведения исследования. Зеленым цветом показан первичный ареал *Ph. issikii*; синим — ее вторичный ареал; серым — ареал рода *Tilia*, данные по *Ph. issikii* отсутствуют. $1 - \Gamma$. Пермь, 2 - C. Куккуяново (Республика Башкортостан), $3 - \Gamma$. Уфа, 4 - C. Толбазы (Республика Башкортостан).

паразитоидов семейств Eulophidae и Braconidae как фактора смертности популяций липовой моли-пестрянки на новых территориях Предуралья.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Комплекс паразитоидов *Ph. issikii* исследовали в 2019 г. по единой методике в Пермском крае [г. Пермь (57°94′ с.ш., 56°28′ в.д.)] и Республике Башкортостан [с. Куккуяново (55°32′ с.ш., 54°95′ в.д.), г. Уфа (54°73′ с.ш., 56°00′ в.д.) и с. Толбазы (54°04′ с.ш., 55°88′ в.д.)] (рис. 1).

Листья собирали с 20 модельных деревьев липы мелколистной (Tilia cordata Mill.), выбранных в естественных южно-таежных насаждениях в Перми (29.06.2019), и насаждениях с. Куккуяново (29.06.2019), г. Уфы (30.06.2019) и с. Толбазы (30.06. 2019). Помимо этого, 30 июня 2019 г. провели маршрутное исследование в семи населенных пунктах Пермского края: г. Кунгур (57°41' с.ш., 56°89′ в.д.), с. Орда (57°20′ с.ш., 56°92′ в.д.), с. Уинское (56°88' с.ш., 56°61' в.д.), г. Чернушка (56°54′ с.ш., 56°10′ в.д.), пос. Куеда (56°45′ с.ш., 55°61′ в.д.), с. Большая Уса (56°73′ с.ш., 55°12′ в.д.) и г. Чайковский (56°74′ с.ш., 54°18′ в.д.) (рис. 2). При маршрутном исследовании брали смешанные пробы до 150 листьев с минами с 10 деревьев T. cordata.

В период окукливания молей первой генерации на ветвях первого порядка нижнего яруса северной

экспозиции каждого дерева собирали от 60 до 70 листьев с минами. Мины вырезали ножницами и помещали в пластиковые боксы в соответствии с номером модельного дерева. Собранный материал был оперативно доставлен в г. Ижевск.

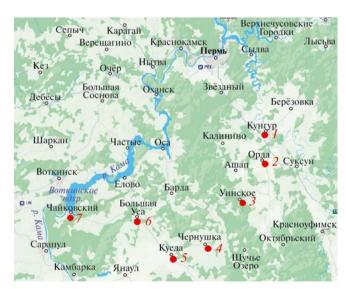


Рис. 2. Пункты маршрутного исследования комплекса паразитоидов липовой моли-пестрянки (*Ph. isskii*) в Пермском крае: 1-г. Кунгур, 2-с. Орда, 3-с. Уинское, 4-г. Чернушка, 5-п. Куеда, 6-с. Большая Уса, 7-г. Чайковский.

Выход молей и паразитоидов фиксировали ежедневно в условиях полевой лаборатории на биостанции Удмуртского государственного университета "Сива". Всего было исследовано 150 модельных деревьев липы (четыре пробные площади по 20 деревьев и семь точек при маршрутном исследовании по 10 деревьев), вырезано 9220 мин и выведено 6322 экз. *Ph. issikii* и 878 экз. паразитоидов. Выведенные паразитоиды были определены 3.А. Ефремовой (Eulophidae) и С.А. Белокобыльским (Braconidae).

Способ определения плотности заселения индивидуального модельного дерева, выживаемости куколок и зараженности паразитоидами указан в работе Ермолаева и др. (2011). Во всех случаях рассчитывали среднее арифметическое значение и его ошибку. Статистическую обработку материала проводили стандартными методами (Ивантер, Коросов, 2011). При расчете фаунистического сходства комплексов паразитоидов липовой моли-пестрянки Поволжья, Предуралья, Урала и Западной Сибири использовали коэффициент Съеренсена ($K_{\rm S}$) (Sørensen, 1948).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В условиях полевой лаборатории появление молей популяции с. Толбазы происходило с 30 июня по 13 июля (с максимумом 3 июля) (рис. 3).

Выход молей более северных популяций *Ph. issi-kii* г. Уфы, с. Куккуяново и г. Перми наблюдали позднее, в период с 1 по 17 июля (с максимумом 4 июля), с 3 по 18 июля (с максимумом 9 июля) и с 6 по 23 июля (с максимумом 16 июля) соответственно. Появление паразитоидов липовой моли-пестрянки башкирских популяций *Ph. issikii* (Толбазы, Уфа, Куккуяново) происходило со 2 по 18 июля (с максимумом 12 июля), а пермской популяции — с 9 по 19 июля (с максимумом 15 июля) (рис. 4).

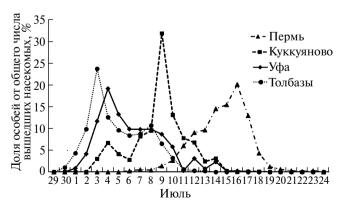


Рис. 3. Динамика выхода молей в разных популяциях моли *Ph. isskii* в условиях полевой лаборатории.

Выживаемость гусениц и куколок Ph. issikii варьировала от 49.9 ± 2.1 (Толбазы) до $89.7\pm1.0\%$ (Пермь) (табл. 1) и не зависела от средней плотности популяции моли (табл. 2).

Общая смертность находилась в диапазоне от 10.3 ± 1.0 (Пермь) до $50.1\pm2.1\%$ (Толбазы). При этом смертность от неизвестных причин (например, смертность при индуцированной реакции на повреждение дерева-хозяина, дополнительном питании паразитоидов, внутривидовой конкуренции гусениц, от патогенов) составила от 9.0 ± 1.0 (Пермь) до 35.2 ± 2.1 (Толбазы). Смертность же непосредственно от паразитоидов была невысокая и варьировала от 1.3 ± 0.3 (Пермь) до $14.9\pm1.2\%$ (Толбазы).

Результаты наших исследований позволили выявить 16 видов паразитоидов липовой молипестрянки: 15 видов — из семейства Eulophidae и один вид — из семейства Braconidae (табл. 3).

Из них 8 видов было обнаружено на территории Пермского края и 15 видов – в Республике Башкортостан. В наших сборах в качестве паразитоида моли *Ph. issikii* впервые отмечены три вида: Diglyphus isaea (Walker 1838), Ch. pubens Delucchi 1954 и *Ch. submutica* Graham 1963 (Eulophidae). D. isaea является одиночным, иногда групповым эктопаразитоидом насекомых-минеров (Bouček, Askew, 1968), а представители рода Chrysocharis Förster 1956 – одиночные первичные эндопаразитоиды личинок чешуекрылых (Kosheleva et al., 2019). Кроме того, были выведены единичные представители наездников из родов *Pteromalus* Swederus 1795 (г. Чернушка) (Pteromalidae), *Elachertus* (Spinola 1811) (с. Куккуяново), *Pnigalio* Schrank 1802 (г. Уфа), *Chrysocharis* (с. Куккуяново, г. Уфа, с. Толбазы), Neochrysocharis Kurdjumov 1912 (с. Куккуяново, г. Уфа, с. Толбазы) (Eulophidae) и Dolichogenidea Viereck 1911 (с. Куккуяново, с. Толбазы) (Braconidae).

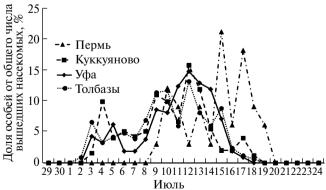


Рис. 4. Динамика выхода паразитоидов в разных популяциях моли *Ph. isskii* в условиях полевой лаборатории.

Таблица 1. Выживаемость и смертность гусениц и куколок липовой моли-пестрянки (*Ph. issikii*) в Предуралье

	Плотность заселения	Drywynaaraam	Смертность молей, %			
Место	модельного дерева, мин на лист	Выживаемость молей, %	от паразитоидов	по неизвестной причине		
г. Пермь	4.10±0.42	89.7±1.0	1.3±0.3	9.0±1.0		
с. Куккуяново	0.39±0.04	52.7±3.0	13.0±1.2	34.3±2.9		
г. Уфа	0.31±0.03	70.7±2.4	14.1±1.2	15.2±2.7		
с. Толбазы	0.27±0.02	49.9±2.1	14.9±1.2	35.2±2.1		

Таблица 2. Значения коэффициентов корреляции между показателями плотности заселения липы молью *Ph. issikii* и характеристиками выживаемости и смертности гусениц и куколок в Предуралье

Место	Drawara area amar area y	Смертность молей			
Место	Выживаемость молей	от паразитоидов	по неизвестной причине		
г. Пермь	r = 0.09	r = 0.26	r = -0.16		
с. Куккуяново	r = 0.21	r = 0.12	r = -0.27		
г. Уфа	r = -0.04	r = -0.02	r = 0.05		
с. Толбазы	r = -0.16	r = 0.06	r = 0.13		

Во всех случаях n = 20 и корреляция недостоверна (P > 0.05).

Таблица 3. Видовая структура комплекса паразитоидов (Hymenoptera, Eulophidae, Braconidae) липовой моли-пестрянки (*Ph. issikii*) Пермского края и Республики Башкортостан

Рид породужания	Пермс	кий край	Республика Башкортостан			
Вид паразитоида	Пермь	южная часть	Куккуяново	Уфа	Толбазы	
Eulophidae						
Diglyphus isaea (Walker 1838)* ▲			+			
Elachertus fenestratus Nees 1834*				+		
Hyssopus geniculatus (Hartig 1838)*	+	+	+		+	
Pnigalio agraules (Walker 1839)*	+1	+	+	+3	+	
P. mediterraneus Ferrière et Delucchi 1957*			+	+	+	
Sympiesis dolichogaster Ashmead 1888*		+				
S. gordius (Walker 1839)*		+2	+	+	+1	
S. sericeicornis (Nees 1834)*		+1	+3	+	+	
Chrysocharis laomedon Walker 1839		+	+2	+1	+2	
Ch. nephereus Walker 1839				+	+	
Ch. pentheus (Walker 1839)		+		+	+3	
Ch. pubens Delucchi 1954 ▲					+	
Ch. pubicornis Zetterstedt 1838					+	
Ch. submutica Graham 1963 ▲				+		
Minotetrastichus frontalis Nees 1834*		+	+1	+2	+	
Braconidae						
Pholetesor circumscriptus (Nees 1834)				+	+	
Bcero:	2	8	8	11	12	

Примечания. * — эктопаразитоид. \blacktriangle — вид впервые выявлен как паразитоид моли *Ph. issikii.* + — наличие вида. $+^1$, $+^2$, $+^3$ — место среди доминирующих видов.

Исследование одной из самых северных популяций Ph. issikii, расположенной в г. Перми на границе ареала кормового растения в зоне доминирования таежных ассоциаций, показало здесь крайнюю бедность комплекса паразитоидов. Практически полное отсутствие факторов смертности позволяет местной популяции Ph. issikii иметь высокие показатели выживаемости гусениц и куколок ($89.7\pm1.0\%$) и плотности заселения кормовых растений $(4.10\pm0.42 \text{ мин на 1 лист})$ (табл. 1). Зараженность *Ph. issikii* паразитоидами доминирующего вида Pnigalio agraules не была связана с плотностью заселения минером дерева-хозяина: (r = -0.27, n = 20, P > 0.05). Гусеницы и куколки минера, собранные близ населенных пунктов в зоне южной тайги (г. Кунгур, с. Орда и с. Уинское), были заражены только P. agraules и также имели низкий показатель зараженности паразитоидами (0.9-1.8%) (табл. 4).

По всей вероятности, степень экологической пластичности *Ph. issikii*, позволяющая минеру успешно проходить развитие даже на северной границе ареала липы мелколистной (*Tilia cordata*), оказалась значительно выше степени пластичности аборигенных видов наездников-полифагов, специализирующихся на иных местных чешуекрылых-минерах. В южной же части Пермского края среди паразитоидов *Ph. issikii* доминировали *Sympiesis sericeicornis* и *S. gordius* (Eulophidae).

Видовое разнообразие комплексов паразитоидов *Ph. issikii* в зоне неморальной растительности на примере Республики Башкортостан закономерно растет с севера на юг, и наше исследование позволило увидеть одновременный срез состояния таких комплексов при движении в этом направлении. Расстояние между точками сбора с. Куккуяново и г. Уфа — около 70 км, между г. Уфа

и с. Толбазы – еще 80 км. Комплексы паразитоилов Ph. issikii в этих трех точках представлены преимущественно полифагами минирующих насекомых. Зараженность минера паразитоидами в этих популяциях не имеет достоверных различий. Однако с севера на юг меняются доминирующие виды, а также растут видовое разнообразие комплекса (8-11-12 видов) и доля эндопаразитоидов. Так, если близ с. Куккуяново отношение экто- и эндопаразитоидов, определенных до вида, составило 7:1, то близ г. Уфа и с. Толбазы – уже 6:5 и 6:6 соответственно. Во всех трех популяциях показатель зараженности у доминирующих паразитоидов моли Ph. issikii не зависел от плотности заселения минером дерева-хозяина. Ниже приведены коэффициенты корреляции, объем выборки и уровень достоверности для доминирующих видов паразитоидов из разных географических точек. Для популяции минера из с. Куккуяново: *M. frontalis* (r = -0.17, n = 20, P > 0.05), Ch. laomedon (r = -0.03, n = 20, P > 0.05), S. sericeicornis (r = 0.23, n = 20, P > 0.05), для популяции Ph. issikii г. Уфы: Ch. laomedon (r = 0.14, n = 20, P > 0.05, M. frontalis (r = 0.33, n = 20, p = 20,P > 0.05) M P. agraules (r = -0.22, n = 20, P > 0.05). а для популяции минера из с. Толбазы: S. gordius (r = -0.10, n = 20, P > 0.05), Ch. laomedon (r = 0.29, P > 0.05)n = 20, P > 0.05) и Ch. pentheus (r = 0.18, n = 20, P > 0.05). По всей вероятности, выявленные тренды отражают общие закономерности пространственного распределения качественного и количественного составов наездников-паразитоидов с севера на юг, однако это явление нуждается в дополнительном исследовании.

Полученные результаты позволяют сравнить комплексы паразитоидов моли *Ph. issikii* Предуралья с аналогичными комплексами на западе и востоке от Уральских гор. С учетом материалов из

Таблица 4. Видовой состав комплекса паразитоидов липовой моли-пестрянки (*Ph. issikii*) (Eulophidae) в разных населенных пунктах юга Пермского края

D	Населенный пункт							
Вид паразитоида	Кунгур	Орда	Уинское	Чернушка	Куеда	Большая Уса	Чайковский	
H. geniculatus	_	_	_	_	+	_	_	
P. agraules	+	+	+	_	+	+	+	
S. dolichogaster	_	_	_	+	_	_	_	
S. gordius	_	_	_	_	+	+	+	
S. sericeicornis	_	_	_	+	+	_	+	
Ch. laomedon	_	_	_	_	+	_	_	
Ch. pentheus	_	_	_	_	_	+	_	
M. frontalis	_	_	_	_	+	_	_	
Зараженность, %	1.3	0.9	1.8	3.0	9.2	5.1	11.9	

Удмуртии (Ермолаев и др., 2011, 2018) на территории Предуралья уже известно 33 вида паразитоидов этого минера. На территории Среднего Поволжья (Мишенко и др., 2007: Егоренкова, 2008: Ефремова и др., 2009; Мищенко, 2009, 2011; Ефремова, Мищенко, 2008, 2009; Yefremova, Mishchenko, 2010, 2012; Ермолаев и др., 2019), а также на Урале и в Западной Сибири (Ермолаев и др., 2019; Kosheleva et al., 2022; Ермолаев и др., 2023) было выявлено по 23 вида паразитоида моли Ph. issikii. При этом комплексы Предуралья (Пермский край и Башкортостан) являются, несомненно, более близкими по составу к таковым Урала и Западной Сибири $(K_s = 0.71)$, чем к Среднему Поволжью $(K_s = 0.50)$. По всей вероятности, это может быть связано со сходством климатических условий Предуралья и Урала с Западной Сибирью. Комплексы паразитоидов моли Ph. issikii этих территорий характеризуются отсутствием в них специалистов-энтомофагов, поскольку практически все выявленные паразитоиды имеют экологические связи с видами четырех отрядов минирующих насекомых: Lepidoptera, Coleoptera, Diptera и Hymenoptera (Universal Chalcidoidea Database, 2024). Следует особо отметить, что проведенные исследования показали преобладание в подобных комплексах именно эктопаразитоидов. Так, если в Среднем Поволжье соотношение эктои эндопаразитоидов составило 14:9, то в Предуралье — 20: 13, на Урале и в Западной Сибири — 16: 7. При этом на всей изученной части вторичного ареала минера формирование комплексов паразитоидов *Ph. issikii* идет с участием четырех доминирующих видов (Eulophidae): Sympiesis gordius, S. sericeicornis, Chrysocharis laomedon, Minotetrastichus frontalis.

Таким образом, комплексы паразитоидов инвазивного вида липовой моли-пестрянки Пермского края и Республики Башкортостан насчитывают 15 видов наездников семейства из Eulophidae и один вид из семейства Braconidae. *Diglyphus isaea*, *Chrysocharis pubens* и *Ch. submutica* (Eulophidae) впервые отмечены в качестве паразитоидов этого минера. Роль паразитоидов как фактора смертности гусениц и куколок *Ph. issikii* была незначительной и варьировала в диапазоне от 1.3±0.3 (г. Пермь) до 14.9±1.2% (с. Толбазы, Республика Башкортостан).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность С.Ю. Синеву (Зоологический институт РАН, С.-Петербург) и А.В. Селиховкину (Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет, С.-Петербург) за поддержку работы на разных этапах ее реализации. Авторы выражают благодарность В.М. Косареву (Удмуртский государственный университет, Ижевск) за помощь в сборе материала.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации "Биоразнообразие природных экосистем Заволжско-Уральского региона: история его формирования, современная динамика и пути охраны" (FEWS-2024-0011). Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

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

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Егоренкова Е.Н., 2008. Фауна наездников-тетрастихин (Hymenoptera, Eulophidae, Tetrastichinae) лесостепной части Среднего Поволжья. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИПЭИЭ им. А.Н. Северцова РАН. 18 с.

Ермолаев И.В., Домрачев Т.Б., 2020. Влияние количества генераций на динамику численности липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963) (Lepidoptera, Gracillariidae) в Удмуртии // Российский журнал биологических инвазий. № 4. С. 66–80.

Ермолаев И.В., Ефремова З.А., Ижболдина Н.В., 2011. Паразитоиды как фактор смертности липовой моли-пестрянки (*Phyllonorycter issikii*, Lepidoptera, Gracillariidae) // Зоологический журнал. Т. 90. № 1. С. 24—32.

Ермолаев И.В., Ефремова З.А., Домрачев Т.Б., 2018. О влиянии паразитоидов (Hymenoptera, Eulophidae) на выживаемость липовой моли-пестрянки (*Phyllonorycter issikii*, Lepidoptera, Gracillariidae) в Удмуртии // Зоологический журнал. Т. 97. № 2. С. 401–407.

Ермолаев И.В., Ефремова З.А., Герасимова Н.А., Королёва Е.А., Лушников Н.Н., Петров А.И., Пчельников А.А., 2019. Паразитоиды (Hymenoptera) липовой моли-пестрянки (*Phyllonorycter issikii*, Lepidoptera, Gracillariidae) разных городов Российской Федерации и роль этих паразитоидов в смертности инвазивного вида // Зоологический журнал. Т. 98. № 4. С. 407—414.

Ермолаев И.В., Ефремова З.А., Белокобыльский С.А., Тюлькин Ю.А., Егоренкова Е.Н., 2023. Паразитоиды (Hymenoptera, Eulophidae, Braconidae) как

- фактор смертности липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii*, Lepidoptera, Gracillariidae) в Зауралье и Западной Сибири // Зоологический журнал. Т. 102. № 7. С. 790—798.
- Ефремова З.А., Мищенко А.В., 2008. Комплекс наездников-паразитоидов (Hymenoptera, Eulophidae) липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* (Lepidoptera, Gracillariidae) в Среднем Поволжье // Зоологический журнал. Т. 87. № 2. С. 189—196.
- Ефремова З.А., Мищенко А.В., 2009. Новые данные о трофических связях наездников-эвлофид (Hymenoptera, Eulophidae) с чешуекрылыми (Lepidoptera) в Ульяновской области // Энтомологическое обозрение. Т. 88. № 1. С. 29—37.
- Ефремова З.А., Краюшкина А.В., Мищенко А.В., 2009. Комплексы паразитоидов (Hymenoptera, Eulophidae) молей-пестрянок рода *Phyllonorycter* (Lepidoptera, Gracillariidae) в Среднем Поволжье // Зоологический журнал. Т. 88. № 10. С. 1213—1221.
- Ивантер Э.В., Коросов А.В., 2011. Введение в количественную биологию. Петрозаводск: Изд-во Петр-ГУ. 302 с.
- Мищенко А.В., Ефремова З.А., Краюшкина А.В., 2007. Динамика популяции липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* (Lepidoptera, Gracillariidae) и комплекс ее паразитоидов (Hymenoptera, Eulophidae) в Среднем Поволжье // Природа Симбирского Поволжья. Ульяновск: Издательство "Корпорация технологий продвижения". Вып. 8. С. 169—175.
- Мищенко А.В., 2009. Паразитизм наездников-эвлофид (Hymenoptera: Eulophidae) на минирующих чешуекрылых (Lepidoptera, Nepticulidae, Tischeriidae, Gracillariidae) лесостепи европейской России. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Санкт-Петербург: ВНИИЗР. 21 с.
- Мищенко А.В., 2011. Энтомофауна листовых мин // Вестник Томского государственного педагогического университета. Вып. 5. С. 101–106.

- Bouček Z., Askew R.R., 1968. Index of Palaearctic Eulophidae (excl. Tetrastichinae). Index of Entomophagous Insects. Paris. 260 p.
- Kosheleva O.V., Egorenkova E.N., Kostjukov V.V., Trjapitzin V.A., 2019. Family Eulophidae // Belokobylskij S.A., Samartsev K.G., Il'inskaya A.S. (Eds). Annotated catalogue of the Hymenoptera of Russia. Volume II. Apocrita: Parasitica. Proceedings of the Zoological Institute Russian Academy of Sciences. Supplement 8. Zoological Institute RAS, St Petersburg. P. 152–182.
- Kosheleva O.V., Belokobylskij S.A., Kirichenko N.I., 2022. The Hymenopterous parasitoids of the lime leaf miner *Phyllonorycter issikii* (Kumata) (Lepidoptera: Gracillariidae) from its native and invaded regions in Asian Russia // Diversity. 14. 707. [Электронный ресурс]. Режим доступа: https://doi.org/10.3390/d 14090707 (дата обновления: 22.01.2024).
- Sørensen T.A., 1948. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content and its application to analyses of the vegetation on Danish commons // Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskab. Biologiske skrifter. V. 5. № 4. 34 p.
- Universal Chalcidoidea Database, 2024. [Электронный ресурс]. Режим доступа: https://www.nhm.ac.uk/our-science/data/chalcidoids/database/index.dsml (дата обновления: 18.01.2024).
- Yefremova Z., Mishchenko A., 2010. The dynamics of the populations of dominant parasitoids (Hymenoptera, Eulophidae) of moth *Phyllonorycter issikii* (Kumata) (Lepidoptera: Gracillariidae) in the Middle Volga Basin // Proceedings of the Russian Entomological Society. St. Peterburg. V. 80. № 2. P. 64–75.
- Yefremova Z., Mishchenko A., 2012. The preimaginal stages of Minotetrastichus frontalis (Nees) and Chrysocharis laomedon (Walker) (Hymenoptera: Eulophidae), parasitoids associated with Phyllonorycter issikii (Kumata, 1963) (Lepidoptera: Gracillariidae) // Journal of Natural History. V. 46. P. 1283—1305.

PARASITIODS (HYMENOPTERA, EULOPHIDAE, BRACONIDAE) AS A MORTALITY FACTOR FOR THE LIME LEAF MINER (PHYLLONORYCTER ISSIKII, LEPIDOPTERA, GRACILLARIIDAE) IN THE CIS-URALS

I. V. Ermolaev^{1, 2, *}, Z. A. Yefremova^{3, **}, S. A. Belokobylskij⁴, V. V. Kurbatov², E. N. Yegorenkova⁵

¹Botanic Garden Institute, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Ekaterinburg, 620130 Russia

²Udmurt State University, Izhevsk, 426034, Russia

³The Steinhardt Museum of Natural History, Tel Aviv University, Tel Aviv, 69978 Israel

⁴Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St.-Peterburg, 199034 Russia

⁵Ulyanovsk State Pedagogical University, Ulyanovsk, 432071 Russia

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

**e-mail: zvefremova@gmail.com

The assemblage of hymenopteran parasitoids associated with the invasive lime leaf miner, *Phyllonorycter issikii* (Lepidoptera, Gracillariidae) developing on the lime (*Tilia cordata*) was studied in the Perm Region and in the Republic of Bashkortostan during 2019. Sixteen species of parasitoids of *Ph. issikii* were recognized: *Diglyphus isaea*, *Elachertus fenestratus*, *Hyssopus geniculatus*, *Pnigalio agraules*, *P. mediterraneus*, *Sympiesis dolichogaster*, *S. gordius*, *S. sericeicornis*, *Chrysocharis laomedon*, *Ch. nephereus*, *Ch. pentheus*, *Ch. pubens*, *Ch. pubicornis*, *Ch. submutica*, *Minotetrastichus frontalis* (Eulophidae) and *Pholetesor circumscriptus* (Braconidae). Three species, *Diglyphus isaea*, *Chrysocharis pubens* and *Ch. submutica* (Eulophidae), were reported as parasitoids of the lime leaf miner for the first time. The roles the complex of parasitoids played in the mortality of the miner were negligible. The mortality ranged from 1.3±0.3 (Perm) to 23.7±3.3% (Tolbazy village).

Keywords: Hymenoptera, Eulophidae, Braconidae, Diglyphus isaea, Chrysocharis pubens, Ch. submutica, rate of parasitism

УДК 574.3

ПЕРВЫЙ ОПЫТ МЕЧЕНИЯ GPS-GSM ТРАНСМИТТЕРАМИ УШАСТОЙ СОВЫ (ASIO OTUS, STRIGIDAE, AVES) В ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

© 2024 г. А. В. Шариков^{а,*}, С. В. Волков^b, А. С. Педенко^b, Т. С. Массальская^b, А. В. Макаров^c

^a Московский педагогический государственный университет, Москва, 129164 Россия ^b Институт проблем экологии и эволюции РАН имени А.Н. Северцова, Москва, 119071 Россия ^c Государственное бюджетное профессиональное образовательное учреждение "Воробьевы горы", Москва, 119334 Россия

> *e-mail: avsharikov@ya.ru Поступила в редакцию 19.12.2023 г. После доработки 12.02.2024 г. Принята к публикации 08.03.2024 г.

На территории сети заказников "Журавлиная родина" (Россия, Московская область, 56.7573° с.ш., 37.7920° в.д.) с 2000 по 2023 г. было окольцовано 186 ушастых сов. За все время отмечен всего один возврат кольца. Птенец был окольцован и выпущен 20.07.2007 на окраине дер. Дмитровка (Талдомский район Московской области, 56.747502° с.ш., 37.738124° в.д.). Кольцо без птицы было найдено спустя 16 лет 12.02.2023 в поле в окрестностях города Велка Крэш в Оломоуцком крае (Чехия). Расстояние от места кольцевания по прямой составило 1510 км в юго-западном направлении. В 2021 г. в рамках совместной российско-германской программы ICARUS впервые для России и в целом для Евразии было установлено 5 спутниковых и 4 GPS-GSM трансмиттеров на птенцов ушастой совы. Из них только один датчик, закрепленный на птенце в дер. Дмитровка, передал сигналы в следующем 2022 г. в период с 23.04 по 14.08. Птица на второй год жизни загнездилась в дер. Бешенково (Дмитровский район Московской области, 56.4342° с.ш., 37.7788° в.д.). Таким образом, расстояние от места рождения до места первого гнездования на следующий год составило 34.5 км. Это гнездование оказалось успешным, и у пары благополучно вывелись и вылетели 5 птенцов. По данным, переданным трансмиттером, меченая птица летала и охотилась недалеко от гнезда и удалялась от него на расстояние не более 1.3 км.

Ключевые слова: кольцевание, GPS-GSM трансмиттеры, миграция, хоминг, охота

DOI: 10.31857/S0044513424040087, **EDN:** UXVDUQ

Многие аспекты жизни сов остаются малоизученными. Во многом это связано с преимущественно сумеречно-ночным скрытным образом жизни, который привносит свои трудности в изучении представителей отряда совообразных. Кольцевание остается самым распространенным и доступным способом изучения миграционных путей птиц. Но, к сожалению, этот метод изучения миграций не столь эффективен для сов по сравнению с другими группами птиц. Во-первых, как правило, сложно проводить массовое кольцевание этих ночных хищников (трудности с поиском гнезд и отловом летных птенцов). Во-вторых, доля возвратов окольцованных сов намного ниже, даже в сравнении с этим показателем для дневных хищных птиц (Полуда, 2012). В-третьих, у встреченных в природе сов сложно распознать номер на орнитологическом кольце из-за оперенной цевки, что также снижает количество сообщений, получаемых от орнитологов и любителей птиц.

Поэтому все большее значение в изучении перемещений сов нашли методы отслеживания с помощью трансмиттеров. Чаще всего методы телеметрии, как и в случае с другими группами птиц, применяются для получения информации о естественных движениях и образцах поведения отдельных особей (Jetz et al., 2022).

Ушастые совы в разных частях европейской части России различаются по характеру перемещений. В южных районах (Ставропольский и Краснодарский края) они ведут, как правило, оседлый образ жизни. А в северных частях ареала (например, в Московской обл.) перемещения сов в разные годы могут различаться и варьировать от круглогодичного пребывания на локальных территориях до кочевых перемещений с элементами ближних миграций (Макарова, 2014). Исследования в Северной Америке показали, что ушастая сова может совершать сезонные перелеты на расстояния до

600 км (Christensen, Ward, 2022). Именно поэтому этот вид чрезвычайно интересен для изучения его перемещений методом телеметрии.

Анализ возврата обычных металлических колец показывает, что ушастые совы, которые вывелись или держались летом в Рязанской, Московской, Ярославской, Калужской, Костромской, Вологодской, Тамбовской областях и Мордовии, летят осенью преимущественно в западном направлении через Эстонию, Латвию, Литву, Калининградскую обл., реже через Курскую обл. и Белоруссию (Сапетина, 1985; Паевский, Шаповал, 2022). В целом кольцевание этих сов традиционными кольцами слабо результативно. Например, по результатам отлова и кольцевания на Куршской косе в Калининградской обл. общая эффективность кольцевания (возвратов) составила 3.01%, при этом в последние годы количество возвратов колец достоверно снижалось (Паевский, Шаповал, 2022).

Нами на территории сети заказников "Журавлиная родина" (Россия, Московская обл., 56.7573° с.ш., 37.7920° в.д.) с 2000 по 2023 г. было окольцовано 186 ушастых сов (прежде всего слетков). При этом за все время был всего один возврат кольца. Птенец (неизвестного происхождения, переданный из Московского Зоопарка и подсаженный к местной паре с птенцами) был окольцован и выпущен 20.07.2007 на окраине д. Дмитровка (Талдомский р-н, 56.747502° с.ш., 37.738124° в.д.). Спустя 16 лет 12.02.2023 в поле было найдено кольцо от этой совы рядом с городом Велка Крэш в Оломоуцком крае (Чешская республика). При этом самой птицы обнаружено не было. Расстояние от места кольцевания по прямой составило 1510 км в юго-западном направлении. При этом осталось непонятным, когда сова погибла или лишилась кольца.

В 2021 г. в рамках совместной российско-германской программы ICARUS (International Cooperation for Animal Research Using Space – "Международное сотрудничество в области научных исследований животных с использованием космических технологий") (Беляев и др., 2015) впервые для России и в целом для Евразии было установлено 5 спутниковых и 4 GPS-GSM трансмиттеров на девять особей ушастой совы. Из этих меченых птиц восемь были крупными, оперившимися и самостоятельно покинувшими свои гнезда совятами и одна — взрослой самкой. Мечение устройствами осуществлялось с 8 июня по 8 июля, в зависимости от возраста птенцов, на территории сети заказников "Журавлиная родина" при помощи орнитологических ловчих сетей. Вес спутникового трансмиттера 5 г, а GPS-GSM устройства — 20 г. Трансмиттеры крепились на спину птицы по типу рюкзачка. Всех меченых совят наблюдали примерно в течение месяца до момента их разлета на значительные расстояния. Информация о перемещениях птиц автоматически сохранялась в банке

данных "Movebank" и была доступна через портал movebank.org для зарегистрированных пользователей, в том числе для авторов этой публикации (Kranstauber et al., 2011).

К сожалению, восемь из левяти устройств, по не зависящим от нас техническим причинам, перестали работать практически сразу после мечения. Еще один трансмиттер, установленный на птенца в дер. Дмитровка, тоже сначала не работал (рис. 1). Но неожиданно в следующем, 2022 г. он стал передавать координаты в период с 23.04 по 14.08. Птица на второй год жизни загнездилась в дер. Бешенково (Дмитровский р-н Московской обл., 56.4342° с.ш., 37.7788° в.д.). Таким образом, расстояние от места рождения до места первого гнездования на следующий год составило 34.5 км. Вероятно, это был самец, т.к. на его самке, которая проводила больше времени в гнезде, устройство отсутствовало. Это гнездование оказалось успешным, и у пары благополучно вывелись и вылетели 5 птенцов. По координатам, переданным трансмиттером, меченая птица летала и охотилась



Рис. 1. Птенец ушастой совы по кличке "Пухляш" в процессе надевания на него GPS-GSM трансмиттера. Именно от этого птенца получены данные через год.

недалеко от гнезда и удалялась от него на расстояние не более 1.3 км. К сожалению, после середины августа информация перестала поступать и о дальнейшей судьбе птицы ничего не известно.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность О.С. Гринченко за помощь в проведении исследования на территории заказника, кроме того, студентам и аспирантам МПГУ, а также сотрудникам сети заказников "Журавлиная родина" за помощь в проведении полевых исследований. Отдельную благодарность авторы выражают И.Г. Покровскому (Институт Макса Планка, Германия) за помощь в приобретении и настройке работы трансмиттеров.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках государственных заданий Института проблем экологии и эволюции РАН: "Фундаментальные проблемы охраны живой природы и рационального использования биоресурсов" (0089-2021-0010), "Экологические и эволюционные аспекты поведения и коммуникации животных" (0089-2021-0004), а также в рамках государственной темы кафедры зоологии и экологии Московского педагогического государственного университета "Устойчивость организмов и экосистем в условиях естественных и антропогенных воздействий" (1.6.2.2). Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Соответствие исследования международным этическим стандартам подтверждено Комиссией Института биологии и химии МПГУ по биоэтике (выписка из протокола заседания Комиссии — Протокол № 1 от 31.08.2021 г.). Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беляев М.Ю., Викельски М., Лампен М., Легостаев В.П., Мюллер У., Науманн В., Тертицкий Г.М., Юрина О.А., 2015. Технология изучения перемещения животных и птиц на Земле с помощью аппаратуры ICARUS на российском сегменте МКС // Космическая техника и технологии. № 3(10). С. 38–51.
- Макарова Т.В., 2014. Экология ушастой и болотной сов во внегнездовой период в Европейской части России. Автореф. ... дис. канд. биол. наук. Москва. 24 с.
- Паевский В.А., Шаповал А.П., 2022. Сезонные миграции и флуктуации численности ушастой совы (Asio otus, Strigiformes, Strigidae) по данным 60-летнего отлова и кольцевания в восточной Прибалтике // Зоологический журнал. Т. 101. № 4. С. 451–460.
- Полуда А.М., 2012. К миграционным перемещениям сов в Украине // Хищные птицы в динамической среде третьего тысячелетия: состояние и перспективы. Труды VI международной конференции по соколообразным и совам Северной Евразии, г. Кривой Рог, Украина, 27—30 сентября 2012 г. Кривой Рог. С. 500—507.
- *Сапетина И.М.*, 1985. Итоги кольцевания ушастой совы (*Asio otus*) в Европейской части СССР // Результаты кольцевания и мечения птиц. С. 20–28.
- Christensen T.C., Ward D.C., 2022. First description of Long-eared Owl (Asio otus) migration using GPS telemetry // The Wilson Journal of Ornithology. V. 134(4). P. 708–715.
- *Jetz W., Tertitski G., Kays R., Mueller U., Wikelski M., et al.,* 2022. Biological Earth observation with animal sensors // Trends in Ecology and Evolution. V. 37. P. 293–298.
- Kranstauber B., Cameron A., Weinzerl R., Fountain T., Tilak S., Wikelski M., Kays R., 2011. The Movebank data model for animal tracking // Environmental Modelling and Software. 26(6). P. 834–835.

FIRST OBSERVATIONS OF THE MOVEMENTS OF THE LONG-EARED OWL (ASIO OTUS, STRIGIDAE, AVES) USING GPS-GSM TELEMETRY IN THE EUROPEAN PART OF RUSSIA

A. V. Sharikov^{1,*}, S. V. Volkov², A. S. Pedenko², T. S. Massalskaya², A. V. Makarov³

¹Moscow State Pedagogical University, Moscow, 129164 Russia

²Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia

³State budgetary professional educational institution of Moscow "Vorobiovy gory", Moscow, 119334 Russia

*e-mail: avsharikov@ya.ru

In the Crane Homeland Nature Reserve, 56.7573° N, 37.7920° E, Moscow Region, Russian Federation, a total of 186 long-eared owls were ringed between 2000 and 2023. Over those years, only one ring was returned. The young owl was ringed and released on 07.20.2007 in the outskirts of Dmitrovka, 56.747502° N, 37.738124° E, Taldomsky District, Moscow Region. After 16 years, on 12.02.2023, the ring without the bird was found near the town of Velka Krash in the Olomouc region, Czech Republic. The distance between the ring release and return amounted to 1510 km in a south-westerly direction. In 2021, as part of the Russian-German ICARUS program, for the first time for Russia and in general in Eurasia, 5 satellite and 4 GPS-GSM transmitters were attached to young or adult long-eared owls. Only one transmitter which belongs to the tagged owl from Dmitrovka started working next year. Transmitter data covered the period from 23.04 to 14.08. The tagged owl was nesting in the second year of its life at Beshenkovo, 56.4342° N, 37.7788° E, Dmitrovsky District, Moscow Region. The distance between the ringing and first nesting sites amounted to 34.5 km. The nesting was successful, and the pair raised 5 fledglings. According to the data transmitted, the tagged bird flew and hunted not more than 1.3 km away from the nest.

Keywords: bird ringing, GPS-GSM telemetry, migration, homing, hunting

УДК 599.32; 574.42; 574.34

ЧЕРЕЗ КРАХ К ВОЗРОЖДЕНИЮ: НЕСТАЦИОНАРНАЯ ДИНАМИКА СООБЩЕСТВА ГРЫЗУНОВ В НОВЫЙ ЦИКЛ ОПУСТЫНИВАНИЯ В КАЛМЫКИИ

© 2024 г. Е. Н. Суркова^а, Л. Е. Савинецкая^а, А. В. Чабовский^{а,*}

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

*e-mail: tiusha2@mail.ru
Поступила в редакцию 11.03.2024 г.
После доработки 16.04.2024 г.
Принята к публикации 23.04.2024 г.

Естественные пастбища полупустынь Калмыкии в течение последних ста лет испытывают антропогенную нагрузку разной интенсивности. Быстрое и значительное сокращение поголовья скота в 90-х гг. 20-го века привело к восстановлению пастбищ и переходу их функционирования из "пустынного" в "степной" режим. С конца первого десятилетия 21-го века здесь развиваются процессы нового опустынивания, вызванные ростом пастбищной нагрузки и засухами. Рост поголовья скота обусловил быстрое снижение проективного покрытия, но только через несколько лет произошла резкая смена видового состава растений со "степного" на "пустынный". На фоне усиливающегося опустынивания сообщество грызунов сначала потерпело крах, а затем возродилось. По всей видимости, крах — это запоздалая реакция на предшествующее опустыниванию остепнение пастбищ, что привело к сокращению численности пустынных видов и обеднению сообщества, затормозив тем самым его возрождение при новом цикле опустынивания. Таким образом, и растительный покров, и сообщество грызунов демонстрировали нестационарную динамику со сменой режимов и запаздыванием реакции (инертностью) в ответ на опустынивание ландшафта.

Ключевые слова: пастбищные экосистемы, растительный покров, гистерезис, перевыпас, динамика численности

DOI: 10.31857/S0044513424040094, **EDN:** UXTTIK

Естественные пастбища — широко распространенные высоко динамичные наземные экосистемы, функционирование которых определяется пастбищной нагрузкой, пожарами, засухами и другими экстремальными погодными явлениями (White et al., 2000). Пастбищные экосистемы чрезвычайно уязвимы и чувствительны к действию внешних факторов, в том числе антропогенному прессу. Для них характерно неустойчивое равновесие, и они легко переходят из одного относительно устойчивого состояния в другое, часто скачкообразно, демонстрируя нелинейную нестационарную динамику (Westoby et al., 1989; Frank et al., 1998; Briske et al., 2003; Asner et al., 2004).

Пастбища засушливых регионов наиболее подвержены процессам деградации, связанным в первую очередь с сельскохозяйственной деятельностью человека. В частности, перевыпас скота и смена практики природопользования в середине прошлого века привели к тому, что в 1980-х гг. на юге Калмыкии сформировалась единственная в Европе антропогенная пустыня (Saiko, Zonn, 1997).

Однако в 1990-е гг. в результате значительного сокращения поголовья растительность начала быстро восстанавливаться (Неронов и др., 1997; Шилова и др., 2000; Hölzel et al., 2002; Rogovin, 2007). Уже к середине первого десятилетия 21-го века здесь сформировалась вторичная антропогенная высокотравная степь с доминированием дерновинных злаков (Dubinin et al., 2011; Smelansky, Tishkov, 2012). К началу 2010-х гг. поголовье скота выросло практически до уровня советских времен, запустив новый цикл опустынивания (Tchabovsky et al., 2019; Суркова и др., 2022).

Грызуны — ключевой компонент пастбищных экосистем — реагировали на трансформацию ландшафта с пустынного на степной изменениями в распространении и численности в соответствии со своими экологическими предпочтениями (Шилова и др., 2000; Rogovin, 2007; Surkova et al., 2019). При этом отдельные виды и сообщество в целом реагировали на изменение ландшафта с запозданием, демонстрируя инертность и пороговую динамику с отложенными по времени сменами режимов

(Шилова и др., 2000). Например, сокращение численности популяции полуденной песчанки (*Meriones meridianus*) — пустынного грызуна-псаммофила — произошло скачкообразно и лишь спустя 10 лет после начала остепнения ландшафта (Tchabovsky et al., 2016). В этой статье, анализируя динамику растительности и сообщества грызунов пастбищ Калмыкии, мы отвечаем на вопрос, как реагируют грызуны на развитие нового процесса опустынивания и есть ли запаздывание в их ответе.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Район исследований

Работа проведена в Республике Калмыкия в окрестностях поселка Ачинеры (Черноземельский р-н). Район исследования расположен в пределах полупустынного геоэкотона, на границе зоны сухих степей и полупустынь (Неронов, Александров, 2004). Полупустынные экотоны особенно чувствительны к изменениям внешних условий и демонстрируют флуктуирующий тип динамики (Неронов, 2006, 2008).

Процедура учетов

С начала исследований в 1994 и по 2023 г. учеты грызунов проводили ежегодно осенью на шести стационарных линиях ловушек (250 или 500 м, 50—100 ловушек через 5 м соответственно), расположенных в разных местообитаниях:

- посадки кандыма по бугристым закрепленным пескам;
- вейниковые сообщества по бугристым пескам;
- злаково-полынная полупустыня на супесчаных почвах;
 - полынник по краю такыра;
- песчаннополынно-разнотравные сообщества в массиве закрепленных песков;
 - заросли тамариска по грядовым пескам.

Сеть ключевых участков формировали таким образом, чтобы максимально охватить спектр возможных местообитаний грызунов. В результате развития процессов остепнения и повсеместного распространения дерновинных злаков, а также связанным с этим повышением частоты возникновения пожаров исходные различия между местообитаниями сгладились к середине первого десятилетия 21-го века, произошла гомогенизация растительного покрова (Неронов, 2006; Шилова и др., 2007).

С 1994 г. по 2017 г. грызунов отлавливали с помощью давилок Геро (приманка — смоченный в нерафинированном подсолнечном масле хлеб), а с 2018 г. — в сетчатые живоловки конструкции

Щипанова (1987) (приманка – семена подсолнечника). Учеты проводили в течение двух ночей с одной проверкой утром при использовании давилок и двумя проверками в первой половине ночи при использовании живоловок. При повторном отлове зверька в живоловку его не включали в учет. Анализ показал высокую сопоставимость результатов учетов давилками и живоловками (Tchabovsky et al., 2023). Для сравнения сообщества с прошлым периодом опустынивания в 1980-х гг. мы использовали данные учетов 1982 г., которые проводили в тех же местообитаниях (Шилова и др., 2000). Наши методы учета грызунов охватывают широкий спектр вилов, обитающих на пастбищах, олнако эти методы не пригодны для отлова обыкновенной слепушонки (Ellobius talpinus), которая ведет преимущественно подземный образ жизни, малого суслика (Spermophilus pygmaeus) и тушканчиков. Подробности методики стационарных учетов грызунов описаны в других работах (Tchabovsky et al., 2016, 2019).

Растительность описывали начиная с 2003 г. (за исключением 2005, 2006 и 2008 гг.) на площадках (рамках) 1 м², закладываемых в начале, середине и конце каждой линии ловушек. Для каждой площадки определяли видовой состав растений и структурные характеристики растительности: проективное покрытие, среднюю и максимальную высоту. В случае если определение растения до вида было невозможно, определяли род.

Исследуемые показатели и анализ

Для оценки относительного обилия растений разных видов подсчитывали относительную встречаемость каждого вида как долю его встреч от обшего количества встреч всех видов на всех учетных площадках на всех линиях. Для анализа динамики сообщества виды, характеризующие разные стадии пастбищной дигрессии, объединяли в экологические группы на основе уже разработанной классификации для пастбищных экосистем Калмыкии (Неронов и др., 1997). Использовали следующие наиболее характерные группы растений: сорнопасквальные однолетники и эфемеры (Heliotropium ellipticum и Tribulus terrestris) — индикаторы перевыпаса и опустынивания, псаммофильное разнотравье (Achillea micrantha, Artemisia scoparia, Centaurea sp., Euphorbia seguieriana), характерное для средних стадий остепнения ранее опустыненных участков, и многолетние дерновинные злаки (Agropyron fragile, Stipa sp.), характерные для продвинутых стадий восстановительной сукцессии остепненных пастбищ. В качестве показателя относительного обилия выделенных экологических групп растений мы использовали суммарное обилие характерных видов каждой группы относительно суммарного обилия всех трех групп. Видовое богатство растений

оценивали по количеству всех видов растений, зарегистрированных на всех площадках. Перед анализом показатели относительного обилия подвергали логит-трансформации: $\log(x/(1-x))$. Показатели проективного покрытия, высоты растительного покрова и количества видов растений, рассчитанные как средние с 95% доверительными интервалами для всех учетных площадок, не трансформировали.

В качестве показателя численности грызунов на каждой линии использовали количество пойманных зверьков в пересчете на 100 ловушек за одни сутки. Для каждого года рассчитывали среднюю численность всех грызунов по всем шести линиям (N), которую перед анализом логарифмировали ($\ln N$) (если среднее было равно нулю, заменяли его на 0.1 — Turchin, 2003). Для анализа гамма-разнообразия сообщества использовали индекс Шеннона (Whittaker, 1972).

Сообщество грызунов и растительность демонстрировали нестационарную динамику со сменой трендов и режимов, что не позволяет анализировать временные ряды целиком. Поэтому, в соответствии с рекомендациями Turchin (2003), а также Веггутап и Lima (2006), мы разделили ряды наблюдений на отдельные периоды, сравнивая исследуемые показатели, полученные для разных периодов, при помощи дисперсионного анализа (АНОВА) и оценивая тренды в пределах периодов с помощью регрессионного анализа. Статистический анализ выполнен в R 4.2.3 (R Development Core Team, 2023).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Динамика растительности

Структурные характеристики растительности демонстрировали существенные межгодовые колебания (рис. 1). При этом высота растительного

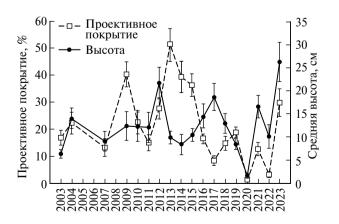


Рис. 1. Динамика структурных характеристик растительного покрова пастбищ Калмыкии (средние значения ±95% ДИ).

покрова колебалась вокруг среднего многолетнего (среднее \pm стандартная ошибка 12.6 ± 1.3 см) на протяжении всего периода (за исключением очень засушливого 2020 г. и очень влажного 2023 г.) не различалась в разные периоды и не демонстрировала трендов (табл. 1).

Проективное покрытие, однако, показывало нестационарную динамику с переломом в 2013 г., когда положительный тренд сменился отрицательным, что можно считать точкой перехода от остепнения пастбищ к опустыниванию. Тренды внутри периодов демонстрировали высокие коэффициенты регрессии, которые, однако, не были значимы (отрицательный тренд в 2014—2023 гг. был значим на уровне тенденции: p = 0.1, табл. 1), как не были значимы и различия в средних значениях, полученных для разных периодов (табл. 1), из-за очень сильных межгодовых колебаний структурных характеристик.

Резкие изменения в составе растительного сообщества начались позже — после засухи в 2017 г. До того, в 2003—2016 гг., доля сорно-пасквальных видов демонстрировала значимый отрицательный тренд (табл. 1), но затем стала быстро возрастать. В итоге эти растения стали преобладать над представителями псаммофильного разнотравья и многолетних дерновинных злаков, доли которых заметно сократились (рис. 2). Увеличение доли сорно-пасквальных видов в 2017—2023 гг. по сравнению с 2003–2016 гг. высоко значимо, а снижение обилия дерновинных злаков и псаммофитов близко к значимому. При этом обилие дерновинных злаков в 2017—2023 гг. устойчиво снижалось (табл. 1). Видовое богатство сохранялось на высоком уровне до 2013 г., но затем стало снижаться, и в результате в 2017—2023 гг. его значение снизилось близко к достоверному по сравнению с 2003-2016 гг.

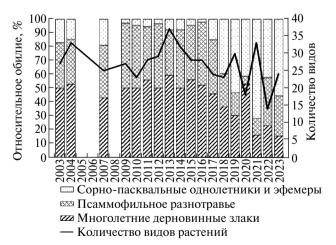


Рис. 2. Динамика видового богатства растений, а также относительного обилия экологических групп растений, характерных для пастбищ Калмыкии.

Таблица 1. Сравнение показателей растительного покрова, полученных в разные периоды, по результатам дисперсионного и регрессионного анализов

Период	Среднее	95% ДИ	Ст. откл.	<i>В</i> ± ошибка ^а	t	p	R^2
		Выс	сота растител	ьного покрова			
2003-2013	12.2	8.5-16.0	4.5	0.54±0.45	1.21	0.3	0.20
2014-2023	12.8	8.0-17.6	6.7	0.68±0.75	0.91	0.4	0.09
$F_{1,16}$	0.04						
p	0.8						
			Проективно	е покрытие			
2003-2013	26.3	15.2-37.3	13.3	1.91±1.26	1.52	0.2	0.28
2014-2023	18.2	8.9-27.6	13.1	-2.13±1.33	-1.61	0.1	0.24
$F_{1,16}$	1.6						
p	0.2						
		Об	илие дернові	инных злаков ^б			
2003-2016	-0.72	-0.770.66	0.09	0.004±0.01	0.56	0.6	0.03
2017-2023	-0.94	-1.280.60	0.37	-0.14±0.05	-3.09	0.03	0.66
$F_{1,16}$	3.8						
p	0.07						
		Обилиє	псаммофил	ьного разнотрав	ья ^б		
2003-2016	-0.85	-0.940.76	0.13	0.01±0.01	0.93	0.4	0.09
2017-2023	-1.12	-1.520.73	0.43	-0.06 ± 0.08	-0.75	0.49	0.10
$F_{1,16}$	<u>4.1</u>						
p	0.059						
		Обилие сорно-г	тасквальных	однолетников и	эфемеров6		
2003-2016	-1.68	-1.901.47	0.32	-0.05 ± 0.02	-3.10	0.01	0.52
2017-2023	-0.77	-0.880.67	0.11	0.03±0.02	1.29	0.3	0.25
$F_{1,16}$	52.4						
p	< 0.0001						
		K	оличество ви	дов растений			
2003-2016	28.8	26.2-31.4	3.9	0.16±0.30	0.52	0.6	0.03
2017-2023	23.7	17.7-29.7	6.5	-0.54 ± 1.32	-0.40	0.7	0.03
$F_{1,16}$	4.4						
p	0.052						

Примечания.

Жирным шрифтом выделены значимые эффекты; подчеркнуты значения эффектов, близкие к статистически значимым. ДИ – доверительный интервал.

Динамика сообщества грызунов

В динамике сообщества грызунов можно выделить четыре периода устойчивых режимов с быстрыми переходами между ними (рис. 3): 1994—2003 гг. — высокие показатели численности и разно-

образия (в этой же области фазового пространства находится и 1982 г.), 2004—2016 гг. — низкие показатели численности и разнообразия, 2017—2020 гг. — крах сообщества, с 2021 г. по настоящее время — восстановление сообщества. Первая смена режима (резкое обеднение и снижение численности

^а коэффициент регрессии, отражающий временной тренд на протяжении периода.

^блогит-трансформированные данные.

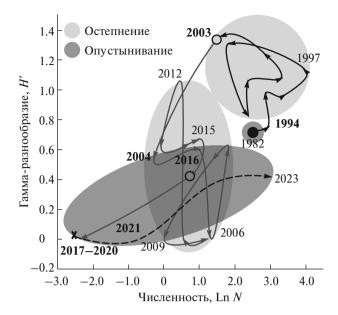


Рис. 3. Траектория динамики сообщества грызунов в фазовом пространстве численности (Ln N) и разнообразия (гамма-разнообразие, индекс Шеннона, H). Жирным шрифтом выделены годы начала и окончания периодов: 1994—2003 гг. — высокой численности и разнообразия, 2004—2016 гг. — низкой численности и разнообразия, 2017—2020 гг. — краха сообщества, с 2021 г. по настоящее время — восстановления сообщества. Белыми кружками показаны переходы между периодами. Черным кружком обозначен 1982 г. (период опустынивания), когда в тех же местообитаниях проводились аналогичные учеты численности.

Таблица 2. Сравнение показателей численности (Ln N) и разнообразия (индекс Шеннона, H) сообщества грызунов, полученных в разные периоды, по результатам дисперсионного анализа

Период		Среднее	95% ДИ	Среднее	95% ДИ	
Период	n	Ln	ı N	H'		
1994-2003	10	2.8	2.2-3.3	1.1	0.9-1.2	
2004-2016	13	0.8	0.4-1.2	0.4	0.2-0.6	
2021-2023	3	1.2	-3.4 - 5.8	0.3	-0.3-0.8	
$F_{2,23}$		15	5.3	18.0		
p		0.0001		< 0.0001		

Примечание.

 $^{\mathrm{a}}$ Период коллапса популяции (2017—2020 гг.) исключен из анализа. Жирным шрифтом выделены значимые эффекты.

сообщества в 2004 г.) произошла в период остепнения пастбиш, через 10 лет после его начала, вторая (крах сообщества в 2017 г.) — уже после начала опустынивания. Третья смена режима — начало восстановления сообщества и смена траектории

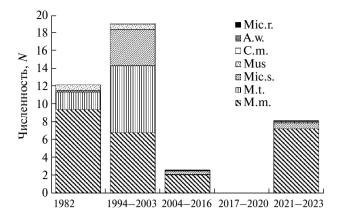


Рис. 4. Видовой состав и численность сообщества грызунов пастбиш Калмыкии по периодам: 1982 г. – период высокой численности и разнообразия при опустынивании 80-х гг. XX века, 1994-2003 гг. - период высокой численности и высокого разнообразия после начала остепнения; 2004—2016 гг. – период низкой численности и низкого разнообразия при максимальном развитии высокотравной степи; 2017-2020 гг. - крах сообщества после начала нового цикла опустынивания; 2021—2023 гг. — период восстановления сообщества на фоне дальнейшего развития опустынивания. Mic.r. - Microtus rossiaemeridionalis, A.w. - Apodemus witherbyi, C.m. - Cricetulus migratorius, Mus – Mus musculus, Mic.s. – Microtus socialis, M.t. – Meriones tamariscinus, M.m. – Meriones meridianus.

его движения на обратную — произошла в 2021 г., спустя 8 лет после начала опустынивания пастбищ в 2013 г., и к 2023 г. сообщество стало возвращаться в то же состояние, в котором находилось в степной период до краха.

Показатели численности и разнообразия значимо варьировали между периодами (табл. 2) и были достоверно выше в 1994-2003 гг., чем в 2004-2016 гг. и 2021-2023 гг. (тест Тьюки, р: 0.0002 и 0.0300 для численности и 0.0002 и 0.0007 для разнообразия соответственно). Различий между периодами 2004-2016 гг. и 2021-2023 гг. ни по одному, ни по другому показателю не обнаружено (p > 0.6). При этом численность не демонстрировала значимых трендов ни в период высокого обилия грызунов (1994-2003, коэффициент регрессии, $B \pm$ ошибка = -0.11 ± 0.08 , t = -1.5, p = 0.2, $R^2 = 0.22$), ни в период низкого обилия (2004—2016, $B = -0.01 \pm 0.05, t = -0.2, p = 0.8, R^2 = 0.004), \text{ что}$ указывает на устойчивость режимов динамики. Наоборот, в последний период (2021–2023 гг.) после коллапса популяции численность демонстрирует значимый быстро восходящий тренд $(B = 1.85 \pm 0.14, t = 12.8, p = 0.0496, R^2 = 0.99).$

В структуре сообщества грызунов также происходили заметные изменения (рис. 4). Обеднение сообщества в период максимального развития

степных дерновинных злаков в 2004-2016 гг. по сравнению с предшествующим периодом начального остепнения (1994-2003 гг.) и периодом опустынивания в 1980-е гг. связано с исчезновением прежде многочисленной тамарисковой песчанки, а также ломовой мыши и елинично встречавшейся в 1994—2003 г. восточноевропейской полевки (Міcrotus rossiaemeridionalis). При этом, что любопытно, по относительной численности и составу сообщество грызунов этой наиболее степной стадии в развитии экосистемы, предшествовавшей краху, похоже на возродившееся после краха сообщество вновь опустыненных пастбищ. И в том и в другом случае абсолютно доминирует полуденная песчанка с небольшим участием общественной полевки (Microtus socialis). Новое сообщество при этом обогатилось новым, ранее не зарегистрированным видом — степной мышью (Apodemus witherbyi).

ОБСУЖДЕНИЕ

За последние 30 лет пастбищные экосистемы Калмыкии испытали ряд трансформаций, вызванных изменением пастбишной нагрузки и климата (Неронов и др., 1997; Saiko, Zonn, 1997; Hölzel et al., 2002; Dubinin et al., 2011; Smelansky, Tishkov, 2012; Суркова и др., 2022). Согласно нашим результатам, как растительный покров, так и сообщество грызунов демонстрировали нестационарную динамику в ответ на изменение ландшафта с пустынного на степной и снова на пустынный. Признаком нестационарной динамики служит наличие переломных моментов (tipping points), когда происходит смена направления трендов и (или) устойчивых состояний, часто резко и скачкообразно (May, 1977; Suding, Hobbs, 2008; van Nes et al., 2016). Смены трендов мы обнаружили в динамике растительного покрова (рис. 1), устойчивых режимов — в динамике сообщества грызунов (рис. 3). Сравнение показателей, полученных в разные периоды в пределах всего временного ряда, показало значимые или близкие к значимым различия для состава растительного сообщества и высоко значимые для сообщества грызунов, что указывает на нестационарную динамику (Turchin, 2003; Berryman, Lima, 2006; Tchabovsky et al., 2016). При этом и растительное сообщество, и особенно сообщество грызунов реагировали на изменения ландшафта с запозданием. Смены режимов в динамике сообщества грызунов происходили не только с большой задержкой, но и скачкообразно, что характерно для пороговой динамики (state-and-transition) биологических систем, обладающих экологической упругостью (resilience) (Holling, 1973; Carpenter, Folke, 2006; Suding, Hobbs, 2008), в том числе для популяций и сообществ пустынных грызунов (Tchabovsky et al., 2016; Christensen et al., 2018).

Осадки (и количество, и продолжительность засух), которые определяют продуктивность пастбищ

засушливых регионов, носят непредсказуемый характер (Briske et al., 2003). С этим согласуются выявленные нами межгодовые колебания структурных характеристик растительности пастбиш Калмыкии. Высота растительности значительно колебалась по годам, однако не демонстрировала направленного тренда, несмотря на смену циклов опустынивания и остепнения. В то же время проективное покрытие показывало нестационарную динамику с переломом в 2013 г., когда положительный тренд сменился отрицательным, что можно считать точкой перехода от остепнения пастбищ к их опустыниванию. Полученные результаты согласуются с тем, что в пастбищных экосистемах высота растительности в большей степени зависит от осадков, а проективное покрытие - от интенсивности пастбищной нагрузки (Eccard et al., 2000). Одновременно с сокращением проективного покрытия началось сокращение и видового богатства растений. К 2013 г. поголовье скота выросло и практически достигло значений предыдущего пустынного периода 80-х гг. прошлого века (Суркова и др., 2022). Изменения в составе сообщества растений также произошли резко, но позднее: до 2017 г. структура сообщества оставалась стабильно "степной", несмотря на значительный рост пастбищной нагрузки, а затем довольно быстро сменилась "пустынной". Засушливые годы 2017-2021, когда количество осадков было ниже среднегодового уровня, способствовали закреплению "пустынного" облика ландшафта (Суркова и др., 2022). Таким образом, растительное сообщество откликнулось на рост пастбищной нагрузки с задержкой: сначала сократилось проективное покрытие степной растительности и лишь спустя несколько лет сменился состав сообщества на пустынный.

Траектория сообщества грызунов в фазовом пространстве численности и разнообразия отчетливо показала смену четырех устойчивых периодов динамики (режимов) со скачкообразными переходами между ними: высокой численности и разнообразия, низкой численности и разнообразия, коллапса и следующего за ним возрождения сообщества с возвратом в состояние низкой численности и разнообразия. Каждый из этих режимов характеризовался запаздыванием реакции (инертностью) — временной интервал между изменением среды и реакцией сообщества грызунов был достаточно велик.

Интересно, что сообщество грызунов по данным 1982 г. (пустынный период) находится в той же области фазового пространства, что и сообщество начального периода остепнения (1994—2003 гг.) (рис. 3). Начальные фазы остепнения на фоне увлажнения климата характеризовались распространением разнотравья и дерновинных злаков, а также мозаичностью местообитаний. Эти процессы привели к распространению и внедрению в сообщество

"степных" видов, тогда как и "пустынные" продолжали сохранять свои позиции (Шилова и др., 2000), "по инерции" перейдя в "степную" фазу динамики пастбищ. Дальнейшее распространение высокотравных дерновинных злаков (бедные в фаунистическом смысле местообитания) обусловило скачкообразный переход пустынных видов грызунов в режим низкой численности (см. Неронов и др., 1997; Шилова и др., 2007; Tchabovsky et al., 2016, 2019 о возможных непосредственных причинах трансформации растительности и смены режимов в динамике популяций грызунов). Как показывают наши данные, обеднение и угнетение сообщества в целом произошли лишь в 2003 г., спустя 10 лет после начала остепнения. После этого, двигаясь в силу инерции по нисходящей скачкообразной траектории, заданной еще в 2003 г. (в степной период), сообщество перешло в состояние коллапса, несмотря на то, что уже несколько лет шел новый процесс опустынивания, развернувший сукцессию пастбищ в обратном, благоприятном для пустынных видов, направлении. На опустынивание пастбищ грызуны также реагировали с задержкой: сообщество стало возрождаться лишь в 2021 г., спустя 8 лет после его начала, и вернулось в то же состояние, в котором было и в степной период до краха. Таким образом, динамика сообщества грызунов сильно отстает от динамики ландшафта, настолько, что иногда траектории движения сообшества и ландшафта могут быть разнонаправленными. В результате разные состояния сообщества и резкие переходы между ними могут приходиться на один и тот же период динамики пастбищ: например, движение к краху и последующее возрождение приходятся на период последнего опустынивания, а скачкообразный переход богатого сообщества в обедненное произошел в степной период (табл. 3).

Таблица 3. Динамика состояния сообщества грызунов на фоне динамики опустынивания—остепнения пастбищ юга Калмыкии

Периоды динамики сообщества грызунов	Состояние сообщества грызунов	Стадия динамики пастбищ
1980-е гг.	Богатое, многочисленное	Опустынивание
1994–2003	Богатое, многочисленное	Остепнение
2004–2016	Обедненное, малочисленное	Остепнение
2017-2020	Коллапс	Опустынивание
С 2021 по настоящее время	Обедненное, рост численности	Опустынивание

Верно и обратное: сходные сообщества могут поддерживаться в разные фазы сукцессии пастбищ в силу своей инерции. Например, богатые и сходные по структуре сообщества пустынного периода 1980-х и степного периода 1990—2000-х гг. или обедненные сообщества степного периода 2003—2016 гг. и возродившееся, но пока столь же бедное сообщество на нынешней стадии опустынивания (рис. 3, 4). Таким образом, в силу инерции сообщество грызунов может сохраняться в неизменном состоянии при смене стадий и траектории динамики пастбищ, в том числе может восстанавливаться после краха в прежнем состоянии, но уже в новой среде.

Такую рассинхронизацию изменения ландшафта и динамики сообщества грызунов, а также скачкообразные смены режимов динамики мы объясняем экологической упругостью, которая свойственна всем биологическим системам (Holling. 1973; Carpenter, Folke, 2006; Suding, Hobbs, 2008; Mori et al., 2013). В результате ее действия происходят торможение и задержка ответа сообщества на изменение среды. До определенного критического порогового уровня пресса внешнего фактора (остепнения или опустынивания) популяции и сообщество грызунов способны сохранять устойчивый режим функционирования за счет "внутренних резервов" – перестройки внутренних связей, вызывая торможение ответной реакции системы на изменения внешних условий (гистерезис), как это предполагает теория экологической упругости (Holling, 1973; Tchabovsky et al., 2016, 2019; 3axaров, Трофимов, 2019). По достижении порога воздействия, популяции и сообщество в целом резко переходят в другой режим функционирования или в состояние коллапса (Dai et al., 2012). Следствие упругости — инертность в реакции сообщества на изменение среды, в том числе на смену вектора направления изменений. Крах сообщества в 2017 г., когда остепнение прежде деградированных пастбищ уже сменилось новым опустыниванием, — это отложенный результат остепнения в предыдущие годы, негативный эффект которого на состояние популяций пустынных грызунов сказался не сразу, а настиг лишь спустя некоторое время. Тот же отложенный эффект мы наблюдаем и при восстановлении сообщества. Запаздывание в ответ на благоприятные изменения, в нашем случае - запаздывание восстановления пустынного сообщества грызунов после "разворота" пастбищ в сторону опустынивания, можно объяснить демографическими процессами. В частности, при падении численности ниже критического уровня, а фрагментации и связанности ландшафта выше порогового уровня, восстановление популяции может быть невозможно даже при наступлении благоприятных условий и распространении подходящих местообитаний (Swift, Hannon, 2010; Tchabovsky et al., 2019). Именно этим мы объясняем запаздывание в восстановлении сообщества после краха. Когда численность сообщества становится выше минимального критического уровня, а связанность ландшафта в результате распространения подходящих местообитаний увеличивается, можно ожидать быстрого возрождения сообщества, что мы и наблюдаем в последние годы.

Таким образом, наши результаты показывают, что для пастбищных экосистем Калмыкии характерен гистерезис: для возвращения в исходное состояние недостаточно вернуть действие изменяющегося фактора среды (в нашем случае пастбищной нагрузки) к прежним значениям. Этот вывод имеет важное значение для разработки мероприятий по управлению пастбищными экосистемами.

БЛАГОДАРНОСТИ

Благодарим Д.В. Пожариского, Я.А. Чабовскую, Н.Л. Овчинникову, Д.Б. Васильева, В.С. Швед и других коллег за помощь в сборе материалов исследования.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект 22-74-00147, https://rscf.ru/project/22-74-00147/).

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Исследование одобрено Комиссией по биоэтике ИПЭЭ РАН (протокол № 19a).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Захаров В.М., Трофимов И.Е., 2019. Оценка состояния биоразнообразия: исследование стабильности развития. М.: Товарищество научных изданий КМК. 160 с.
- Неронов В.В., Александров Д.Ю., 2004. Особенности использования местообитаний полупустыни полуденной (Meriones meridianus Pallas, 1773) и тамарисковой (M. tamariscinus Pallas, 1773) песчанками на юге Калмыкии // Поволжский экологический журнал. № 1. С. 69—78.
- Неронов В.В., 2006. Динамика биоразнообразия аридных экосистем при естественном восстановлении (на примере Черных земель Калмыкии) // Известия Российской академии наук. Серия географическая. № 2. С. 111—119.
- *Неронов В.В.*, 2008. Зональные экотоны Северной Евразии: история изучения и структурно-

- функциональная организация // Успехи современной биологии. Т. 128. № 1. С. 35—51.
- Неронов В.В., Чабовский А.В., Александров Д.Ю., Касаткин М.В., 1997. Пространственное распределение грызунов в условиях антропогенной динамики растительности на юге Калмыкии // Экология. № 5. С. 369—376.
- Суркова Е.Н., Кулик А.А., Кузнецова Е.В., Базыкина С.Г., Савинецкая Л.Е., Чабовский А.В., 2022. Черные земли Калмыкии: пустыня возвращается? // Природа. № 8. С. 13—20.
- Шилова С.А., Неронов В.В., Касаткин М.В., Савинецкая Л.Е., Чабовский А.В., 2007. Пожары на современном этапе развития полупустыни юга России: влияние на растительность и население грызунов // Успехи современной биологии. Т. 127. № 4. С. 372—386.
- Шилова С.А., Чабовский А.В., Исаев С.И., Неронов В.В., 2000. Динамика сообщества и популяций грызунов полупустынь Калмыкии в условиях снижения нагрузки на пастбища и увлажнения климата // Известия РАН. Серия биологическая. № 3. С. 332—344.
- *Щипанов Н.А.*, 1987. Универсальная живоловка для мелких млекопитающих // Зоологический журнал. Т. 66. № 5. С. 759—761.
- Asner G.P., Elmore A.J., Olander L.P., Martin R.E., Harris A.T., 2004. Grazing systems, ecosystem responses, and global change // Annual Review of Environment and Resources. V. 29. P. 261–299.
- Berryman A., Lima M., 2006. Deciphering the effects of climate on animal populations: diagnostic analysis provides new interpretation of Soay sheep dynamics // The American Naturalist. V. 168. P. 784–795.
- Briske D.D., Fuhlendorf S.D., Smeins F.E., 2003. Vegetation dynamics on rangelands: a critique of the current paradigms // Journal of Applied Ecology. V. 40. № 4. P. 601–614.
- Carpenter S.R., Folke C., 2006. Ecology for transformation // Trends in Ecology and Evolution. V. 21. № 6. P. 309–315.
- Christensen E.M., Harris D.J., Ernest S.M., 2018. Longterm community change through multiple rapid transitions in a desert rodent community // Ecology. V. 99. № 7. P. 1523–1529.
- Dai L., Vorselen D., Korolev K.S., Gore J., 2012. Generic indicators for loss of resilience before a tipping point leading to population collapse // Science. V. 336. P. 1175–1177.
- Dubinin M., Luschekina A., Radeloff V., 2011. Climate, livestock, and vegetation: what drives fire increase in the arid ecosystems of Southern Russia? // Ecosystems. V. 14. P. 547–562.
- *Eccard J.A., Walther R.B., Milton S.J.,* 2000. How livestock grazing affects vegetation structures and small mammal distribution in the semi-arid Karoo // Journal of Arid Environments. V. 46. № 2. P. 103–106.

- Frank D.A., McNaughton S.J., Tracy B.F., 1998. The ecology of the Earth's grazing ecosystems // BioScience. V. 48. № 7. P. 513–521.
- Holling C.S., 1973. Resilience and stability of ecological systems // Annual review of ecology and systematics. V. 4. \mathbb{N}_2 1. P. 1–23.
- Hölzel N., Haub C., Ingelfinger M.P., Otte A., Pilipenko V.N., 2002. The return of the steppe large-scale restoration of degraded land in southern Russia during the post-Soviet era // Journal for Nature conservation. V. 10. № 2. P. 75–85.
- May R.M., 1977. Thresholds and breakpoints in ecosystems with a multiplicity of stable states // Nature. V. 269. № 5628. P. 471–477.
- Mori A.S., Furukawa T., Sasaki T., 2013. Response diversity determines the resilience of ecosystems to environmental change // Biological Reviews. V. 88. № 2. P. 349–364.
- R Development Core Team, 2023. R: A language and environment for statistical computing. Version 4.2.3. Version 4.2.3. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. https://www.R-project.org/
- Rogovin K.A., 2007. Steppe expansion and changes in the structure of the rodent community in north-western Caspian region (Republic of Kalmykia, RF) // Acta Zoologica Sinica. V. 53. P. 29–43.
- Saiko T., Zonn I., 1997. Europe's first desert. In: Werger M.J.A., van Staalduinen M.A. (eds). Eurasian steppes. Ecological problems and livelihoods in a changing world. Springer, Netherlands. P. 141–144.
- Smelansky I.E., Tishkov A.A., 2012. The steppe biome in Russia: ecosystem services, conservation status, and actual challenges. In: Werger M.J.A., van Staalduinen M.A. (eds). Eurasian steppes. Ecological problems and livelihoods in a changing world. Springer, Netherlands. P. 45–101.
- Suding K.N., Hobbs R.J., 2008. Threshold models in restoration and conservation: a developing framework // Trends in Ecology and Evolution. V. 24. № 5. P. 271–279.

- Surkova E., Popov S., Tchabovsky A., 2019. Rodent burrow network dynamics under human-induced landscape transformation from desert to steppe in Kalmykian rangelands // Integrative Zoology. V. 14. № 4. P. 410–420.
- Swift T.L., Hannon S.J., 2010. Critical thresholds associated with habitat loss: a review of the concepts, evidence, and applications // Biological reviews. V. 85. № 1. P. 35–53.
- Tchabovsky A., Savinetskaya L., Surkova E., 2019. Breeding versus survival: proximate causes of abrupt population decline under environmental change in a desert rodent, the midday gerbil (*Meriones meridianus*) // Integrative Zoology. V. 14. № 4. P. 366–375.
- Tchabovsky A.V., Savinetskaya L.E., Surkova E.N., Ovchinnikova N.L., Kshnyasev I.A., 2016. Delayed threshold response of a rodent population to human-induced landscape change // Oecologia. V. 182. P. 1075–1082.
- Tchabovsky A.V., Surkova E.N., Savinetskaya L.E., Kulik A.A., 2023. Range expansion and population patterns on the wave of colonization: the midday gerbil (*Meriones meridianus* Pallas 1773, Muridae, Rodentia) in Kalmykia taken as a model // Biology Bulletin. V. 50. № 9. P. 2552–2560.
- Turchin P., 2003. Complex population dynamics: a theoretical/empirical synthesis (MPB-35). Princeton University Press, Princeton.
- van Nes E.H., Arani B.M., Staal A., van der Bolt B., Flores B.M., Bathiany S., Scheffer M., 2016. What do you mean, 'tipping point'? // Trends in Ecology and Evolution. V. 31. № 12. P. 902–904.
- Westoby M., Walker B., Noy-Meir I., 1989. Opportunistic management for rangelands not at equilibrium // Journal of range management. V. 42. № 4. P. 266–274.
- White R.P., Murray S., Rohweder M., Prince S.D., Thompson K.M., 2000. Pilot analysis of global ecosystem: grassland ecosystems. Washington, DC: World Resources Institute. 81 p.
- Whittaker R.H., 1972. Evolution and measurement of species diversity // Taxon. V. 21. № 2–3. P. 213–251.

THROUGH A COLLAPSE TO RESTORATION: THE NON-STATIONARY DYNAMICS OF THE RODENT COMMUNITY IN A NEW CYCLE OF DESERTIFICATION IN KALMYKIA

E. N. Surkova¹, L. E. Savinetskaya¹, A. V. Tchabovsky^{1,*}

¹Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia *e-mail: tiusha2@mail.ru

The grazing ecosystems of Kalmykia are extremely dynamic, this being associated with the high variability of grazing pressure in the region: a drastic reduction in the number of livestock in the 1990's led to the restoration of pastures and the transition of their functioning from the "desert" to the "steppe" regime. Since the late 2000's, new desertification processes have been gaining momentum, these being caused by increased grazing pressure and droughts. The vegetation cover of pastures quite quickly began to respond to the increase in livestock numbers by reducing the projective cover, while the species composition of plants sharply changed to "desert" only a few years later. Against the background of increasing desertification, the rodent community first collapsed and then recovered. Apparently, the collapse is a belated reaction to the steppefication of pastures that preceded desertification, this leading to a reduced number of desert species and an impoverished community, thereby slowing down its revival during a new cycle of desertification. Thus, both vegetation cover and rodent community demonstrated non-stationary dynamics with changing the regimes and a delayed response (inertia) in response to landscape desertification.

This research was supported by the Russian Science Foundation (project number 22-74-00147, https://rscf.ru/project/22-74-00147/).

Keywords: grazing ecosystems, vegetation cover, hysteresis, overgrazing, population dynamics

УДК 599.32: 591.158.1

НАСЛЕДОВАНИЕ ПРИЗНАКОВ РОДИТЕЛЬСКИХ ВИДОВ ГИБРИДАМИ БОЛЬШОГО, ЖЕЛТОГО И КРАПЧАТОГО СУСЛИКОВ (SPERMOPHILUS, SCIURIDAE, RODENTIA)

© 2024 г. С. В. Титов^{а,*}, О. В. Чернышова^а, М. Д. Симаков^а, Н. А. Картавов^а, А. А. Кузьмин^b

^аПензенский государственный университет, Пенза, 440026 Россия

^bПензенский государственный технологический университет, Пенза, 440039 Россия

*e-mail: svtitov@yandex.ru
Поступила в редакцию 09.11.2023 г.
После доработки 06.02.2024 г.
Принята к публикации 08.03.2024 г.

Изучены особенности наследования размерных, окрасочных и биоакустических признаков большого (Spermophilus major), желтого (S. fulvus) и крапчатого (S. suslicus) сусликов у различных по генетическому статусу гибридов. В гибридном поселении большого и желтого сусликов проанализированы 10 особей S. major, 10 особей S. fulvus и 40 гибридов S. major imes S. fulvus; в гибридном поселении большого и крапчатого сусликов — 11 особей S. major, 11 особей S. suslicus и 24 гибрида S. major $\times S.$ suslicus. Установлено, что гибридные особи с различным генетическим статусом демонстрируют дифференциацию в векторном пространстве изменчивости признаков родительских видов. При этом отмечается как смещение признаков некоторых категорий гибридов в сторону признаков одного из гибридизирующих видов, так и достоверное отклонение от них. Полученные результаты указывают на повышение уровня изменчивости размерных, окрасочных и биоакустических признаков в гибридных популяциях. Такое размывание дивергентного хиатуса специфических признаков родительских форм происходит в результате формирования дифференцированного гибридного населения. По мере накопления в популяции гибридных особей с различным сочетанием родительских признаков возникает ситуация, когда в этой популяции появляется достаточное количество гибридов с комбинированным сочетанием родительских признаков (*Hcomb*). Такие гибридные особи в генотипах имеют различные сочетания видоспецифических маркеров в гомозиготном состоянии. По нашим данным, доля таких гибридов в гибридном поселении большого и желтого сусликов составляет 22.5% (n = 40), в гибридном поселении большого и крапчатого сусликов -12.5% (n = 24). Эта категория гибридных особей может рассматриваться как материал для возможных дальнейших микроэволюционных процессов и процесса видообразования в целом.

Ключевые слова: грызуны, межвидовые гибриды, размерные, окрасочные и биоакустические признаки **DOI:** 10.31857/S0044513424040109, **EDN:** UXGFZQ

Межвидовая гибридизация представляет собой своеобразный природный эксперимент (Hewitt, 1988, 2001; Harrison, 1990), который может дать объективные оценки способности особей гибридизирующих видов животных к распознаванию "своих" и "чужих" (Панов, 1986). Возникающие в процессе экологической дивергенции различия видов могут приобретать роль опознавательных признаков при вторичных контактах. Движущим фактором в приобретении таких различий являются конкурентные взаимоотношения близких форм в период становлении симпатрии (Gerhardt, 1994). Развитием взглядов об усилении межвидовых различий за счет такой сопряженной эволюции

является разработка гипотезы "смещения признаков" (character displacement). Она до сих пор остается важным теоретическим основанием в исследованиях отношений симпатрических видов (Панов, 1989; Brown, Wilson, 1956; Grant, 1972; Meyer, 1993; Dayan, Simberloff, 2005; Jørgensen et al., 2007; Pfennig, Pfennig, 2009; Germain et al., 2018; Nielsen et al., 2020 и др.). В зонах симпатрии или парапатрии, формирующихся в результате вторичного контакта близкородственных видов, выработанные ранее репродуктивные механизмы изоляции проходят проверку на устойчивость. Поскольку условия новых по времени межвидовых контактов могут сильно отличаться от условий первичного контакта, как

в средовой, так и в популяционной составляющей, существует вероятность их нарушения и начала межвидовой гибридизации.

Возникающие в контактных популяциях гибридные особи, как правило, характеризуются промежуточными признаками. Увеличение их числа при условии успешной гибридизации может поставить под сомнение надежность эволюционной дивергенции видов. При этом перед исследователями встает вопрос — будут ли особи с промежуточными признаками опознаваться особями родительских видов как конспецифики и включаться в демографический процесс родительских популяций или же будет наблюдаться ассортативное скрещивание гибридных особей с последующим расщеплением гибридного поколения (Титов, 2009)?

Среди признаков, по которым возможно опознавание индивида, выделяют статические (особенности внешнего облика) и динамические (связанные с двигательной активностью) (Панов, 1989). Теоретически можно предсказать два различных способа видоспецифического опознавания: на основе какого-либо одного признака, выступающего в качестве так называемого знакового (ключевого) стимула (Lack, 1940), и на основе комбинации признаков (Chantrey, Workman, 1984). При этом не исключены и другие промежуточные способы опознавания между названными вариантами. В этой связи изучение у гибридных особей млекопитающих индивидуальных признаков, которые могут быть включены в процесс видоспецифического опознавания, является актуальной задачей при исследовании масштаба и результата успешной межвидовой гибридизации.

Удобной эволюционной моделью для изучения характера наследования гибридами признаков родительских видов являются наземные беличьи, а именно суслики (Spermophilus, Sciuridae, Rodentia). Со второй половины прошлого века на территории Поволжья достоверно были отмечены межвидовые контакты малого (Spermophilus pygmaeus Pall. 1778) и крапчатого (S. suslicus Güld. 1770) (Денисов, 1961; Стойко, 1985), большого (S. major Pall. 1778) и малого сусликов (Денисов, 1963; Ермаков, 1996; Ермаков и др., 2007), большого и крапчатого (Титов, 1999, 2009; Кузьмин, 2009), большого и желтого (S. fulvus Licht. 1823) (Шилова и др., 2002; Титов и др., 2005; Шмыров и др., 2011) сусликов. На сегодняшний день в Поволжье сохранились только две зоны вторичного контакта сусликов - широкая зона симпатрии со случайной гибридизацией большого и крапчатого сусликов (правобережные районы) и узкая зона интрогрессивной гибридизации S. major и S. fulvus (левобережные районы) (Титов, 2009; Титов и др., 2015; Титов и др., 2020; Titov et al., 2023). Эти зоны характеризуются многочисленным гибридным населением, а проведенные нами многолетние (1996-2023) исследования

контактных поселений позволили получить обширную базу данных как о генетическом статусе гибридных особей, так и об их размерных, окрасочных и биоакустических особенностях.

Цель исследования — изучение особенностей наследования размерных, окрасочных и био-акустических признаков трех видов сусликов (Spermophilus major, S. fulvus и S. suslicus) у различных по генетическому статусу гибридных особей в рамках концепции факторов, препятствующих межвидовой гибридизации.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для работы послужили результаты комплексных исследований (1996-2023) двух контактных зон сусликов Поволжья – зоны симпатрии большого (S. major) и крапчатого (S. suslicus), а также гибридной зоны большого и желтого (S. fulvus) сусликов. Были использованы выборки особей, сформированные при применении неинвазивных метолов многолетнего мониторинга всего населения в гибридных поселениях: "большойжелтый" — 10 особей S. major, 10 особей S. fulvusи 40 гибридов S. major \times S. fulvus (Саратовская обл., Краснокутский р-н, с. Усатово, 50°46′21″ N, 46°54′23″ E); "большой-крапчатый" – 11 особей S. major, 11 особей S. suslicus и 24 гибридов S. major \times S. suslicus (Чувашская Республика, Цивильский р-н, пос. Молодежный, 55°50′47″ N, 47°24′17″ E). Подробное описание генетической структуры этих поселений можно найти в опубликованных недавно нами работах (Titov et al., 2023, 2023a).

Все особи были прижизненно паспортизированы по размерным, окрасочным, биоакустическим и молекулярно-генетическим маркерам. Первоначально видовую принадлежность особи определяли по внешним признакам. В качестве морфологических видоспецифических маркеров использовали показатели внешней морфологии (длина тела и хвоста, длина плюсны), а также характеристики окраски шерсти верха головы ("шапочки") и спины (поясничный отдел). В дальнейшем первичный диагноз уточняли на основе результатов биоакустического и молекулярно-генетического анализов.

При формировании выборок была использована информация только о взрослых особях, а для предотвращения влияния полового диморфизма, свойственного сусликам, выборки были по возможности выровнены по половому составу (табл. 1). Возраст каждого зверька был точно известен, так как в гибридных поселениях проводили многолетние (1996—2023) исследования населения (Титов, 2009; Титов и др., 2020; Titov et al., 2023, 2023а), связанные с тотальным отловом населения, индивидуальным мечением зверьков и последующим слежением за жизнью каждой особи по биографическому методу (Овсянников, 1986).

Таблица 1. Результаты генетического анализа гибридов из гибридных поселений большого (*Spermophilus major*) и желтого (*S. fulvus*), а также большого и крапчатого (*S. suslicus*) сусликов

]	Генотип				
Категория гибридов	N N	Пол	Митохондриальная ДНК	Яд	Ядерная ДНК			Половые хромосомы	
			CR	HOX	p53	Ψр53	ZfX	SmcY	
	-	Гибрі	идное поселение <i>S. та</i>	jor–S. ful	vus	I	l.	I	
S. major × S. fulvus, F1	10	3 самки	m	m/f	m/f	m/f	m/f	_	
		2 самки	f	m/f	m/f	m/f	m/f	_	
		2 самца	m	m/f	m/f	m/f	m	f	
		3 самца	f	m/f	m/f	m/f	f	m	
S. major × S. fulvus, Hm	10	самка	m	m/f	m/f	m/m	m/f	_	
		самка	m	m/f	m/m	m/f	m/f	_	
		самка	m	m/f	m/m	m/f	m/m	_	
		самка	f	m/f	m/f	m/f	m/m	_	
		самец	m	m/f	m/f	m/f	f	m	
		самец	m	m/f	m/f	m/f	m	m	
		самец	m	m/f	m/f	m/m	m	m	
		самец	m	m/m	m/m	m/f	m	m	
S. major \times S. fulvus, Hf	11	самка	m	m/f	m/f	f/f	m/f	_	
		самка	m	m/f	m/f	m/f	f/f	_	
		самка	m	f/f	f/f	m/f	m/f	_	
		самка	m	m/f	f/f	m/f	m/f	_	
		самка	f	m/f	f/f	f/f	m/f	_	
		самец	m	m/f	m/f	f/f	f	m	
		самец	m	f/f	m/f	m/f	f	m	
		самец	m	f/f	f/f	m/f	m	m	
		самец	m	m/f	f/f	m/f	f	f	
		самец	m	f/f	m/f	m/f	f	f	
S. major \times S. fulvus,	9	самка	m	m/f	f/f	f/f	m/f	_	
Hcomb		самка	m	m/f	f/f	m/f	m/m	_	
		самка	m	f/f	m/f	m/f	m/m	_	
		самка	m	f/f	m/m	m/f	m/m	_	
		самец	m	f/f	m/m	m/m	m	m	
		самец	m	f/f	m/m	m/f	m	m	
		самец	m	m/f	m/m	f/f	m	f	
		самец	m	m/f	f/f	f/f	m	f	
		самец	f	m/f	f/f	m/m	m	т	
		Гибрид	цное поселение S. majo	$or - \overline{S}$. sus	licus				
S. major × S. suslicus, F1	11	3 самки	m	m/s	m/s	m/s	m/s	_	
		8 самок	S	m/s	m/s	m/s	m/s	_	

Таблица 1. Окончание

			Генотип							
Категория гибридов		Пол	Пол Митохондриальная ДНК		Ядерная ДНК			Половые хромосомы		
			CR	HOX	p53	Ψ р53	ZfX	SmcY		
S. major \times S. suslicus, Hm	4	2 самки	m	m/s	m/s	m/m	m/m	_		
		самка	S	m/s	m/m	m/s	m/m	_		
		самец	m	m/s	m/m	m/m	S	m		
S. major \times S. suslicus, Hs	6	самка	m	s/s	m/s	s/s	m/s	_		
		самка	m	m/m	m/s	s/s	m/s	_		
		самка	S	m/s	m/s	m/s	s/s	_		
		самка	S	m/s	m/s	s/s	s/s	_		
		2 самки	S	s/s	m/s	m/s	m/s	_		
S. major \times S. suslicus,	3	2 самки	m	m/m	s/s	m/m	m/m	_		
Hcomb		самка	S	m/m	m/m	m/m	m/m	_		

В случае поимки сусликов ювенильного возраста основные данные по этим особям фиксировали только на следующий год, а в случае поимки взрослых по размерным признакам особей или перезимовавших зверьков прошлогоднего поколения показатели снимали в этот же момент и корректировали при повторном отлове после спячки на следующий год. Проведенные популяционные, этологические и биографические исследования гибридного населения сусликов в контактных зонах подтвердили фертильность гибридных особей всех поколений (Титов, 2009; Шмыров и др., 2011).

В качестве размерных показателей были использованы длина тела L (мм), плюсны Pl (мм) и хвоста C (мм) и живой вес G (г).

Для изучения особенностей окраски гибридных особей и родительских видов был применен колориметрический метод, основанный на оценке интенсивности цветового спектра при пиксельной развертке (Гашев, 1999). Были использованы полученные в ходе полевых исследований цифровые фотоснимки (Nikon D7100) двух участков тела: верха головы ("шапочки") (VG) и лопаточной части спины (SP). Съемку проводили в дневные часы (с 10 до 12) в солнечную погоду при рассеянном освещении (в тени). Обработку фотоматериала проводили при помощи программы Adobe® Fhotoshop® ver. 8.0 CS. Оценочные образцы окраски представляли собой участки фотоснимка раз-

мером 100×100 пиксель, представленные в формате *.bmp. В качестве показателей окраски использовали три параметра: 1) цветонасыщенность (коэффициент отражения) в красной, синей и зеленой частях спектра (в % от полного отражения); 2) белизна, средняя величина первых трех показателей (В) и 3) оттенок (О), отношение интенсивности красной части спектра к белизне.

В биоакустическом анализе использовали записи предупреждающего об опасности сигнала сусликов, полученные с использованием портативного цифрового стерео магнитофона Marantz PMD 670 и микрофона SONY ECM737 непосредственно из живоловок после отлова. Характеристики сигнала — начальная (Fin), максимальная (Fmax) и конечная (Fend) частоты, глубина частотной модуляции, (Fmod) — разница между Fmax и минимальным значением Fin или Fend (Гц) и длительность сигнала (D, мc) — получены при помощи программ Avisoft-SASLab и Adobe[©] Audition ver. 1.0 (рис. 4). Всего для гибридного поселения большого и желтого сусликов было проанализировано 88 сигналов S. major (n = 10), 62 сигнала S. fulvus (n = 10) и 385 сигналов гибридов S. major \times S. fulvus (n = 40). Для гибридного поселения большого и крапчатого сусликов обработано 379 сигналов S. major (n = 11), 70 сигналов S. suslicus (n = 11) и 509 сигналов гибридов S. major \times S. suslicus (n=24). В многофакторный анализ были включены только средние для особей значения использованных в работе биоакустических показателей.

Для идентификации видовой принадлежности сусликов и генетической типизации гибридных особей были использованы шесть оригинальных видоспецифических молекулярно-генетических маркеров — контрольный регион мтДНК (CR), интрон 6 протоонкогена p53, псевдоген (Ψ) гена p53, интрон 5 гена ZfX (zinc-finger gene), интрон 8 гена SmcY (male-specific histocompatibility antigen), ген HOX b5 (homeobox-containing). Видовую специфичность и индивидуальность особей определяли по присутствию ПЦР-фрагментов определенной длины (относительно маркера масс pBR322/Hpa II) или их характерному распределению после гидролиза рестрикционной эндонуклеазой (Ермаков и др., 2002, 2006; Титов и др., 2018, 2022). Эти молекулярно-генетические маркеры были использованы не только для выявления гибридного происхождения особи, но и для дифференциации гибридов. При этом гетерозиготное (m/f, m/s) (аллели двух видов в генных фрагментах) сочетание видоспецифических (m - S. major, f - S. fulvus, s - S. suslicus) аллелей принималось как гибридное, а гомозиготное (m/m, f/f, s/s) как видовое. Использование шести молекулярно-генетических маркеров позволило выявить следующие группы гибридов (*H*): F1 – гетерозиготы (m/f, m/s) по HOX, p53, р53, ZfX маркерам для особей обоих полов, а для самцов при условии сочетания аллелей гибридизирующих видов CR и SmcY при совпадении видоспецифических гаплотипов ZfX с гаплотипами CR (по набору использованных генетических маркеров гибриды от прямого скрещивания особей родительских видов); Hm -беккроссы с S. major(в различных сочетаниях m/m, m/f и m/m, m/s); Hf — беккроссы с S. fulvus (в различных сочетаниях m/f и f/f); Hs — беккроссы с S. suslicus (в различных сочетаниях m/s и s/s); Hcomb — гибридные особи, имеющие в генотипе сочетание разных видоспецифических генов в гомозиготном состоянии (m/m,f/f и m/m, s/s). Выявленная таким образом генетическая дифференциация гибридного населения была учтена при анализе характера наследования проанализированных морфологических, окрасочных и биоакустических признаков. В случае если дисперсионный анализ не подтверждал наличие такой дифференциации, сравнение проводили с использованием общей выборки гибридов (H).

ДНК выделяли из образцов ткани, зафиксированных после биопсии (кусочек ушной раковины или подушечки пальцев) в этаноле (96%) по общепринятой хлороформ-фенольной методике (Sambrook et al., 1989).

Статистическую обработку данных проводили с помощью программы Statistica for Windows 13.3 (StatSoft® Russia, SN: AXA908I943629FAACD-A). Были использованы параметрические критерии сравнения, а также дисперсионный, дискриминантный и кластерный анализы.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В результате генетического анализа гибридного населения в изученных гибридных поселениях сусликов были выявлены генетические группы гибридов (табл. 1). Полученные группировки гибридных особей были протестированы на возможность их использования в сравнительном анализе морфологических, окрасочных и биоакустических признаков дисперсионным анализом. Однофакторный дисперсионный анализ биоакустических показателей гибридов по всем из них подтвердил выявленную в ходе генетического анализа дифференциацию гибридного населения в гибридных поселениях большого и желтого (F – от 5.692 до 44.128, n = 385(40), p < 0.0001), а также большого и крапчатого (F – от 24.205 до 454.724, n = 509(24), p < 0.0001) сусликов. При этом многомерный тест значимости Уилкоксона также подтвердил эффективность декомпозиционной гипотезы дифференциации гибридного населения в контактных поселениях по биоакустическим показателям (F) — 18.343, p < 0.0001 и 96.343, p < 0.0001 соответственно.

По размерным признакам (M, L, Pl, C) не было получено полного подтверждения достоверности выделения таких групп гибридов. Для гибридного поселения большого и желтого сусликов критерий Φ ишера (F) в однофакторном дисперсионном анализе был достоверен только для показателя длины плюсны (Pl) — 3.568 (n = 39, p = 0.0233). Для гибридной популяции большого и крапчатого сусликов достоверная группировка гибридов была выявлена только по показателям длины тела (L) и длины плюсны (Pl) — 3.153 (n = 22, p = 0.0488) и 14.464 (n = 22, p < 0.0001) соответственно. Наличие двух дифференцирующих S. major \times S. suslicus размерных признаков, вероятно, обеспечило и достоверную оценку группировки гибридов в многомерном дисперсионном анализе (тест значимости Уилкоксона, F) — 2.527, p = 0.0256. Проведенный многомерный дисперсионный анализ размерных показателей гибридов S. major \times S. fulvus не подтвердил декомпозиционную гипотезу (F - 1.450, p = 0.1702).

Однофакторный и многофакторный дисперсионный анализ окрасочных показателей ($B\ VG$, $O\ VG$, $B\ SP$, $O\ SP$) различных по генотипу гибридов не подтвердил наличия их группировки по этим признакам (тест значимости Уилкоксона, F-1.416, p=0.1780 и 1.481, p=0.1693 соответственно). Таким образом, возможность проведения сравнительного анализа признаков гибридов и родительских форм с использованием группировки гибридов была статистически подтверждена по биоакустическим показателям для обоих контактных поселений и по морфологическим показателям только для выборки из гибридной популяции большого и крапчатого сусликов.

Размерные признаки

Согласно результатам анализа размерных показателей выборок из гибридного поселения большого и желтого сусликов, при заметной морфологической схожести S. major и S. fulvus эти виды достоверно различаются по массе (df = 18, p = 0.0019), длине тела (df = 18, p < 0.0042) и плюсны (df = 18, p < 0.0001) (табл. 2). Гибриды достоверно отличаются от особей S. fulvus по массе (df = 38, p < 0.0001), а также по длине плюсны (df = 48, p < 0.0001) и хвоста (df = 48, p = 0.0087). От особей S. major гибриды отличаются только по длине плюсны (df = 48, p = 0.0040).

Анализ выборок особей из гибридного поселения большого и крапчатого сусликов выявил больший размах различий по размерным признакам гибридов и особей родительских видов (табл. 2). Эта особенность, прежде всего, связана со значительными морфологическими различиями самих гибридизирующих видов (до 30%). S. major и S. suslicus достоверно различаются по всем проанализированным морфологическим призна-Kam - M (df = 18, p < 0.0001), L (df = 20, p < 0.0001),Pl (df = 20, p < 0.0001), C (df = 20, p < 0.0001). Taкие же результаты были получены при сравнении гибридов S. major \times S. suslicus c S. suslicus — M (df = 24, p = 0.0001), L (df = 31, p < 0.0001),PI (df = 31, p < 0.0001), C (df = 29, p < 0.0001).В то же время сравнение гибридов с S. major выявило различия только по длине плюсны (df = 31, p < 0.0001) и хвоста (df = 29, p = 0.0002).

Выявленные в ходе множественного сравнения различия выборок гибридов и особей родительских видов имеют неоднозначный характер и трудно поддаются обобщению. Поэтому были проведены пошаговый дискриминантный и кластерный анализы с использованием группировки гибридных особей по их генетическим особенностям (рис. 1).

Пошаговый лискриминантный и кластерный анализы размерных показателей четырех групп гибридов и родительских видов из гибридного поселения большого и желтого сусликов выявили достоверную кластеризацию этих категорий особей. Первая дискриминантная функция (DF 1) описывает 86.6% общей дисперсии (EV = 1.967, $\chi^2 = 59.18$, p < 0.0001) (рис. 1a). По оси этой функции максимальная факторная нагрузка (0.924) отмечена для показателя длины плюсны, а расположение центроидов эллипсов рассеивания в дискриминантном пространстве характеризует увеличение этого размерного признака. Вторая дискриминантная функция (DF 2) описывает только 11.7% общей дисперсии (EV = 0.265, $\gamma^2 = 11.88$, p = 0.1560), так как связана факторной нагрузкой (0.671) с крайне изменчивым морфологическим признаком - массой тела. Центроиды областей рассеивания размерных показателей

Таблица 2. Размерные показатели гибридов (H) из гибридных поселений большого ($Spermophilus\ major$) и желтого ($S.\ fulvus$), а также большого и крапчатого ($S.\ suslicus$) сусликов

		Морфологические показатели ($M\pm m$)								
Категория особей	N	Масса, <i>М</i> , г	Длина тела, L , мм	Длина плюсны, <i>Pl</i> , мм	Длина хвоста, С, мм					
Гибридное поселение S. major—S. fulvus										
S. major, m	10	676.4±38.9	285.5±3.9 a	46.44±0.70 a, b	79.2±2.1					
S. fulvus, f	10	834.1±19.4 a, c	299.5±1.7 a	53.75±0.62 a, c	86.6±2.1 c					
S. major × S. fulvus, H	40	645.3±26.1 (30) c	289.3±2.7	49.14±0.37 (39) b, c	79.4±1.3 (39)					
	Γ	ибридное поселени	ие S. major—S. susli	icus						
S. major, m	11	415.7±30.7 (9)	253.6±5.6 a	44.49±0.69 a, b	69.1±2.3 a, b					
S. suslicus, s	11	225.3±9.0 a, c	205.6±3.5 a, c	31.85±0.66 a, c	39.6±1.5 a, c					
S. major \times S. suslicus, H	22	357.3±24.1 (15)	243.5±3.5 c	39.47±0.59 b, c	56.67±1.8 (20) b, c					

Примечания. Пары сравнения с достоверными различиями: а—с при $p \le 0.017$, поправка Бонферрони (k = 3 - m, f, H и m, s, H). В скобках — скорректированный фактический размер выборки.

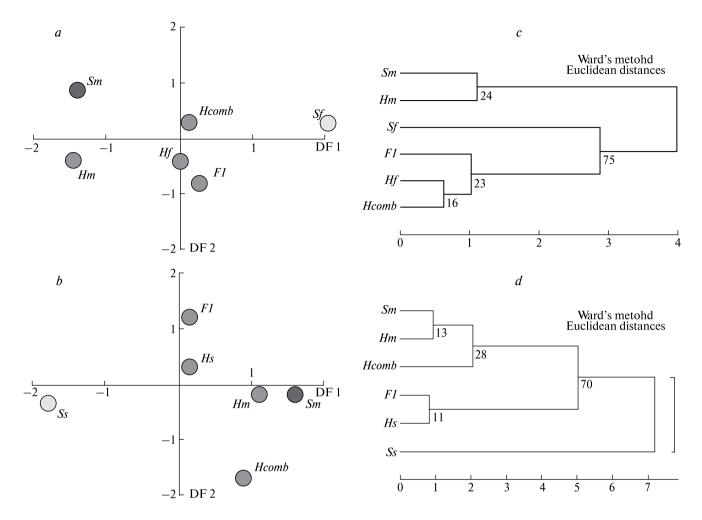


Рис. 1. Результаты пошагового дискриминантного и кластерного (по средним каноническим переменным, метод Варда) анализов размерных признаков выборок гибридов и особей родительских видов из гибридного поселения большого и желтого (a, c), а также гибридного поселения большого и крапчатого сусликов (b, d). В пространстве дискриминантных функций показаны центроиды эллипсов рассеивания. Категории особей: Sm - Spermophilus major; Sf - S. Smallicus; Sm - Smallicus; S

трех групп гибридных особей (F1, Hf и Hcomb) располагаются между центроидами эллипсов родительских видов (Sm и Sf). В противоположность этому, центроид показателей беккроссов, происходящих после возвратных скрещиваний гибридов с S. major (Hm), сближен с центроидом S. major (Sm). Выявленную группировку центроидов разных категорий особей подтверждают результаты кластерного анализа по средним каноническим переменным (рис. Sm). Гибридные особи с гетерозиготными генотипами (Sm), беккроссы с Sm. Sm0 Sm1 Sm2 Sm3 Sm4 Sm3 Sm4 Sm5 Sm4 Sm5 Sm5 Sm6 Sm8 Sm8 Sm8 Sm8 Sm8 Sm8 Sm8 Sm8 Sm8 Sm9 Sm

имеют и кластер S. major (Sm), и беккроссы с этим видом (Hm) — 24%. Наибольшую долю максимальной дистанции в анализе (75%) имеет ветвь S. fulvus (Sf).

Пошаговый дискриминантный и кластерный анализы размерных показателей четырех групп гибридов и родительских видов из гибридного поселения большого и крапчатого сусликов также выявили достоверную кластеризацию этих категорий особей (рис. 16, 1ε). Первая дискриминантная функция (DF 1) описывает 89.1% общей дисперсии (EV = 8.398, $\chi^2 = 92.38$, p < 0.0001) (рис. 16). По оси этой функции максимальные факторные нагрузки (0.899, 0.566) отмечены для показателя длины плюсны и хвоста. Вторая дискриминантная

функция (DF 2) описывает только 7.0% общей дисперсии (EV = 0.660, χ^2 = 25.16, p = 0.0141) и связана факторными нагрузками (0.859 и 0.597) с показателями длины и массы тела. Расположение центроидов областей рассеивания размерных показателей четырех групп гибридов и особей родительских видов, а также результаты кластерного анализа (рис. 1г) свидетельствуют о более сильном смещении этих признаков гибридов S. major \times S. suslicus в сторону S. major. Центроиды областей рассеивания размерных показателей только двух групп гибридных особей (F1, Hs) образуют один кластер и располагаются между центроидами эллипсов родительских видов (Sm и Ss) с некоторым смещением в сторону S. major. Второй кластер сформирован группой гибридов с гетерозиготными генотипами (FI), группой гибридов с сочетанием видоспецифических генов в генотипах (Hcomb) и группой особей S. major (Sm). При этом различия между этими кластерами составляют 70% от максимальной дистанции. Устойчивый интрогрессивный характер гибридизации большого и крапчатого сусликов в сторону *S. major* указывает и на базальное расположение ветви S. suslicus (Ss) в дереве кластерного анализа.

Признаки окраски

Анализ окрасочных показателей особей $S.\ maj$ ог и $S.\ fulvus$ из гибридного поселения показал, что

они достоверно различаются по трем из четырех показателей (табл. 3, рис. 2) – по оттенку верха головы (OVG, df = 18, p < 0.0001), оттенку спины (OSP, df = 18, p = 0.0106) и белизне верха головы (B VG, df = 18, p = 0.0277). При этом по последнему признаку различия достоверны только при парном сравнении, тогда как при множественном сравнении (выборок родительских видов и гибридов) полученный уровень значимости различий не проходит предельный уровень по поправке Бонферрони ($p \le 0.017$). Гибриды достоверно отличаются только от особей S. fulvus по оттенку верха головы (O VG, df = 43, p < 0.0001). Сравнение видовых выборок и выборок четырех генетических групп гибридов S. major \times S. fulvus (F1, Hm, Hf, Hcomb) не выявило достоверных различий между ними ни по одному из окрасочных признаков. В то же время. без учета поправки Бонферрони ($p \le 0.008$), особи S. fulvus отличаются от гибридов Hm и Hcomb по оттенку верха головы (*O VG*: df = 16, p = 0.0012и df = 16, p = 0.0162 соответственно), от гибридов F1 — по тому же показателю и оттенку спины (O VG, df = 17, p = 0.0002; O SP, df = 17, p = 0.0221),а от гибридов Hf — по оттенку и белизне верха головы (O VG, df = 18, p < 0.0027; B VG, df = 18, p = 0.0130).

Анализ выборок особей большого и крапчатого сусликов из гибридного поселения выявил различия по трем окрасочным признакам (табл. 3, рис. 3). *S. major* и *S. suslicus* достоверно различаются

Таблица 3. Окрасочные показатели гибридов (H) из гибридных поселений большого (*Spermophilus major*) и желтого (S. fulvus), также большого и крапчатого (S. suslicus) сусликов

T/	3.7	Показатели окраски, %					
Категория особей	N	B VG	O VG	B SP	O SP		
]		ние <i>S. major—S. fulv</i>	us			
S. major, m	10	55.96±2.86 c	113.48±2.02 a	49.15±3.94	116.12±2.01 a		
S. fulvus, f	10	48.38±1.25 c	94.93±1.7 a, b	45.36±1.54	109.156±1.40 a		
S. major × S. fulvus, H	35	51.94±1.57	108.34±1.54 b	47.55±1.19	116.22±2.23		
	Γ	ибридное поселен	ие S. major—S. suslic	cus			
S. major, m	11	49.57±1.16 a	104.91±2.02	50.03±1.73 a	112.80±2.51		
S. suslicus, s	11	38.52±2.33 a, b	101.32±3.35	36.75±2.43 a, b	104.47±3.10 c, d		
S. major × S. suslicus, H	23	49.57±1.44 b	106.05±1.13	49.15±1.76 b	110.89±1.57 d		

Примечания. Показатели окраски: $B \ VG$ — белизна верха головы ("шапочки"), $O \ VG$ — оттенок верха головы, $B \ SP$ — белизна спины, $O \ SP$ — оттенок спины. Пары сравнения с достоверными различиями: a-b — при $p \le 0.017$, поправка Бонферрони ($k = 3 - m, f, H \ u \ m, s, H$), c-d — при $p \le 0.050$, без поправки Бонферрони.



Рис. 2. Большой (*Spermophilus major*) (a), желтый (S. fulvus) (d) суслики и их межвидовые гибриды S. $major \times S$. fulvus (b, c). Экспозиции (слева направо): общий вид, спина, верх головы.

по показателям белизны верха головы и спины — $B\ VG\ (\mathrm{df} = 19,\ p < 0.0003)\$ и $B\ SP\ (\mathrm{df} = 19,\ p < 0.0002),$ а также оттенку спины ($O\ SP$, $\mathrm{df} = 19,\ p = 0.0486$). При этом различия по последнему признаку могут считаться достоверными только без учета поправки Бонферрони ($p \leq 0.017$). Гибриды $S.\ major \times S.\ suslicus$ достоверно отличаются только от особей $S.\ suslicus$ по белизне верха головы и спины — $B\ VG\ (\mathrm{df} = 31,\ p = 0.0002)$ и $B\ SP\ (\mathrm{df} = 31,\ p = 0.0004)$, а также без учета поправки Бонферрони ($p \leq 0.017$) и по оттенку спины ($\mathrm{df} = 31,\ p < 0.0486$). Достоверных различий между гибридами и особями $S.\ major$ по окрасочным показателям выявлено не было.

Сравнение видовых выборок и выборок четырех генетических групп гибридов $S.\ major \times S.\ suslicus\ (F1,\ Hm,\ Hs,\ Hcomb)$ не выявило достоверных различий между ними по окрасочным признакам. Исключение составляет пара сравнения Hm и Hcomb, в которой выборки гибридов достоверно различаются по белизне верха головы и

спины — $B\ VG$ (df = 4, p=0.0008) и $B\ SP$ (df = 4, p=0.0003). Без учета поправки Бонферрони ($p\le 0.008$) особи S. suslicus отличаются от гибридов F1 и Hs по белизне верха головы и спины ($O\ VG$ — df = 19, p=0.0052 и df = 19, p=0.0016 и $B\ SP$ — df = 14, p=0.0265 и df = 14, p=0.0416 соответственно), а от гибридов Hm — только по белизне верха головы ($B\ VG$, df = 11, p=0.0243). Особи S. major отличаются только от гибридов Hcomb по белизне верха головы и спины ($O\ VG$ — df = 12, p=0.0028 и df = 12, p=0.0384 соответственно).

Таким образом, проведенный анализ окрасочных показателей изученных гибридов сусликов выявил разный характер их отличий от признаков родительских видов. Гибриды внешне отличаются от родительских форм — гибриды $S.\ major \times S.\ fulvus$ окрашены в более интенсивные рыжие тона (различия по оттенку к красному спектру, O), а гибриды $S.\ major \times S.\ suslicus$ имеют более светлый оттенок (различия по белизне, B).

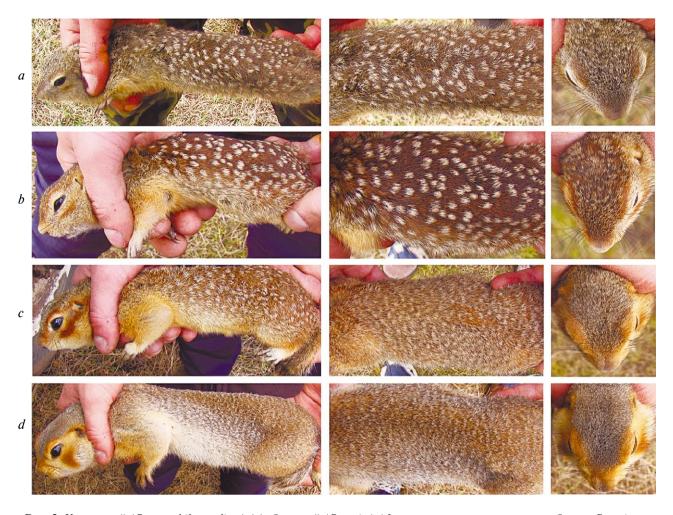


Рис. 3. Крапчатый (*Spermophilus suslicus*) (a), большой (S. major) (d) суслики и их межвидовые гибриды S. $major \times S$. suslicus (b, c). Экспозиции (слева направо): общий вид, спина, верх головы.

Биоакустические показатели

Анализ биоакустических показателей предупреждающего об опасности сигнала сусликов из гибридного поселения S. major и S. fulvus показал, что при хорошей различимости сигналов на слух гибридизирующие виды достоверно различаются между собой по четырем (D, Fin, Fmax, Fend)из пяти показателей (df = 155, p < 0.0001) (рис. 4, табл. 4). Гибридные особи (H, n = 40) достоверно отличаются от особей S. major по трем показателям (D, df = 471, p < 0.0001; Fend, df = 471, p = 0.0062; Fmod, df = 469, p = 0.0023) и от S. fulvus по всем четырем (df = от 450 до 452, p от 0.0003 до 0.0001). При этом сравнение выборок различных по статусу гибридных особей (F1, Hm, Hf, Hcomb) также выявило достоверные различия почти по всем показателям у всех пар сравнения (табл. 4). При сравнении гибридных особей, имеющих в генотипе сочетание разных видоспецифических генов в гомозиготном состоянии (*Hcomb*), с другими группами гибридов выявлено максимальное число достоверно отличающихся показателей — 11 (из 15 возможных: 5 показателей на 3 пары сравнения). Далее идут беккроссы с S. major (Hm) — 10, затем беккроссы с S. fulvus (Hf) — 9 и завершают ряд гетерозиготы (условно гибриды от прямого скрещивания особей родительских видов, F1) — 8. Подтвержденная многофакторным дисперсионным анализом декомпозиционная гипотеза (F=18.343, p < 0.0001) и выявленная по биоакустическим показателям дифференциация гибридного населения послужили основанием для проведения дискриминантного анализа биоакустических показателей по средним для особи значениям.

Пошаговый дискриминантный и кластерный анализы биоакустических показателей четырех групп гибридов и родительских видов из гибридного поселения большого и желтого сусликов выявили надежную кластеризацию всех категорий особей. Первая дискриминантная функция (DF 1) описывает 67.3% общей дисперсии (EV = 1.346, $\chi^2 = 76.81$, p < 0.0001) (рис. 5a). По оси этой функции

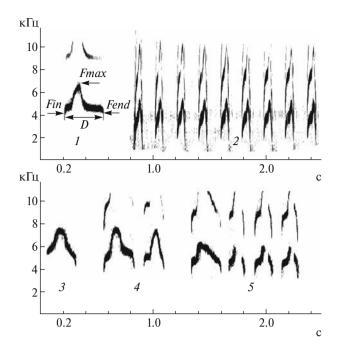


Рис. 4. Сонограммы предупреждающих об опасности звуковых сигналов сусликов из гибридного поселения большого и желтого сусликов: I — большие (Spermophilus major), 2 — желтые (S. fulvus), 3—5 — межвидовые гибриды S. major \times S. fulvus. Схема измерения частотных характеристик (Fin, Fmax, Fend, кГц) и длительность (D, с) звуковых сигналов показаны на сонограмме большого суслика (I).

максимальные факторные нагрузки (0.849 и 0.749) отмечены для начальной частоты (Fin) и длительности звукового сигнала (D), а расположение центроидов эллипсов рассеивания в пространстве дискриминантных функций характеризует увеличение этих биоакустических показателей. Вторая дискриминантная функция (DF 2) описывает только 22.5% общей дисперсии (EV = 0.449, χ^2 = 30.32, p = 0.0002) и связана с более низкими по значению факторными нагрузками (0.747 и 0.366) показателей частотной модуляции (Fmod) и начальной частоты (Fin) звуковых сигналов. Таким образом, центроиды областей рассеивания биоакустических показателей только двух групп гибридных особей (*Hf* и *Hcomb*) располагаются между центроидами эллипсов родительских видов (Sm и Sf). В противоположность этому, центроид показателей гибридных особей с гетерозиготными генотипами (F1) и центроид показателей беккроссов (Hm) с S. major сближены с центроидом S. major(Sm). Выявленную группировку центроидов разных категорий особей подтверждают результаты кластерного анализа их средних канонических переменных (рис. 5c). Гибридные особи с гетерозиготными генотипами (F1), беккроссы с S. major (Hm) и S. major (Sm)образуют один кластер, характеризующийся 21%

отличий от максимальной дистанции в анализе. Кластер гибридов-беккроссов с S. fulvus (Hf) и гибридов с сочетанием видоспецифических генов в генотипах (Hcomb) имеет 24% различий. Наибольшие отличия от максимальной дистанции (72%) имеет ветвь S. fulvus (Sf), что косвенно указывает на интрогрессивный характер гибридизации в сторону S. major.

Анализ биоакустических показателей предупреждающего об опасности сигнала сусликов из гибридного поселения S. major и S. suslicus показал, что гибридизирующие виды достоверно различаются только по частотным показателям (Fin, Fmax, Fend, Fmod) (df = 447, p < 0.0001) (рис. 6, табл. 4). Гибридные особи (H, n = 24) достоверно отличаются от особей S. major по всем биоакустическим показателям (df = 886, p < 0.0001), а от особей S. suslicus, как и при сравнении родительских видов, только по частотным показателям (df = 577, p < 0.0001). При сравнении выборок гибридных особей (F1, Hm, Hs, Hcomb) были выявлены достоверные различия (табл. 4). Было зафиксировано 15 (из 15 возможных) биоакустических признаков, которые позволяют различать группы гибридных особей. Подтвержденные многофакторным дисперсионным анализом (F = 96.343, p < 0.0001) данные о дифференциации гибридного населения по биоакустическим показателям послужили основанием для проведения дискриминантного анализа выборок этих показателей по средним для особи значениям.

Результаты пошагового дискриминантного и кластерного анализов биоакустических показателей четырех групп гибридов и родительских видов из гибридного поселения большого и крапчатого сусликов подтвердили дифференциацию этих групп особей, выявленную по генетическим маркерам. Первая дискриминантная функция (DF 1) описывает 88.9% общей дисперсии (EV = 8.101, $\chi^2 = 119.17$, p < 0.0001) (рис. 56). По оси этой функции максимальные факторные нагрузки выявлены для начальной и конечной частот и частотной модуляции сигнала (0.857, 0.773 и -0.801 соответственно). Расположение в пространстве дискриминантных функций центроидов эллипсов рассеивания определяется изменениями биоакустических показателей - увеличением двух первых и уменьшением третьего. Вторая дискриминантная функция (DF 2) описывает только 6.3% общей дисперсии $(EV = 0.826, \chi^2 = 30.84, p = 0.0021)$ и связана с более низкими по значению факторными нагрузками (0.622 и 0.424) показателей длительности (D) сигнала и частоты модуляции (Fmod). В целом центроиды областей рассеивания биоакустических показателей всех групп гибридных особей располагаются ближе к центроиду эллипса рассеивания биоакустических показателей S. major (Sm), а не к центроиду эллипса рассеивания биоакустических

Таблица 4. Биоакустические показатели предупреждающих об опасности звуковых сигналов больших (Spermophilus major), желтых (S. fulvus), крапчатых (S. suslicus) сусликов и их гибридов (S. major \times S. fulvus, S. major \times S. suslicus)

	Число		Биоакустич	еские показател	M (M+m)						
Категория особей	звуков (число особей)	Длительность, D , мс	Начальная частота, <i>Fin</i> , Гц	Максимальная частота, <i>Fmax</i> , Гц	Конечная частота, Fend, Гц	Частотная модуляция, <i>Fmod</i> , Гц					
	Гибридное поселение $S.\ major-S.\ fulvus$										
S. major, m	88 (10)	284.3±9.5 a, b, d, e, f, g	3816.8±50.2 a, b, f	6144.6±62.3 a	3523.8±61.4 a, b, f, g	2650.2±50.8 b, e, f, g					
S. fulvus, f	69 (10)	91.6±8.7 a, c, h, i, j, k	2452.7±40.5 a, c, h, i, j, k	4977.1±72.4 a, c, h, i, j, k	2668.6±37.9 a, c, h, i, j, k	2568.5±67.7 c, j, k					
$S. major \times S. fulvus, H$	385 (40)	180.5±4.3 b, c	3648.4±34.3 b, c	6098.7±31.8 c	3327.3±31.2 b, c	2891.7±35.7 b, c					
S. major \times S. fulvus, F1	79 (10)	176.6±9.8 d, h, l, n	3770.4±69.7 h, m	6075.0±58.8 h, n	3613.0±92.6 h, m, n	2609.5±86.3 m, n					
S. major \times S. fulvus, Hm	91 (10)	219.7±9.1 e, i, l, o, p	3979.5±46.7 i, o, p	5952.1±77.7 i, p	3570.6±51.3 i, o, p	2405.1±60.5 e, o, p					
S. major \times S. fulvus, Hs	115 (11)	183.8±8.4 f, j, o, q	3221.1±59.2 f, j, m, o, q	6053.6±61.1 j	3079.7±40.7 f, j, m, o	3192.9±49.0 f, j, m, o					
S. major × S. fulvus, Hcomb	100 (9)	144.1±4.4 g, k, n, p, q	3742.1±68.9 k, p, q	6302.8±48.3 k, n, p	3164.8±51.2 g, k, n, p	3211.1±57.0 g, k, n, p					
	Ги	бридное поселе	ние <i>S. major</i> –	- S. suslicus							
S. major, m	379 (11)	280.3±3.2 b, d, e, g	4128.7±17.5 a, b, d, e, f, g	6376.2±25.24 a, b, d, e, f, g	3762.4±21.6 a, b, d, e, f, g	2632.7±25.1 a, b, d, f, g					
S. suslicus, s	70 (11)	263.5±7.7 h, i, k	8901.4±65.7 a, c, h, i, j, k	9323.0±47.7 a, c, h, i, j, k	8923.4±47.2 a, c, h, i, j, k	514.0±39.4 a, c, h, i, j, k					
S. major \times S. suslicus, H:	509 (24)	253.7±4.8 b	5877.3±56.9 b, c	7541.4±54.3 b, c	5830.5±73.3 b, c	1926.0±29.2 b, c					
S. major \times S. suslicus, F1	154 (11)	233.5±3.6 d, h, l, m, n	6296.2±51.1 d, h, l, m, n	7523.9±55.2 d, h, l, m	6147.2±62.5 d, h, l, m, n	1499.1±38.6 d, h, l, m, n					
S. major \times S. suslicus, Hm	103 (4)	204.9±8.1 e, i, l, o, p	3850.1±50.0 e, i, l, o, p	5873.0±52.7 e, i, l, o, p	3383.6±68.1 e, i, l, o, p	2511.9±43.6 i, l, o, p					
S. major \times S. suslicus, Hs	219 (6)	275.3±9.3 m, o, q	6665.5±53.1 f, j, m, o, q	8387.1±67.0 f, j, m, o, q	6992.7±70.2 f, j, m, o, q	1796.8±34.5 f, j, m, o, q					
S. major × S. suslicus, Hcomb	33 (3)	356.5±6.9 g, k, n, p, q	5019.5±51.9 g, k, n, p, q	7218.0±34.9 g, k, p, q	4277.2±70.8 g, k, n, p, q	2946.9±80.1 g, k, n, p, q					

Примечания. a-p- пары сравнения с достоверными различиями: a-c при $p \le 0.017$, поправка Бонферрони (k=3-m,f,H и m,s,H); d-q при $p \le 0.008$, поправка Бонферрони (k=6-m,f,F1,Hm,Hf,Hcomb и m,s,F1,Hm,Hs,Hcomb). Обозначения выделенных групп гибридов такие же, как в табл. 1.

показателей S. suslicus (Ss). Центроиды показателей гибридных особей с гетерозиготными генотипами (FI) и центроиды показателей беккроссов от возвратных скрещиваний гибридов с S. suslicus (Hs) имеют условно промежуточное расположение. Выявленную в ходе дискриминантного анализа группировку центроидов разных категорий особей

иллюстрируют и результаты кластерного анализа их средних канонических переменных (рис. 5*г*). Гибриды с сочетанием видоспецифических генов в генотипах (Hcomb), беккроссы с S. major (Hm) и особи S. major (Sm) образуют один кластер, характеризующийся 36% отличий от максимальной дистанции в анализе. Кластер гибридов-беккроссов

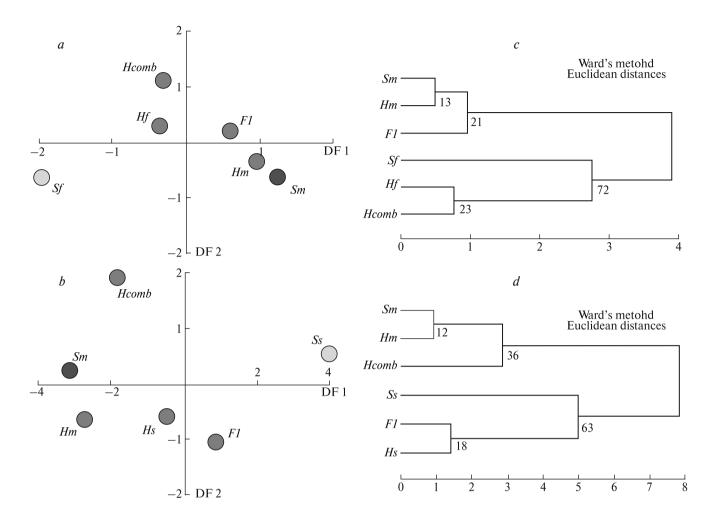


Рис. 5. Результаты пошагового дискриминантного и кластерного (по средним каноническим переменным, метод Варда) анализов биоакустических признаков выборок гибридов и особей родительских видов из гибридной зоны большого и желтого сусликов (a, c) и зоны симпатрии большого и крапчатого сусликов (b, d). Обозначения те же, что и на рис. 1.

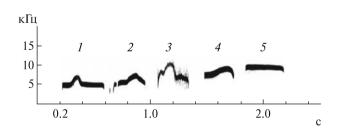


Рис. 6. Сонограммы предупреждающих об опасности звуковых сигналов сусликов из гибридного поселения большого и крапчатого сусликов: 1 — большие (*Spermophilus major*), 2—4 — межвидовые гибриды $S.\ major \times S.\ suslicus$, 5 — крапчатые ($S.\ suslicus$). Схема измерения частотных характеристик ($Fin,\ Fmax$, Fend, к Γ ц) и показателя длительности (D, с) звуковых сигналов такая же, как и на рис. 4.

с S. suslicus (Hs) и гибридных особей с гетерозиготными генотипами (F1) имеет 18% отличий от максимальной дистанции. Наибольшие отличия (63%) от максимальной дистанции в анализе имеет ветвь S. suslicus (Ss), что косвенно указывает на интрогрессивный характер гибридизации в сторону S. major.

Приведенные выше результаты анализа размерных, окрасочных и биоакустических признаков гибридного населения из двух контактных поселений сусликов свидетельствуют о довольно специфическом характере наследования признаков родительских видов и о наличии четкой дифференциации гибридов по генетическому статусу. Для выявления общих закономерностей и последствий скрещивания родительских видов был проведен дискриминантный и кластерный анализы, но уже с использованием комплекса этих признаков. Для их подбора использовали критерий

Лямбда Уилкса (Wilks' Lambda), показывающий уровень достоверности различий между средними значениями функций пошагового дискриминантного анализа для исследуемых групп гибридов. Для гибридов S. тибридов S. тибридов S. такими признаками оказались длина плюсны (0.609, p < 0.0001), белизна верха головы (0.556, p = 0.0082), оттенок верха головы (0.766, p < 0.0001), начальная частота (0.390, p = 0.0001), частотная модуляция (0.339, p = 0.0037) и длительность (0.356, p = 0.0011) предупреждающего об опасности сигнала. Для гибридов S. такими признаками являлись длина плюсны (0.124, p < 0.0001), белизна верха головы (0.546, p = 0.0193), начальная (0.084, p = 0.0018) и конечная (0.072, p = 0.0182) частоты, а

также частотная модуляция (0.072, p = 0.0182) предупреждающего об опасности сигнала.

Предварительно сформированные по генетическому статусу группы (выборки) гибридных особей была верифицированы в ходе проведения пошагового дискриминантного анализа по результатам классификации особей по значениям дискриминантных функций. Для гибридов большого и желтого сусликов совпадение выборок и результатов классификации для гибридов F1 составило 66.7% (6 из 9 особей, 1-Sf, 1-Hm, 1-Hcomb), для гибридов Hm-75.0% (6 из 8 особей, 1-Sf, 1-Hcomb), а для гибридов Hcomb-55.6% (5 из 9 особей, 2-F1, 2-Hf). Для большого и крапчатого суслика были

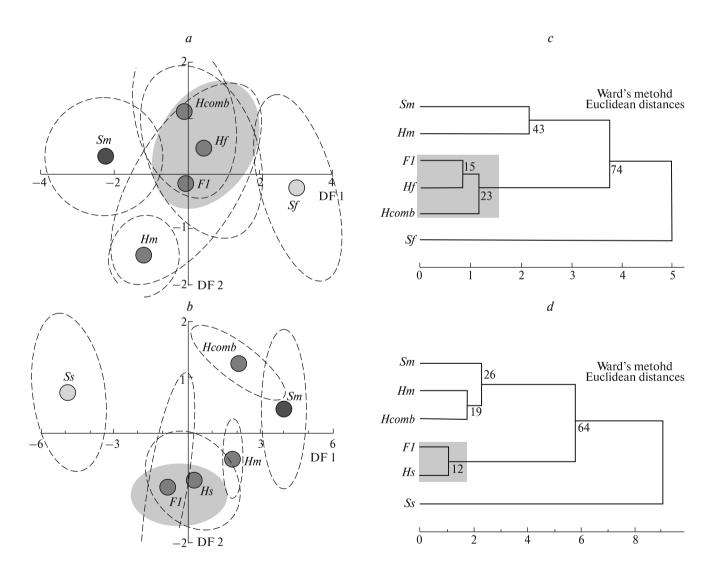


Рис. 7. Результаты пошагового дискриминантного и кластерного (по средним каноническим переменным, метод Варда) анализов размерных, окрасочных и биоакустических признаков выборок гибридов и особей родительских видов из гибридной зоны большого и желтого сусликов (a, c) и зоны симпатрии большого и крапчатого сусликов (b, d). Пунктиром показаны эллипсы рассеивания (95% вероятности), показателей признаков в пространстве дискриминантных функций. Обозначения те же, что и на рис. 1. Пояснения в тексте.

получены более высокие значения: для гибридов FI-90.9% (10 из 11 особей, 1-Hs), для гибридов Hm-100.0% (3 из 3 особей), для гибридов Hs-33.3% (2 из 6 особей, 1-Sm, 3-FI), а для гибридов Hcomb-50.0% (2 из 4 особей, 1-Sm, 1-FI).

Результаты пошагового дискриминантного и кластерного анализов показывают, что в изученных контактных поселениях сусликов гибридное население достоверно дифференцировано по размерным, окрасочным и биоакустическим признакам и некоторые их категории кластеризуются в группы (рис. 7). В гибридном поселении большого и желтого сусликов такая группа сформирована гибридами с гетерозиготными генотипами (F1), беккроссами с S. fulvus (Hf)и гибрилами с сочетанием вилоспенифических генов в генотипах (*Hcomb*). В пространстве дискриминантных функций (DF1 – 69.1%, EV = 3.201, χ^2 = 125.11 при p < 0.0001; DF2 — 14.1%, EV = 0.668, $\chi^2 = 56.22$ при p < 0.0001) эта группа занимает центральное положение по градиенту (для DF1) увеличения длины плюсны (0.715) и оттенка верха головы (0.330), а также по градиенту уменьшения начальной частоты (-0.542)и длительности (-0.512) звуковых сигналов. В гибридном поселении большого и крапчатого сусликов такая группа представлена гибридами с гетерозиготными генотипами (F1) и беккроссами с S. suslicus (Hs) и также занимает центральное положение в пространстве дискриминантных функций (DF1 - 90.2%, EV = 11.427, $\chi^2 = 135.57$ при p < 0.0001; DF2 - 6.0%, EV = 0.7658, $\chi^2 = 38.56$ при p = 0.0013) по градиенту (для DF1) увеличения длины плюсны (0.715) и частотной модуляции звуковых сигналов (0.666) и градиенту уменьшения начальной (-0.693) и конечной (-0.629) частот криков. Формирование таких группировок категорий гибридных особей подтверждается результатами кластерного анализа. При этом группа гибридных особей S. major \times S. fulvus (F1, Hf и Hcomb) характеризуется 74% отличий от максимальной дистанции в анализе, а гибриды S. major \times S. suslicus (F1 и Hs) -64% отличий. При этом второй кластер с участием гибридных особей включает особей S. major(Sm) и беккроссов с этим же видом. Эта особенность кластеризации указывает на интрогрессивный характер гибридизации в изученных контактных поселениях сусликов.

ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты анализа размерных, окрасочных и биоакустических признаков гибридных особей с разным генетическим статусом указывают на четкую дифференциацию гибридного населения в векторном пространстве изменчивости этих признаков родительских видов. При этом отмечается как смещение признаков у некоторых категорий гибридов в сторону одного из гибридизирующих видов, так и достоверное уклонение от этих видов.

Возвращаясь к полученным результатам сравнительного исследования размерных, окрасочных

и биоакустических особенностей гибридных особей, рассмотрим эти результату применительно к концепции барьерных факторов межвидовой гибридизации. Предварительно отметим, что изученное нами долговременное существование гибридного населения в зонах вторичных контактов S. major—S. fulvus и S. major—S. suslicus определяется и поддерживается активным расселением больших сусликов, формирующих контактные поселения в области обитания аборигенных видов (S. fulvus — левобережное Поволжье и S. suslicus — правобережное Поволжье) (Титов, 2009).

По морфологическим признакам евразийские виды сусликов достаточно хорошо различимы. По степени этих различий они являются так называемыми хорошими "линнеевскими" видами. S. major и S. fulvus сходны по размерам, а S. major и S. susliсиѕ сильно различаются по всем размерным показателям (Огнев, 1947; Громов и др., 1965; Громов, Ербаева, 1995). Существование естественной гибридизации между столь разными видами, какими являются S. major и S. suslicus, по нашему мнению, явление уникальное, но вполне объяснимое с позиций поведенческой экологии этой группы грызунов. Являясь зимоспяшими грызунами, суслики характеризуются довольно сжатым по времени периодом наземной активности. За 2-3 месяца эти грызуны должны произвести потомство и подготовиться к очередной гибернации. Успешное спаривание, проходящее в очень сжатые сроки, затрудняется различающимися сроками выхода из спячки самцов и самок и, несмотря на довольно структурированный репертуар репродуктивной активности (Титов, 2003, 2004), часто характеризуется промискуитетными сексуальными контактами (Титов и др., 2006).

Промежуточный характер наследования размерных признаков у гибридов, по нашему мнению, способствует повышению частоты взаимодействий гетероспецифических особей, так как размывает хиатус различий родительских видов. Для сходных по размерам видов (S. major и S. fulvus) эти отношения, скорее всего, не критичны, поскольку значимых различий экстерьерных признаков у них практически нет. Совершенно иная ситуация наблюдается в отношении хорошо дифференцированных видов (S. major и S. suslicus). Здесь различия в размерах могут стать лимитирующими для инициации и продолжения межвидового контакта. Преодолеть этот размерный барьер возможно только при условии контактирования разновозрастных и по этой причине сходных по размерам особей родительских видов. Как показывают наши наблюдения, молодые самцы S. major значительно опаздывают с пробуждением после спячки и по этой причине не могут участвовать в размножении в составе своей видовой популяции. Так как первый выход молодых самцов S. major на поверхность совпадает с гоном у S. suslicus, а их размеры (L) почти не отличаются от размеров эструсных самок S. suslicus

(тест Манна — Уитни, U = 30.0, Z = -2.19, p = 0.028), возникают условия для межвидовых сексуальных контактов. На существование такой ситуации указывают отловы (2002—2008) гибридных особей в смешанных поселениях большого и крапчатого сусликов. Все отловленные гибриды (n = 7) имели специфический для крапчатого суслика митотип (D1), что указывает на их происхождение в результате спаривания самки S. suslicus и самца S. major (Титов, 2009).

Анализ размерных показателей гибридных особей позволил установить промежуточный характер наследования признаков родительских видов у гибридов с гетерозиготными генотипами (F1) и беккроссов с особями аборигенных родительских (S. fulvus, S. suslicus) видов (Hf и Hs), а также выявить тенденцию смещения признаков в сторону расселяющегося S. major у соответствующих беккроссов (Нт). Интересное положение в видовых пространствах изменчивости гибридизирующих видов занимают гибриды (*Hcomb*) с сочетанием видоспецифических генов в генотипе (рис. 1). Если для пары S. major и S. fulvus гибриды (Hcomb) включены в группы с гибридами F1 и Hf и имеют промежуточное расположение, то в паре S. major и S. suslicus они значительно уклоняются от общей области изменчивости населения гибридных популяций. От групп гибридов F1 и Hs гибриды (Hcomb) смещаются в сторону уменьшения длины тела, а от гибридов *Hm* и особей *S. major* — в сторону увеличения длины плюсны и хвоста. Таким образом, гибриды с сочетанием генов S. major и S. suslicus в генотипе (Hcomb) относительно гибридов F1 имеют более длинные плюсну и хвост и менее длинное тело. Такие гибриды способны уклониться в процессе отбора от родительских форм и гибридов между ними. Заметим, что в аспекте вопроса барьерных факторов решающее значение среди выявленных размерных признаков имеет длина тела. Другие размерные показатели особей хорошо работают в качестве дифференцирующих гибридное население признаков.

У сусликов – дневных грызунов открытых пространств — развито дихроматическое цветовое зрение (Орлов, 1972). Цветовое видение дихроматов может быть представлено в двухмерной плоскости, где одна координата представляет яркость, а другая — оттенок (Jacobs, 2009). При этом пигменты колбочек у сусликов представлены SWS1 и LWS типами фотопигмента опсина. Спектральная пиковая чувствительность колбочек находится в диапазоне коротких (S, 440 нм, синяя зона спектра, 73%) и средних (М, 520 нм, зеленая зона спектра, 27%) волн соответственно с одновременной длинноволновой адаптацией (625–740 нм, красная зона спектра) (Jacobs et al., 1985). По этой причине в нашем исследовании мы использовали только два окрасочных показателя — оттенок и белизна, рассчитанных по показателям поглощения в этих трех диапазонах светового спектра.

По окрасочным показателям родительские формы хорошо различимы. Если в паре *S. major* и *S. fulvus*

различия выявлены по оттеночным показателям, а именно по выраженности серого и рыжего оттенков у первого и желто-чепрачного оттенков у второго вида, то для *S. major* и *S. suslicus* выявленные различия связаны с показателями белизны окраски. Большой суслик имеет более светлую окраску с выраженными серым тоном и светлой рябью, тогда как крапчатый суслик окрашен намного темнее и имеет выраженный крап в виде крупных белых пятен.

Анализ окрасочных показателей изученных генетических групп гибридов сусликов выявил разный характер их отличий от признаков родительских видов. Гибриды $S.\ major \times S.\ fulvus$ окрашены в более рыжие тона (различия по оттенку к красному спектру, O), а гибриды $S.\ major \times S.\ suslicus$ имеют более светлую окраску (рис. 2, 3). При этом у последних сохраняется характерный для $S.\ suslicus$ выраженный крап.

Таким образом, особенность наследования окрасочных показателей у гибридов свидетельствует о размытых границах изменчивости этого фенотипического признака при сравнении генетических групп гибридных особей. Эта особенность не позволяют четко выявить дифференциацию гибридного населения в соответствии с генетическим статусом конкретной гибридной особи. При этом различия гибридных особей и родительских форм остаются достоверно значимыми и с учетом диагностических признаков надежными.

У наземных беличьих, поселения которых приурочены к открытым ландшафтам, звуковая сигнализация выполняет две основные популяционные функции. Издаваемый особью крик является опознавательным знаком ее пространственной локализации, а крик в момент опасности предупреждает конспецификов о возникновении этой опасности (Панов, 1983; Никольский, 1984, 1992; Crook, 1970; Alexander, 1974). Особенности предупреждающего об опасности звукового сигнала у сусликов являются достаточно надежным диагностическим признаком при определении их видовой принадлежности (Никольский, 1979). В контактных поселениях особенности звуковой сигнализации зверьков родительских видов и зверьков, имеющих гибридное происхождение, хорошо различимы, а сами сигналы являются надежными маркерами для диагностики видовой принадлежности особи (Титов и др., 2005). При этом гибридные особи, как правило, характеризуются промежуточным типом наследования этого признака. Однако были выявлены факты, что предупреждающий об опасности звуковой сигнал гибридов по своим характеристикам оказывается ближе к крикам одного из родительских типов, а также возможно формирование сигналов новых типов, не свойственных родителям (Никольский и др., 1984). Объяснением этого явления может служить широкая ситуативная изменчивость сигнала, отмеченная для сусликов (Формозов, Никольский, 1986).

Проведенный биоакустический анализ предупреждающего об опасности сигнала гибридов, обнаруженных в двух контактных поселениях, позволил выявить общий механизм наследования акустических признаков родительский видов у гибридных особей, а также выяснить роль акустической активности для изоляции и интеграции видов в условиях симбиотопии. В целом у гибридов гибридизирующих пар видов сусликов (S. major и S. fulvus, а также S. major и S. suslicus) отмечается промежуточный характер наследования акустических показателей одиночных криков родительских видов. Для гибридов S. major imesS. fulvus был обнаружен также особый механизм наследования серийного (до 6–8 криков) характера звуковых сигналов S. fulvus (Титов, 2009). Так, гибриды S. major \times S. fulvus могут ситуативно издавать как одиночные крики (предупреждающий об опасности звуковой сигнал на поверхности), так и, что случается значительно реже, короткие (2-3 сигнала) серии криков (предупреждающий об опасности звуковой сигнал при уходе в нору). При этом серийные сигналы гибридов по своим характеристикам ближе к сигналам *S. fulvus*, тогда как одиночные — ближе к крикам S. major (рис. 4). Именно по этой причине гетерозиготные гибриды (F1) и беккроссы с S. major группируются по биоакустическим показателям с S. major, в то время как группы гибридных особей с сочетанием генов родительских видов в генотипе (*Hcomb*) и беккороссы с *S. fulvus* занимают промежуточное положение (рис. 5а).

Совершенно иная ситуация наблюдается при анализе гибридов большого и крапчатого сусликов. Все категории гибридных особей смещаются в сторону $S.\ major$ вследствие понижения почти всех частотных показателей их криков ($Hin,\ Hend,\ Hmod$) относительно высокочастотного сигнала $S.\ suslicus$ (рис. 5δ). При этом по показателям длительности (D) и частотной модуляции (Hmod) звуковых сигналов гибриды с сочетанием генов $S.\ major$ и $S.\ suslicus$ в генотипе (Hcomb) значительно уклоняются как от общей группы гибридных особей, так и от особей $S.\ major$.

Относительно выше сказанного показательны результаты, полученные Никольским с соавторами (1983) в исследовании изменчивости звукового сигнала степного (Marmota bobak Müller 1776) и серого (Marmota baibacina Kastchenko 1899) сурков в зоне вторичного контакта. Было установлено, что по характеристикам частотной модуляции видовые сигнала видоспецифичны. В то же время авторы указывают, что "в зоне контакта сигнал отличается очень широкой изменчивостью, включая как все известные варианты обоих видов, так и промежуточные типы, не известные ни у одного из них" (Никольский и др., 1983). На этом основании исследователи приходят к выводу, что такое размывание видовых границ изменчивости сигнала, предупреждающего об опасности, подтверждают гипотезу Капитонова (1966) о гибридном происхождении сурков из зоны вторичного контакта. Описанные выше результаты в целом схожи с полученными нами по гибридам сусликов, но выявленная широкая изменчивость звуковых сигналов гибридов степного и серого сурка является результатом былой и продолжительной интрогрессии. В нашем исследовании мы приводим описание последствий более коротких по времени (20—30 лет) событий гибридизации видовых форм, которые свидетельствуют о сравнительно быстром накоплении новых признаков в гибридных популяциях как материала для дальнейших микроэволюционных процессов.

Таким образом, в целом у гибридов сусликов выявлен промежуточный характер наследования биоакустических признаков родительских видов. Но механизм наследования, вероятно, сложный и дискретный и затрагивает как структурные, так и частотные характеристики звуковых сигналов.

Полученные результаты по особенностям наследования биоакустических показателей у гибридных особей сусликов позволяют прояснить возможную роль акустической активности для контактирующих видов в условиях симбиотопического обитания. В результате гибридизации в популяции появляются гибридные особи, несущие промежуточные акустические признаки. Дивергентный разрыв между акустическими системами гибридизирующих видов становится градиентным, его заполняют промежуточные акустические элементы гибридных особей, а в случаях возвратных скрещиваний — целая серия звуковых сигналов, уклоняющихся в сторону одного или другого из контактирующих видов. В результате этого в гибридной популяции наблюдается совершенно новое акустическое сигнальное поле, в котором объединяются все категории особей.

Результаты анализа гибридов по комплексу размерных, окрасочных и биоакустических признаков выявил устойчивую дифференцированную структуру гибридного населения (рис. 7). При этом характер кластеризации выявленных групп гибридов и родительских видов четко указывает на интрогрессивный характер гибридизации в сторону S. major, расселяющегося и формирующего зоны гибридизации за счет экспансии новых территорий. Аборигенные виды (S. fulvus и S. suslicus) оказываются вне области изменчивости признаков гибридных особей, в то время как беккороссы с особями этих видов (*Hf* и *Hs*) и гибриды с гетерозиготными генотипами (F1) формируют отдельный, как от беккороссов с S. major, так и особей S. major, кластер. Последняя особенность, как и неоднозначное расположение группы гибридов с сочетанием видоспецифических генов в генотипе (*Hcomb*). указывает на возможность закрепления новых признаков у гибридных форм.

Таким образом, полученные результаты указывают на повышение уровня изменчивости размерных, окрасочных и биоакустических признаков в гибридных популяциях. Усиление изменчивости связано с размыванием дивергентного хиатуса специфических признаков родительских форм за счет формирования дифференцированного гибридного населения. По мере того, как в популяции накапливаются гибридные особи с различным сочетанием родительских признаков, возникает ситуация, когда в гибридогенной популяции появляется достаточное количество гибридов с комбинированным сочетанием родительских признаков (*Hcomb*). В гибридном поселении большого и желтого сусликов доля таких гибридов, по нашим данным, составляет 22.5% (n = 40), а в гибридном поселении большого и крапчатого сусликов — 12.5% (n = 24). Эта категория гибрилных особей может рассматриваться как материал для возможных дальнейших микроэволюционных процессов и процесса видообразования в целом.

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 22-24-00108, https://rscf.ru/project/22-24-00108/

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Сбор биоматериала проводился неинвазивными методами с учетом Директивы 2010/63/ЕС Европейского парламента и Совета Европейского союза о защите животных, используемых в научных целях (статьи 9 и 42). Используемые методы соответствовали рекомендациям ASAB/ABS, указанным в "Руководстве по обращению с животными в поведенческих исследованиях и обучении" (Висhanan et al., 2012). Исследования были одобрены Локальным комитетом по этике при Федеральном государственном бюджетном образовательном учреждении высшего образования "Пензенский государственный университет" (последний протокол № 7 от 23.03.2023).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что исследование проводилось в отсутствие каких-либо коммерческих или финансовых отношений, которые могли бы быть истолкованы как потенциальный конфликт интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гашев С.Н., 1999. Фотоколориметрирование шкурок млекопитающих с помощью цветного сканера к IBM PC // Материалы междунар. совещ. "Териофауна России и сопредельных территорий" (VI съезд Териол. об-ва). М.: Наука. С. 57.
- *Промов И.М.*, *Бибиков Д.И.*, *Калабухов Н.И.*, *Мейер М.Н.*, 1965. Наземные беличьи (Marmotinae). Фауны СССР. Млекопитающие. М.–Л.: Наука. Т. 3. Вып. 2. 467 с.
- *Громов И.М., Ербаева М.А.*, 1995. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий (зайцеобразные, грызуны). СПб.: Наука. 641 с.

- Денисов В.П., 1961. Отношения малого и крапчатого сусликов на стыке их ареалов // Зоологический журнал. Т. 40. Вып. 7. С. 1079—1085.
- Денисов В.П., 1963. Распространение малого суслика в Саратовской области и взаимоотношения этого вида с крапчатым и рыжеватым сусликами в местах смыкания их ареалов. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саратов: Саратовский государственный университет. 23 с.
- Ермаков О.А., 1996. Большой и малый суслики в Поволжье: их распространение и взаимоотношения. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: Московский государственный университет. 24 с.
- Ермаков О.А., Сурин В.Л., Титов С.В., Тагиев А.Ф., Лукьяненко А.В., Формозов Н.А., 2002. Изучение гибридизации четырех видов сусликов (*Spermophilus*: Rodentia, Sciuridae) молекулярно-генетическими методами // Генетика. Т. 38. № 7. С. 950—964.
- Ермаков О.А., Сурин В.Л., Титов С.В., Зборовский С.С., Формозов Н.А., 2006. Поиск видоспецифических маркеров в Y-хромосоме и их использование при изучении гибридизации сусликов (Spermophilus: Rodentia, Sciuridae) // Генетика. Т. 42. № 4. С. 429—438.
- Ермаков О.А., Титов С.В., Сурин В.Л., Формозов Н.А., 2007. Новые сведения о гибридизации сусликов (*Spermophilus*): находки в Казахстане // VIII съезд Териологического общества. М.: ТНИ КМК. С. 146.
- *Капитонов В.И.*, 1966. Распространение сурков в Центральном Казахстане и перспективы их промысла // Труды Ин-та зоол. АН КазССР. Вып. 26. С. 94—134.
- Кузьмин А.А., 2009. Зона гибридизации большого (Spermophilus major Pall., 1778) и крапчатого (S. suslicus Güld., 1770) сусликов: экологические, поведенческие и генетические особенности. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва: Московский государственный университет. 24 с.
- Никольский А.А., 1979. Видовая специфика предупреждающего об опасности сигнала сусликов (*Citellus*, Sciuridae) Евразии // Зоологический журнал. Т. 58. Вып. 8. С. 1183—1193.
- Никольский А.А., 1984. Звуковые сигналы млекопитающих в эволюционном процессе. М.: Наука. 199 с.
- *Никольский А.А.*, 1992. Экологическая биоакустика млекопитающих. М.: Наука. 120 с.
- Никольский А.А., Янина И.Ю., Рутовская М.В., Формозов Н.А., 1983. Изменчивость звукового сигнала степного и серого сурков в зоне вторичного контакта // Зоологический журнал. Т. 62. Вып. 8. С. 1258—1266.
- Никольский А.А., Денисов В.П., Стойко Т.Г., Формозов Н.А., 1984. Звуковой сигнал гибридов первого поколения между малым и крапчатым сусликами (*Citellus suslicus* × *Citellus pygmaeus*, Sciuridae, Rodentia) // Зоологический журнал. Т. 63. № 5. С. 1216—1225.
- Овсяников Н.Г., 1986. Биографический метод в изучении популяции млекопитающих // Методы исследования в экологии и этологии. Пущино: НЦ биол. иссл. АН СССР. С. 157—168.

- *Огнев С.И.*, 1947. Звери СССР и прилежащих стран. Грызуны. М.—Л.: АН СССР. Т. 5. 809 с.
- *Орлов О.Ю.*, 1972. Об эволюции цветового зрения у позвоночных // Проблемы эволюции. Т. 2. Новосибирск. С. 145—178.
- Панов Е.Н., 1983. Поведение животных и этологическая структура популяции. М.: Наука. 423 с.
- Панов Е.Н., 1986. Перспективы изучения гибридных популяций у птиц // Методы исследования в экологии и этологии. Пущино: НЦ биол. иссл. АН СССР. С. 224—242.
- Панов Е.Н., 1989. Гибридизация и этологическая изоляция у птиц. М.: Наука. С. 38—59.
- Стойко Т.Г., 1985. Экспериментальная гибридизация малого и крапчатого сусликов в природных условиях. Автор. дис. ...канд. биол. наук. М.: ИПЭЭ РАН им. А.Н. Северцова. 17 с.
- Титов С.В., 1999. Взаимоотоношения крапчатого и большого сусликов в недавно возникшей зоне симпатрии. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: Московский государственный университет. 24 с.
- Титов С.В., 2003. Особенности репродуктивного поведения крапчатого суслика (*Spermophilus suslicus*, Rodentia, Sciuridae) в Поволжье // Зоологический журнал. Т. 82. № 11. С. 1381—1392.
- *Титов С.В.*, 2004. Репродуктивное поведение большого суслика, *Spermophilus major* (Rodentia, Sciuridae) // Зоологический журнал. Т. 83. № 9. С. 1148—1159.
- *Титов С.В.*, 2009. Популяционные и генетические механизмы межвидовой гибридизации млекопитающих (на примере рода *Spermophilus*). Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: Московский государственный университет. 48 с.
- Титов С.В., Ермаков О.А., Сурин В.Л., Формозов Н.А., Касаткин М.В. и др., 2005. Молекулярно-генетическая и биоакустическая диагностика больших (Spermophilus major Pallas, 1778) и желтых (S. fulvus Lichtenstein, 1823) сусликов из совместного поселения // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отд. Биол. Т. 110. Вып. 4. С. 72—77.
- Титов С.В., Ермаков О.А., Шмыров А.А., Кузьмин А.А., Сурин В.Л., Формозов Н.А., 2006. Популяционные особенности межвидовой гибридизации сусликов (Spermophilus: Rodentia, Sciuridae) // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биол. Т. 111. Вып. 5. С. 36—41.
- Титов С.В., Кузьмин А.А., Наумов Р.В., Ермаков О.А., Закс С.С., Чернышова О.В., 2015. Динамика ареалов и современное состояние поселений наземных беличьих в правобережных районах Поволжья (монография). Пенза: ПГУ. 124 с.
- Титов С.В., Кузьмин А.А., Закс С.С., Чернышова О.В., 2018. Апробация нового маркера ядерной ДНК для исследований гибридизации крапчатого (Spermophilus suslicus Güld.) и большого (S. major Pall.) сусликов // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. № 4 (24). С. 72—79. https://doi.org/10.21685/2307-9150-2018-4-8

- Титов С.В., Кузьмин А.А., Симаков М.Д., Картавов Н.А., 2020. Новые данные о гибридизации крапчатого (Spermophilus suslicus Güld.) и большого (Spermophilus major Pall.) сусликов в широкой зоне симпатрии // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. № 1 (29). С. 23—35.
- Титов С.В., Чернышова О.В., Симаков М.Д., Кузьмин А.А., 2022. Методика уточненной типизации мтДНК для исследований гибридизации большого (Spermophilus major Pall.) и желтого (S. fulvus Licht.) сусликов // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. № 3. С. 65—73.
 - doi:10.21685/2307-9150-2022-3-6
- Формозов Н.А., Никольский А.А., 1986. Звуковой сигнал гибрида большого и малого сусликов (*Citellus major* × *C. pygmaeus*) // Вестник Моск. ун-та. Сер. 16. Биология. № 4. С. 3–8.
- Шилова С.А., Савинецкая Л.Е., Касаткин М.В., 2002. Смешанные поселения рыжеватого и желтого сусликов в зоне совместного обитания // Поволжский экологический журнал. № 1. С. 82—84.
- Шмыров А.А., Кузьмин Ан.А., Кузьмин Ал.А., Титов С.В., 2011. Успех размножения и направление скрещивания особей в гибридной популяции большого (*Spermophilus major*) и желтого (*S. fulvus*) сусликов // Известия РАН. Серия биологическая. № 5. С. 518—523.
- Alexander R.D., 1974. Evolution and social behavior // Ann. Rev. Ecol. Syst. № 5. P. 325–383.
- *Brown W.L., Wilson E.O.*, 1956. Character displacement // Systematic Zoology. V. 5. P. 49–65.
- Buchanan K., Burt de Perera T., Carere C., Carter T., Hailey A. et al., 2012. Guidelines for the treatment of animals in behavioural research and teaching // Anim. Behav. V. 83. P. 301–309.
- Chantrey D.F., Workman L., 1984. Song and plumage effects on aggressive display by the European robin Erithacus rubecula // IBIS. V. 126. P. 366—371.
- Crook J.H., 1970. Social organization and environment: aspects of cotemporary social ethology // Anim. Behav. V. 18. P. 197–209.
- Dayan T., Simberloff D., 2005. Ecological and community-wide character displacement: the next generation // Ecology Letters. V. 8. P. 875–894.
- Gerhardt H.C., 1994. Reproductive character displacement of female mate choice in the grey tree frog, Hyla chrysoscelis // Anim. Behav. V. 47. P. 959–969.
- Germain R.M., Williams J.L., Schluter D., Angert A.L., 2018. Moving character displacement beyond characters using contemporary coexistence theory // Trends in Ecology & Evolution. V. 33. № 2. https://doi.org/10.1016/j.tree.2017.11.002
- Grant P.R., 1972. Convergent and divergent character displacement // Biological Journal of the Linnaean Society. V. 4. P. 39–68.

- *Harrison R. G.*, 1990. Hybrid zones: windows on the evolutionary process // Ox. surv. Ev. Biol. № 7. P. 69–128.
- *Hewitt G.M.*, 1988. Hybrid zones natural laboratories for evolutionary studies // Trends Ecol. Ev. № 3. P. 158–167.
- Hewitt G.M., 2001. Speciation, hybrid zones and phylogeography or seeing genes in space and time // Mol. Ecol. № 10. P. 537—549.
- Jacobs G.H., 2009. Evolution of colour vision in mammals // Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci. V. 364(1531). P. 2957–2967. https://doi.org/10.1098/rstb.2009.0039
- *Jacobs G. H., Neitz J., Crognale M.*, 1985. Spectral sensitivity of ground squirrel cones measured with ERG flicker photometry // J. Comp. Physiol. A. 156, 503–509. https://doi.org/10.1007/BF00613974
- Jørgensen S.E., Bastianoni S., Müller F., Patten B.C., Fath B.D. et al., 2007. Ecosystem principles have broad explanatory power in ecology // A New Ecology. Systems Perspective. P. 167–198.
- *Lack D.*, 1940. Evolution of the Galapagos finches // Nature. V. 146. № 3697. P. 324—327.
- *Meyer A.*, 1993. Phylogenetic relationships and the evolutionary processes in East African cichlid fishes // Trends in Ecology and Evolution. V. 8. P. 279–284.
- Nielsen S.N., Fath B.D., Bastianoni S., Marques J.C., Müller F. et al., 2020. Ecosystem Principles Have Broad Explanatory

- Power in Ecology // A New Ecology (Second Edition). Systems Perspective. P. 159–181.
- Pfennig K.S., Pfennig D.W., 2009. Character displacement: ecological and reproductive responses to a common evolutionary problem // The quarterly review of biology. V. 84. № 3. P. 253–276.
- Sambrook J., Fritsch E.F., Maniatis T., 1989. Molecular cloning: A laboratory Manual. N.Y.: Cold Spring Harbor Laboratory Press, Cold Spring Harbor. P. 58–64.
- Titov S.V., Kuzmin A.A., Chernyshova O.V., Kartavov N.A., Simakov M.D., 2023. Spatio-Temporal and Genetic Features for a Hybrid Zone Structure Arisen over a Broad Sympatric Zone of Russet (Spermophilus major Pallas, 1778) and Speckled (Spermophilus suslicus Güldenstaedt, 1770) Ground Squirrels // Biology Bulletin. V. 50. № 3. P. 400–415. https://doi.org/10.1134/S106235902260324X
- Titov S.V., Kuzmin A.A., Chernyshova O.V., Kartavov N.A., Simakov M.D., 2023a. Long-Term Dynamics of Spatial and Genetic Structure of a Narrow Hybrid Zone between Russet (Spermophilus major Pallas, 1778) and Yellow (Spermophilus fulvus Lichtenstein, 1823) Ground Squirrels // Biology Bulletin. V. 50. № 16. P. 184–201.

https://doi.org/10.1134/S1062359023606353

INHERITANCE OF SIGNS OF PARENT SPECIES BY HYBRIDS OF RUSSET, YELLOW AND SPECKLED GROUND SQUIRRELS (SPERMOPHILUS, SCIURIDAE, RODENTIA)

S. V. Titov^{1,*}, O. V. Chernyshova¹, M. D. Simakov¹, N. A. Kartavov¹, A. A. Kuzmin²

¹Penza State University, Penza, 440026 Russia ²Penza State Technological University, Penza, 440039 Russia

*e-mail: svtitov@yandex.ru

The inheritance of size, color and bioacoustic characteristics of Russet (Spermophilus major), Yellow (S. fulvus) and Speckled (S. suslicus) ground squirrels in hybrids differing in their genetic status were studied. In a hybrid population of Russet and Yellow ground squirrels, 10 individuals of S. major, 10 individuals of S. fulvus and 40 hybrids of S. major × S. fulvus were analyzed; in a hybrid population of Russet and Speckled ground squirrels, 11 individuals of S. major, 11 individuals of S. suslicus and 24 hybrids of S. major × S. suslicus were analyzed. Hybrid individuals different in genetic status have been shown to demonstrate differentiation in the vector space of the variability range of the parental species. At the same time, both a shift in some categories of hybrids towards one of the hybridizing species and a significant deviation are noted. The results obtained indicate an increase in the level of variability in size, color and bioacoustic characters in hybrid populations, associated with the erosion of the divergent hiatus of specific features of the parental forms due to the formation of a differentiated hybrid population. As hybrid individuals with different combinations of parental traits accumulate in the population, the situation arises when a sufficient number of hybrids with an overall combination of parental traits (*Hcomb*) appear in the hybridogenic population. In the hybrid population of the Russet and Yellow ground squirrels, the proportion of such hybrids, according to our data, is 22.5% (n = 40), and in the hybrid population of the Russet and Speckled ground squirrels it is 12.5% (n = 24). This category of hybrid individuals can be considered as possible material for further microevolutionary events and the process of speciation.

Keywords: rodents, interspecific hybrids, size, fur coloration, bioacoustics

— МЕТОДИКА ЗООЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ —

УДК 59.002+597/599+591.55+591.552+591.556+59.009

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ СЪЕМКИ С БЕСПИЛОТНЫХ ЛЕТАТЕЛЬНЫХ АППАРАТОВ В ИССЛЕДОВАНИЯХ ПОВЕДЕНИЯ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

© 2024 г. Е. А. Березина^{а,*}, А. Н. Гилёв^{а,**}, К. А. Каренина^а

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

*e-mail: herionnee@gmail.com

**e-mail: a.gilev@spbu.ru
Поступила в редакцию 08.09.2023 г.
После доработки 28.04.2024 г.
Принята к публикации 03.05.2024 г.

С момента появления и широкого распространения беспилотных летательных аппаратов (БПЛА) они все чаще применяются для учетов численности, оценки распространения и наблюдения за поведением наземных и водных животных. Этот метод активно используется в исследованиях млекопитающих. Разнообразие и относительная доступность беспилотников позволяют использовать их для достижения разнообразных исследовательских задач. Применение БПЛА имеет как свои преимущества, так и недостатки, обсуждению которых посвящен этот обзор. В работе обсуждаются преимущества использования БПЛА по сравнению с другими методами — это новые возможности для исследований и достоинства современных инструментов анализа, таких как автоматизация и использование искусственного интеллекта в анализе. Рассмотрены технические ограничения БПЛА и негативное воздействие этого метода на млекопитающих. Подчеркнута необходимость минимизации беспокойства животных при проведении исследований. Отдельно в работе обобщен опыт применения БПЛА в исследованиях териофауны России.

Ключевые слова: дроны, мониторинг, наблюдение, аэросъемка

DOI: 10.31857/S0044513424040117, EDN: UXFRZM

Современные биологические исследования всё чаще включают использование различных типов беспилотных аппаратов (летающих, перемещающихся по различным поверхностям, под водой). Беспилотные летательные аппараты (БПЛА, лроны, беспилотники) получили наиболее широкое распространение в исследованиях животных и используются для решения самых разнообразных задач. За последние десятилетия БПЛА, применению которых посвящен данный обзор, изменили и в некоторой степени революционизировали подход к наблюдениям за животными благодаря предоставлению платформы для неинвазивного изучения отдельных аспектов биологии видов, в том числе оценки численности, распространения и поведения животных в естественной среде обитания (Schad, Fischer, 2022). Область применения БПЛА постепенно расширяется за счет постоянного совершенствования как несущих платформ, так и навесного оборудования: от фото- и видеокамер разного спектра до приборов спутниковой навигации и позиционирования (López, Mulero-Pázmány, 2019). Перспективным является использование БПЛА для изучения поведения животных в естественной среде обитания, в первую очередь благодаря тому, что это позволяет исследователям наблюдать за ранее скрытыми типами поведения, изменять перспективу точки наблюдения, например, на взгляд "сверху". Беспилотники могут быть использованы на труднодоступной местности, в сложных погодных условиях и пр. с минимальным риском для исследователей, при этом, как правило, снижаются трудозатраты и стоимость сбора материала.

Широкому распространению БПЛА способствовали низкая стоимость в сочетании с высоким качеством получаемого материала. Беспилотник может сохранять достаточную высоту, чтобы проводить наблюдения одновременно за несколькими животными в группе без снижения качества изображения из-за помех, например облачности (Linchant et al., 2015; Xiang, Tian, 2011).

БПЛА не заменяют другие способы наблюдения за животными, так как имеют недостатки: ограниченное время работы (Pollock et al., 2022), зависимость от погодных условий и создаваемый шум, который влияет на животных и их поведение (Christie et al., 2016). Важно, что беспилотники можно применять лишь на открытой или полуоткрытой

местности. В настоящий момент гражданские тепловизоры на БПЛА, например, не могут заменить наземные наблюдения при изучении лесных видов. Частично это возможно в зимнее время в листопадных лесах, но при низких температурах в результате быстрой разрядки батареи продолжительность работы ограничена.

На данный момент большинство исследователей используют БПЛА для учета численности и оценки распространения животных (Corcoran et al... 2021; Schofield et al., 2019); при мониторинге популяций редких видов; как средство профилактики и предотвращения браконьерства (Jewell et al., 2020; López, Mulero-Pázmány, 2019; Mulero-Pázmány et al., 2014). Наблюдения с помощью квадрокоптеров активно используются и для мониторинга сельскохозяйственных животных, например таких как домашний бык (Bos taurus L. 1758) (Mufford et al., 2019; Nyamuryekung'e et al., 2016; Mulero-Pázmány et al., 2015) и домашняя овца (Ovis aries L. 1758) (Al-Thani et al., 2020). Эти аппараты оказались особенно эффективны при изучении пространственной динамики перемещения отдельных особей в группах (Maeda et al., 2021; Mufford et al., 2019) и фиксации ранее незарегистрированных поведенческих проявлений (Pollock et al., 2022). Наибольшее распространение беспилотники получили при изучении млекопитающих, именно этой таксономической группе посвящено большинство научных исследований, в которых приближение к животным проводили с помощью БПЛА (Mo, Bonatakis, 2022). В последнее время все чаще беспилотники используют в исследованиях поведения (например, Беликов и др., 2018).

В задачи данного обзора входило описание разнообразия типов беспилотных летательных аппаратов и вариантов их использования в современных зоологических исследованиях млекопитающих, анализ преимуществ и недостатков этого метода. Особое внимание уделено негативному влиянию БПЛА при проведении научной работы на млекопитающих и способам его минимизации. Отдельная глава посвящена опыту применения беспилотников для проведения исследований млекопитающих в России. Обзор направлен не на всеобъемлющее раскрытие каждой из рассматриваемых тем, здесь в сжатом виде приведены обобщения результатов предыдущих работ, касающихся исследования разных аспектов биологии млекопитающих с помощью БПЛА.

ТИПЫ БПЛА, ИСПОЛЬЗУЕМЫЕ В ИССЛЕДОВАНИЯХ МЛЕКОПИТАЮШИХ

Под понятием "беспилотные летательные аппараты" — БПЛА — подразумевается весь спектр автономных летательных аппаратов: от небольших гражданских до стратегических с массой,

превышающей 600 кг. В научных изысканиях наиболее часто используются именно малые недорогие аппараты, доступные для гражданского населения (рис. 1). Размах крыльев-винтов таких аппаратов в среднем не превышает двух метров, управляет аппаратом один оператор (Lee, 2004). Небольшие аппараты привлекают меньше внимания животных и, соответственно, причиняют меньше беспокойства (Lee, 2004).

Наиболее часто используемые в исследованиях животных БПЛА можно разделить на две категории: мультироторные летательные аппараты с винтами (коптеры) и аппараты с неподвижным крылом (самолетного типа). Мультироторные летательные аппараты способны производить вертикальный подъем и посадку, что облегчает их использование на участках с неровным рельефом (Hardin, Jensen, 2011; Niethammer et al., 2012). Они

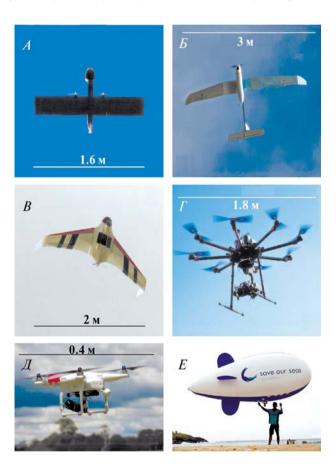


Рис. 1. Модели БПЛА, используемых для исследования животных: A-c фиксированным крылом Avian-P, B-c неподвижным крылом Skylark II, B-c фиксированным крылом и толкающим винтом Topodrone-100, $\Gamma-$ многороторного (октокоптер) типа Kraken-130, $\mathcal{A}-$ многороторного (квадрокоптер) типа Phantom, E- типа дирижабль Нарру Win HWEA5202. Иллюстрации находятся под открытой лицензией на повторное использование: $A-\Gamma-$ по: McEvoy et al., 2016; E- по: Adams et al., 2020.

способны зависать в воздухе над объектом и могут быть использованы при съемке поведения малоподвижных животных или в случае необходимости при поиске животных в "сложном" ландшафте, затрудняющем визуальное распознавание объекта исследователем. Например, октокоптер (БПЛА с восьмью роторами) был использован при разработке системы поиска детенышей косули (Capreolus capreolus L. 1758) на полях перед покосом — остановка в полете позволяла оператору рассмотреть поле и найти детеныша, скрывающегося в высокой траве (Israel, 2011). Однако в ситуациях, когда необходимо предварительно затратить время на поиск животных, например скрытных, обитающих в сложных ландшафтах (например, в лесах) или имеющих сильно разреженную структуру популяции, проявляется один из недостатков роторных аппаратов – ограниченное время работы коптера, в основном 12-40 мин (Colefax et al., 2018), что обусловлено небольшой емкостью аккумулятора (Serin, Chur, 2022). Кроме того, работа коптеров зависит от метеорологических условий — мультироторный БПЛА не рекомендуется использовать в ветреную погоду и при осадках (дождь, снег) (Grenzdörffer, 2013). Таким образом, мультироторные аппараты применимы для наблюдения за животными в заранее известных местах скоплений или местах пребывания единичных особей, а также для полетов на небольшие расстояния, но не подходят для выполнения некоторых поисковых задач.

БПЛА самолетного типа, в свою очередь, способны летать на большие расстояния (время полета до нескольких часов). Они обладают большей скоростью полета, что особенно полезно для учетов животных, так как позволяет получить картину расположения особей на определенной территории за короткий промежуток времени и без необходимости подзарядок (Mulero-Pázmány et al., 2014). Минусами таких БПЛА являются низкая маневренность и отсутствие возможности зависания над объектом. Кроме того, для запуска и посадки некоторых БПЛА необходимы специальные устройства или площадки. Например, летательный аппарат, использованный в мониторинге популяции слонов, был оборудован высокочастотным передатчиком с областью действия до 180 км для поиска аппарата в случае аварийного отключения GPS-систем, а для посадки ему была необходима ровная площадка без растительности размером не менее 150×30 м (Vermeulen et al., 2013). Соответственно, подобные устройства наиболее эффективны при поисковых задачах и для мониторинга и учета численности крупных популяций животных.

Большинство БПЛА для движения приводных электромоторов используют электричество аккумуляторов (Linchant et al., 2015). Преимуществом

такого источника энергии является более низкий уровень шума. В других аппаратах используются двигатели внутреннего сгорания (как для привода тяговых винтов, так и для работы электрогенераторов) — это обеспечивает большую длительность полетов, например до 20 ч (Koski et al., 2009), но и создает более высокий уровень шума и угрозу возгорания подобных аппаратов (Lee, 2004).

Управление БПЛА чаще осуществляется в режиме реального времени оператором с земли по радиоканалу. Визуальный контроль полета осуществляется либо путем непосредственного наблюдения за аппаратом, который находится в поле зрения оператора, либо, что встречается гораздо чаще, удаленно с помощью камеры, встроенной в корпус БПЛА, и с учетом данных полетной телеметрии, передающихся на пульт оператора (Colefax et al., 2019; Kelaher et al., 2020). Для некоторых аппаратов можно запрограммировать траекторию его перемещения, основываясь на заранее введенных GPS-точках (часто такой маршрут оператор может изменять в режиме реального времени).

В качестве используемого подвесного или встроенного оборудования БПЛА, задействованного в исследованиях животных, чаще всего выступают фото/видео камеры видимого диапазона и тепловизоры (Linchant et al., 2015; Костин, 2019). Камеры видимого диапазона даже на небольших БПЛА для гражданского использования могут иметь высокое качество изображения. Встроенные камеры обладают возможностью потоковой передачи видеосигнала на пульт управления или на смартфон оператора, связанный с беспилотником. Это позволяет не только контролировать полет, но и снимать видео, делать фотоснимки в ходе полета. При видеосъемке качество изображения ниже, чем при фотосъемке (Mulero-Pázmány et al., 2014). Выбор видеокамеры является компромиссом между стоимостью, весом камеры и минимальным необходимым для исследования пространственным разрешением. Для работы в темноте используются БПЛА, оснащенные тепловизионными камерами (Israel, 2011; Mulero-Pázmány et al., 2014). Подобная аппаратура применима, когда температура подстилающей поверхности сильно отличается от температуры тела исследуемых животных, что позволяет отличить их от фона. Однако для тепловизионных камер существует ограничение, связанное с разрешающей способностью сенсоров. Например, при высоте полета в 150 м с использованием камеры с разрешением матрицы 640×480 пикселей удалось идентифицировать такие крупные виды, как благородный олень (*Cervus elaphus* L. 1758) и кабан (*Sus* scrofa L. 1758), причем на успешность определения влияла не только длина тела, но и его форма, так как кабанов удавалось идентифицировать благодаря почти незаметной при низком разрешении

изображения голове и широком теле. В свою очередь, идентификация косуль на такой высоте была затруднена из-за небольших размеров тела — их можно было спутать с другими, более мелкими животными или человеком (Witczuk et al., 2017). Другим ограничением является сложность в определении вида особей примерно одинаковых размеров, например западного серого кенгуру (Macropus fuliginosus Desmarest 1817), гигантского кенгуру (Macropus giganteus Shaw 1790) и большого рыжего кенгуру (Osphranter rufus (Desmarest 1822)), которых не удавалось отличать друг от друга по изображениям с тепловизионной камеры при учетах численности в штате Виктория, Австралия (Lethbridge et al., 2019).

В исследованиях на млекопитающих могут использоваться и более нестандартные варианты подвесного оборудования БПЛА. Например, при изучении китообразных (Cetacea) используют подвешенные к коптерам гидрофоны для записи акустических сигналов животных (Frouin-Mouy et al., 2020) и устройства для захвата фонтанов, образуемых выдохами китов, для определения состава их микробиоты (Pirotta et al., 2017). Дрон с мультиспектральной камерой использовался для разработки методов обнаружения белых медведей на различном типе фона (Chabot et al., 2019).

Таким образом, существующие модели БПЛА с учетом возможности их модифицирования позволяют выполнять разнообразные исследовательские задачи в достаточно широком диапазоне окружающих условий. Основными типами беспилотников, используемых в исследованиях млекопитающих являются мультироторные аппараты и аппараты с неподвижным крылом, каждый из которых имеет свои преимущества и недостатки. Выбор БПЛА для каждого конкретного исследования следует проводить с учетом особенностей объектов исследования (подробнее см. раздел "Влияние БПЛА на млекопитающих") и параметров данных, которые необходимо получить.

ПРЕИМУЩЕСТВА БПЛА ДЛЯ ИССЛЕДОВАНИЯ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Анализ 169 исследовательских работ (не обзоров), в которых приближение к диким животным проводили с помощью БПЛА, за период с 2000 по 2020 г. показал, что 95 работ были посвящены изучению млекопитающих, 64 работы были посвящены птицам, 15 работ — рептилиям и 15 — пластинчатожаберным рыбам (Мо, Bonatakis, 2022). Широкое использование этого сравнительно "молодого" метода в исследованиях именно млекопитающих, очевидно, связано с его определенными преимуществами по сравнению с другими методами и подходами.

Преимущества БПЛА по сравнению с другими методами

Для многих видов исследований млекопитающих аэросъемка является либо единственно возможным, либо оптимальным методом сбора материала. Например, вид сверху на большое число особей часто необходим при проведении учетов численности, изучении пространственной структуры крупных агрегаций, наблюдении за быстро перемещающимися группами животных. Ранее значительным ограничением для проведения таких исследований, например, с самолета, вертолета или аэростата была их дороговизна (Wang et al., 2019). Одним из важнейших преимуществ использования малых БПЛА является их относительно низкая стоимость и, соответственно, доступность, особенно в сравнении с использованием пилотируемых летательных аппаратов. Разнообразие видов дронов позволяет подобрать аппарат (выбрать необходимую техническую конфигурацию) под многие исследовательские нужды и разнообразный бюджет (Anderson, Gaston, 2013; Wang et al., 2019). Относительная простота устройства БПЛА позволяет некоторым исследователям собирать и комплектовать их самостоятельно, что также снижает затраты и увеличивает оперативность ремонта (Mesquita et al., 2021). Кроме того, для управления пилотируемым аппаратом необходимо привлечение к работе дополнительных специалистов, в то время как управление БПЛА (особенно роторных) требует минимум специальных навыков, которые исследователь может получить самостоятельно.

Важным преимуществом БПЛА перед пилотируемыми летательными аппаратами является возможность летать на небольшой высоте, на которой встроенные камеры позволяют получать изображения высокого качества (по сравнению с изображениями, полученными со спутника) (Linchant et al., 2015; Xiang, Tian, 2011). Высокое качество получаемого изображения (разрешением на местности до 4К) вместе с возможностью записывать видеофайлы с высокой частотой кадров (до 30 кадров/с) позволяют исследователям определять пол и возраст животных (Mufford et al., 2019; Rathore et al., 2023), индивидуально идентифицировать особей (Pollock et al., 2022), разделять разные типы активности, в том числе регистрировать условия внешней среды, окружающую животных обстановку, например присутствие конспецификов (Goldbogen et al., 2017; Torres et al., 2018). БПЛА можно оборудовать сенсорами, которые дополняют получаемые изображения, например, фотографиями, полученными в инфракрасном диапазоне (López, Mulero-Pázmány, 2019).

Беспилотники обладают преимуществами при съемках крупных агрегаций или удаленных групп в сравнении с наблюдениями с земли, из лодок или

из пилотируемых аппаратов — обеспечивают более высокую точность при подсчете особей, их категоризации и идентификации (Hodgson et al., 2016, 2018). Например, при сравнении результатов подсчетов калифорнийских морских львов (*Zalophus californianus* (Lesson 1828)) с лодки и с БПЛА при использовании беспилотника удалось обнаружить большее количество животных и с большей точностью категоризировать их по возрасту и полу (Adame et al., 2017). Подсчеты щенков капских морских котиков (*Arctocephalus pusillus doriferus* Wood Jones 1925) с БПЛА позволили учесть на 20—32% больше особей, чем при подсчете с земли (McIntosh et al., 2018).

Немаловажным преимуществом БПЛА по сравнению с пилотируемыми летательными аппаратами являются небольшие размеры и низкий уровень производимого шума. Это позволяет минимизировать влияние беспилотников на животных и их поведение, если исследователи соблюдают определенные правила съемки животных, например поддерживают достаточную высоту, учитывают направление ветра и распространение шума (Christie et al., 2016; Ditmer et al., 2015). Некоторые животные быстро привыкают к звуку дронов, проводяших съемку. Целенаправленное исследование скорости привыкания барибалов (Ursus americanus Pallas 1780), содержащихся в неволе, к пролетам БПЛА продемонстрировало привыкание медведей к подобному новому стимулу в течение относительно короткого промежутка времени (три-четыре недели). При этом животные, содержащиеся в неволе, в целом более толерантны к любому человеческому вмешательству (Ditmer et al., 2019). Крупный рогатый скот демонстрировал привыкание к пролетам БПЛА в течение трех дней в ходе исследования, направленного на изучение пространственной структуры групп (Mufford et al., 2019). Привыкание к БПЛА млекопитающих в природе требует дальнейших исследований. Разные беспилотники производят шум разной интенсивности и в разных частотных диапазонах в зависимости от размера винтов, типа двигателя и других параметров. Подбор наиболее подходящего типа БПЛА с точки зрения его шумовых характеристик для исследования конкретных видов может быть перспективным направлением будущих работ в этой области.

Дополнительным преимуществом использования БПЛА в исследованиях млекопитающих является его относительная безопасность для исследователя. Крушение пилотируемых летательных аппаратов — одна из частых причин смерти полевых биологов в США (Sasse, 2003). Также очевидна большая безопасность использования БПЛА по сравнению с прямым наблюдением за животными, например белым медведям (*Ursus maritimus* Phipps 1774) (Jagielski et al., 2022). Кроме того, опасным может быть и само перемещение исследователя в

труднодоступных местах, где обитают некоторые виды (Christie et al., 2016; Linchant et al., 2015). Благодаря дистанционному управлению БПЛА, этих угроз удается избежать — некоторые беспилотники могут удаляться от оператора на расстояние до нескольких километров (Hughey et al., 2018).

Можно заключить, что БПЛА обладают рядом очевидных преимуществ по сравнению с другими более традиционными методами сбора материала. Относительная доступность беспилотников сочетается с возможностью получать изображения высокого качества. Точность и информативность получаемых с применением БПЛА данных часто превосходит таковые при использовании других традиционных методов учётов и наблюдений за млекопитающими. Важными преимуществами беспилотников по сравнению с пилотируемыми летательными аппаратами являются низкий уровень производимого шума и относительная безопасность для исследователя.

Новые возможности БПЛА

Использование БПЛА позволяет проводить детальные и разносторонние исследования млекопитающих, которые ранее не проводились. Например, параллельное использование двух коптеров - одного с подвешенным гидрофоном и второго, оборудованного стандартной камерой видимого спектра, - позволило получить уникальные данные о связи поведения с акустическими сигналами серых китов (Eschrichtius robustus Lilljeborg 1861) и о параметрах этих сигналов: источнике звука, его частотных и временных характеристиках (Frouin-Mouy et al., 2020). В эксперименте, направленном на изучение формирования альянсов у самцов индийских афалин (Tursions aduncus (Ehrenberg 1833)). съемка с БПЛА проводилась синхронно с подводным динамиком, с помощью которого исследователи воспроизводили индивидуальные сигналы (свисты) самцов и регистрировали реакции в группе, краткосрочные и видимые только сверху (King et al., 2021). Нетонущий мультироторный БПЛА (рис. 2A, 2B) также был использован для забора материала из фонтанов, образуемых выдохом горбатых китов (Megaptera novaeangliae Borowski 1781) на пути их миграции вблизи берегов Австралии (Pirotta et al., 2017). На основании собранного материала удалось с высокой точностью определить состав микробиоты китового выдоха, который отражает состояние здоровья животного, а параллельная фотосъемка обеспечила индивидуальную идентификацию каждой исследованной особи. Состояние китов также удалось отследить по снимкам с дрона. Используя 3D-модель тела кита и данные о размерных характеристиках вида, авторы вычислили предполагаемые объем и массу тела каждой снятой с воздуха особи (Christiansen et al., 2019).

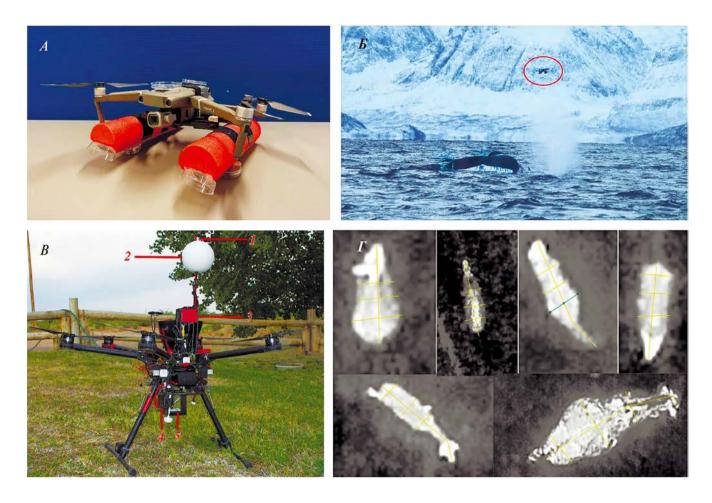


Рис. 2. БПЛА с дополнительными возможностями помимо штатной съемки. Исследование микрофлоры из выдоха горбатого кита: A — модифицированная модель дрона DJI Mavic Pro 2 с пенопластовыми поплавками и шестью закрепленными чашками Петри для (B) взятия пробы (дрон в полете обозначен красным кругом). B — модификация гексакоптера DJI Spreading Wings S900 для записи ультразвука рукокрылых с параллельной тепловой видеосъемкой: I — ультразвуковой микрофон ULTRAMIC250K, Z — шар из пенопласта для поглощения звука винтов, Z — тепловизионная камера, Z — рекордер для записи тепловизионных видео и Z — рекордер для записи звука от летучих мышей. Z — использование тепловизора для исследования наземных млекопитающих разных видов в темное время суток, где видовую принадлежность успешно определяли по пропорциям тела на снимках теплового следа. Слева направо, верхний ряд: заяц, благородный олень, куница, барсук; нижний ряд: косуля и корова. Иллюстрации находятся под открытой лицензией на повторное использование: Z — Costa et al., 2022; Z — Fu et al., 2018; Z — Larsen et al., 2023.

Особенностью роторных БПЛА является способность зависать над наблюдаемым объектом. Это позволяет регистрировать поведение животных с высокой точностью и детализацией. Например, в исследовании поведения диких собак-динго (Canis lupus dingo (Meyer 1793)) с помощью квадрокоптера были впервые зафиксированы особенности охоты динго на представителей семейства Кенгуровые (Macropodidae) и выполнено детальное описание взаимодействий матери и детеныша динго при совместной охоте (Pollock et al., 2022). Съемки с квадрокоптера дали возможность подробно исследовать паразитизм доминиканских чаек (Larus dominicanus Lichtenstein 1823) на южных гладких китах (Eubalaena australis (Desmoulins 1822))

и реакцию избегания такого паразитизма (Azizeh et al., 2021).

В последние годы беспилотники стали применяться для исследования млекопитающих, изучение определенных аспектов биологии которых ранее было затруднительным, например рукокрылых (Chiroptera). К примеру, был разработан аппарат с системой приспособлений, в том числе со сферическим микрофоном, которые физически изолируют шум БПЛА и записывают как ультразвуковой сигнал летучих мышей, так и их трехмерный тепловой след при полете (Fu et al., 2018; рис. 2*B*). Использование дрона с тепловизором также позволило детально исследовать распределение колониальных сероголовых летучих лисиц (*Pteropus*

poliocephalus Temminck 1825) во время отдыха на деревьях (McCarthy et al., 2021).

Таким образом, БПЛА предоставляют широкие возможности для решения нестандартных научных задач и позволяют исследовать малоизученные аспекты жизни млекопитающих в природе.

Автоматизация анализа материалов съемки с помощью БПЛА

В ходе всё более широкого внедрения съемки с БПЛА в научную работу происходит накопление зачастую огромных массивов материалов, которые требуют последующей обработки. Для того чтобы избежать значительных затрат на работу с такими материалами "вручную", активно разрабатываются разнообразные автоматизированные или частично автоматизированные аналитические инструменты. Наличие успешно применяемых готовых решений и постоянное появление новых наработок в области автоматизации анализа фото- и видеоматериала, полученного с помощью БПЛА, — большое преимущество применения беспилотников.

В качестве примера эффективного использования алгоритмов автоматизированной идентификации млекопитающих можно привести исследование бегемотов (*Hippopotamus amphibious* L. 1758) при съемке тепловизионной камерой, установленной на БПЛА. Количество особей в воде было подсчитано следующим образом: алгоритм сравнивал длину тела исследуемого животного на снимках в инфракрасном диапазоне с шаблонной длиной тела бегемота в пикселях, заданной исследователем. Программа определяла бегемотов на снимках со средней ошибкой в 2% в сравнении с определением вручную, что делает ее достойной альтернативой подсчетам человеком (Lhoest et al., 2015).

Более сложный метод, объектно-ориентированный анализ изображений (object-based image analysis), использует алгоритм сегментации спектрально схожих пикселей, в результате которой складывается мозаика близкорасположенных объектов, каждый из которых получает собственную классификашию. Такой подход показал более высокую эффективность в определении животных на снимке с БПЛА, чем предыдущие алгоритмы (Corcoran et al., 2021). На этот тип анализа опирается ПО Trimble (eCognition Developer 8.7), которое оказалось эффективным в идентификации и подсчете крупных млекопитающих на мультиспектральных (видимого и инфракрасного спектра) видео. Программа лучше справилась с определением более крупных бизонов и вапити (*Cervus canadensis* (Erxleben 1777)), в то время как волков (Canis lupus L. 1758) и ланей (Dama dama (L. 1758)) она определяла с меньшей эффективностью. Авторы объясняют это криптической окраской меха последних, меньшими размерами тела, а также тем, что при комбинированном анализе тепловизионной и обычной съемок температурные контуры нагретых камней и открытой почвы могли совпадать с контурами животных (Chrétien et al., 2015). Данная методика продемонстрировала эффективность также в распознавании белохвостых оленей (*Odocoileus virginianus* (Zimmermann 1780)) (Chrétien et al., 2016).

Другой алгоритм (detection of moving wild animals) основан на сравнении нескольких изображений, полученных летящим БПЛА, и был создан для регистрации перемещений диких животных. Сравнивая серию снимков, искусственный интеллект выделяет объекты, сменившие свое положение и переместившиеся в следующую позицию. Таким методом с точностью 77.3% был проведен учет пятнистых оленей (Cervus nippon Temminck 1838) в парке Нара в Японии, при этом алгоритм по точности даже превзошел человека, который обнаружил всего около 30% особей (Oishi et al., 2018). Однако авторы данного исследования отмечают, что данный алгоритм применим только на открытой местности или на территории, покрытой редколесьем, так как, например, передвижение верхушек деревьев из-за ветра также может считываться алгоритмом как перемещения животных.

Алгоритмы сверхточной нейронной сети (сопvolutional neural network), в отличие от описанных ранее более простых алгоритмов, используют спектральные характеристики пикселя и его близость с другими пикселями, объединяют эту информацию в матрицу, которая используется для выделения определенных "характеристик" объекта, и затем определяют схожесть объектов на снимке на основании близости этих характеристик (Corcoran et al., 2021). Сверхточная нейронная сеть, работая со снимками крупных и средних млекопитающих, сделанными с БПЛА в заповеднике в Намибии, оказалась способна определять видовую принадлежность животных более чем 20 видов. Выдавая результат по 72 снимкам в секунду, алгоритмы оказались эффективны для мониторинга в режиме реального времени. При этом сверхточная нейросеть гораздо меньше зависит от особенностей фона, на котором сняты животные (Kellenberger et al., 2017). Использование алгоритмов активного обучения (active learning, AL), сильно повысило эффективность этого программного обеспечения в поиске крупных копытных за счет снижения трудозатрат на обучение нейросети. Для обучения алгоритма человеку потребовалось просмотреть всего 0.5% снимков, а эффективность нейросети в определении животных достигла почти 80% (Kellenberger et al., 2019).

Автоматизированные методы анализа изображений с БПЛА не ограничены целью собственно обнаружить животных. На сегодняшний день разработаны как отдельные автоматизированные программы, так и комплексное программное

обеспечение (ПО), которые осуществляют трудоемкую работу по сортировке идентификации и отслеживанию траектории движения отдельных особей, по классификации социальных контактов, измерению и отслеживанию дистанции между отдельными особями (рис. 3) и др. Автоматическое построение ортомозаик по сериям снимков с БПЛА позволило проанализировать взаимное расположение особей и описать социальную структуру в стадах крупного рогатого скота (Mufford et al., 2019), одичавших лошадей (Maeda et al., 2021).

В ПО Ethoflow задействованы алгоритмы видовой идентификации, отслеживания передвижения особей и их поведенческих актов на видеозаписях, выполненных сверху. Данное ПО имеет большие перспективы для использования с БПЛА. К примеру, с помощью Ethoflow по видеозаписям можно определить тесные контакты между особями (Bernardes et al., 2021). ПО DeepPoseKit, использующее алгоритмы глубокого обучения, оказалось эффективным в распознавании положения тел особей в разных условиях, в том числе в группах и при взаимодействиях особей между собой. Данное ПО было протестировано на видеозаписях поведения зебр Греви (Equus grevyi Oustalet 1882), на которых оно эффективно определяло положение тела особи с очень высокой скоростью (Graving et al., 2019). Положение зебр Греви при перемещениях в стаде также было проанализировано с использованием алгоритмов компьютерного зрения, которые по видеозаписям с квадрокоптера были способны по ключевым точкам строить 3D-модель окружающего пространства и анализировать перемещение особей внутри этого пространства. При этом использованное ПО не только создавало треки особей, но и было способно по ключевым точкам на теле отслеживать его направление и отдельные движения. Данное ПО было также эффективно в отслеживании перемещений наземных приматов гелада (Theropithecus gelada (Rüppell 1835)) (Koger et al., 2023).

Таким образом, на сегодняшний день существует множество успешных разработок в области автоматизации различных элементов анализа фото- и видеоматериала, полученного с помощью БПЛА. Исследователям, проводящим съёмку с БПЛА, предоставляются широкие возможности для работы с большими объемами данных ценой сравнительно небольших трудовых и временных затрат.

НЕДОСТАТКИ БПЛА ДЛЯ ИССЛЕДОВАНИЯ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Технические ограничения

БПЛА обладают рядом технических ограничений, которые могут негативно влиять на их применимость в научных исследованиях (Anderson, Gaston, 2013). Один из значительных недостат-

ков - сравнительно небольшая емкость аккумулятора, и, соответственно, ограниченное время работы беспилотника. Например, в исследовании охотничьего поведения динго время работы квадрокоптера составляло всего 27 мин при идеальных погодных условиях, а при низких температурах время работы сокращалось до 20 мин (в некоторых ситуациях окончание поведенческого акта не удавалось зафиксировать) (Pollock et al., 2022). Также прямое сравнение данных, полученных при исследовании саванных слонов (Loxodonta africana (Blumenbach 1797)) при помощи БПЛА с фиксированным крылом и при помощи обычного самолета, показало, что полеты на беспилотнике ограничиваются трансектами максимально длиной в 40 км, против трансект длиной в 1000 км, которые удается облететь на пилотируемом летательном аппарате (Vermeulen et al., 2013). Длительность работы аккумуляторного БПЛА может также снижаться при необходимости использовать дополнительное оборудование, такого как тяжелые камеры, передатчики или микрофоны.

БПЛА, используемые в зоологических исследованиях, нельзя назвать универсальными - внешние условия во многом ограничивают возможности их использования. Так, при сильном и порывистом ветре БПЛА может потерять управление и потерпеть крушение (Weissensteiner et al., 2015). Другие неблагоприятные погодные условия, такие как осадки или просто высокая влажность воздуха, которая приводит к формированию тумана и запотеванию сенсоров, может препятствовать использованию беспилотников. Несмотря на возможность летать над разнообразными ландшафтами, в том числе сложными для перемещения человека и наземных транспортных средств, для взлета и посадки большинству дронов требуется площадка с ровной поверхностью (Anderson, Gaston, 2013).

Несовершенная работа камер и стабилизаторов может отрицательно влиять на качество изображений, получаемых БПЛА. В полете могут возникать сложности со стабилизацией изображения вследствие вибрации, создаваемой работой двигателей и роторов, а само изображение может быть испорчено артефактами, такими как перенасыщенность, виньетирование, хроматические аберрации, неправильная балансировка цветов (Whitehead, Hugenholtz, 2014).

Для съемок поведения некоторых видов млекопитающих БПЛА практически неприменимы. К примеру, считается, что большинство БПЛА не подходит для исследования небольших животных (массой менее 30 кг) — их слишком сложно распознать с высоты, полеты на которой не вызовут беспокойства животных (Hughey et al., 2018). Окружение, в котором обитает тот или иной вид, также может вносить ограничения на использование дронов. Деревья с густыми кронами или мутная вода



Рис. 3. Использование алгоритмов компьютерного зрения для анализа материалов, полученных с БПЛА. A — одновременное автоматическое определение и трекинг двух видов копытных с визуализированными ограничительными рамками объектов (bbox) для двух видеокадров с использованием обученных моделей (зебры — синий цвет, импалы — белый цвет). Пример автоматической детекции животных на сложном фоне (B) с применением функции оператор Собеля для обнаружения границ и (B) их отрисовки на исходное изображение. Γ — Сводная инфографика, демонстрирующая современные возможности использования компьютерного зрения для: распознавания видовой принадлежности млекопитающих их положения в пространстве (фиолетовый цвет), отслеживания их перемещений (розовый цвет), индивидуальной идентификации особей (зеленый цвет), категоризации поз тела (оранжевый цвет), реконструкции местообитаний, в том числе поврежденных (голубой цвет). Иллюстрации находятся под открытой лицензией на повторное использование: A — Koger et al., 2023; B, B — Lee et al., 2021; Γ — Tuia et al., 2022.

делают обнаружение животных практически невыполнимой задачей. Однако в подобных ситуациях (если речь идет о теплокровных животных) следует применять тепловизионные камеры (рис. 2Γ). К примеру, при подсчете крупных представителей семейства Кенгуровые (Macropodidae) в лесах Австралии с использованием изображений с тепловизионных камер удалось обнаружить на 30% больше особей, чем без использования специального оборудования (Lethbridge et al., 2019). Разрешающая способность тепловизионных камер может стать значительным ограничением. Поэтому исследователи рекомендуют для идентификации некрупных животных использовать тепловизионные камеры с разрешением как минимум в 1024 × 768 пикселей и отмечают, что даже такие камеры могут оказаться не эффективными в лесах с большим количеством деревьев с густой кроной. В таких лесах по результативности использование любых летательных аппаратов все еще проигрывает наблюдениям с земли (Witczuk et al., 2017).

Важно упомянуть, что существуют ограничения на использование БПЛА, установленные в большинстве стран мира на законодательном уровне. В России такое регулирование производится Воздушным кодексом РФ от 19.03.1997 № 60-ФЗ, который требует обязательной сертификации беспилотников при массе от 30 кг и их учета при массе от 0.5 до 30 кг в соответствии с Постановлением правительства РФ от 25.05.2019 № 658.

Среди ограничений, связанных с техническими характеристиками БПЛА и негативно влияющих на их применимость и качество получаемых данных, можно выделить сравнительно небольшую емкость аккумуляторов, наличие определенных требований к условиям съемки, а также необходимость учитывать характеристики ландшафта, в котором находятся исследуемые животные. При этом многие из этих ограничений можно компенсировать настройкой аппарата, использованием дополнительного оборудования и отчасти опытом оператора.

Влияние БПЛА на млекопитающих

С распространением БПЛА, как перспективного метода исследования млекопитающих, стали появляться сообщения о вызванных приближением беспилотника реакциях избегания и признаках беспокойства у наблюдаемых животных. Обитатели наземно-воздушной среды наиболее часто демонстрируют изменения нормального поведения в ответ на приближение БПЛА. У многих исследованных крупных наземных млекопитающих полет БПЛА вызывает поведенческий ответ, чаще всего реакции бегства или повышение бдительности. Согласно результатам изучения реакции на приближающийся квадрокоптер у семи крупных наземных травоядных — саванных слонов, жирафов (Giraffa

сатеворагдавіз L. 1758), голубых гну (Connochaetes taurinus (Burchell 1823)), бурчелловых зебр (Equus quagga Boddaert 1785), импал (Aepyceros melampus (Lichtenstein 1812)), антилоп личи (Kobus leche Gray 1850) и топи (Damaliscus lunatus (Burchell 1824)), поведенческая реакция у всех видов негативная, преимущественно это бегство (Bennitt et al., 2019). На открытых участках реакция избегания наблюдалась чаще, чем среди деревьев, и авторы исследования связывают это с особенностями реакций на хищника в разной среде: в лесу более выгодной стратегией при приближении хищника-засадчика является замирание, ведь при бегстве неизбежно создается шум и возможно получение травм из-за большого количества препятствий (Bennitt et al., 2019).

Звук, издаваемый БПЛА, по-видимому, является наиболее значимым источником беспокойства млекопитающих. Ночные животные – длинношерстные вомбаты (Lasiorhinus latifrons (Owen 1845)) — реагировали бегством на звук беспилотника в ночное время суток, когда увидеть его, вероятнее всего, они не могли (Headland et al., 2021), а крупные африканские травоядные демонстрировали поведенческий ответ на БПЛА раньше, чем аппарат появлялся в их поле зрения (Bennitt et al., 2019). Приближающийся роторный беспилотник по звуку, возможно, напоминает роящихся пчел, которые могут жалить даже крупных млекопитающих, и поэтому отпугивает животных, особенно слонов (King et al., 2017). Для минимизации стресса, который может возникнуть у крупных наземных млекопитающих при приближения БПЛА, рекомендуется в полете соблюдать высоту более 60 м и расстояние в горизонтальной плоскости более 100 м (Bennitt et al., 2019). Сходные рекомендации дают исследователи, оценившие реакцию на подлет БПЛА у гигантских кенгуру. Поддержание высоты полета 60 м и более сводил видимое беспокойство животных к минимуму. Полёт на высоте 30 м вызывал очень интенсивную реакцию бегства, поэтому такие низкие полёты не должны выполняться в исследованиях наземных млекопитающих (Brunton et al., 2019).

Видовая принадлежность исследуемых млекопитающих может влиять на выраженность реакции при приближении беспилотника. Сравнение уровня беспокойства от БПЛА у крупных африканских травоядных показало, что наименее выраженной реакция была у импал и антилоп личи, что может быть связано со сравнительно слабым слухом у этих видов (Bennitt et al., 2019). При этом по неизвестным причинам наиболее интенсивную реакцию избегания при приближении дрона проявляли бурчелловы зебры и голубые гну, из-за чего авторы рекомендуют вовсе не использовать дроны для исследования этих видов (Bennitt et al., 2019). Сравнение данных учетов видового разнообразия летающих рукокрылых, проводившихся с

использованием БПЛА и с земли, показало, что в одних и тех же местах с помощью беспилотника регистрировали меньшее число видов. По-видимому, БПЛА распугивал виды, которые были наиболее чувствительны к его шуму, и эти виды не попали в учетные данные (Ednie et al., 2021).

Половозрастная категория, к которой принадлежит животное, также может влиять на интенсивность реакции на БПЛА. Лошади Пржевальского (Equus ferus przewalskii (I.S. Polyakov 1881)) обращались в бегство при приближении дрона. Степень выраженности реакции зависела от пола и возраста особи: более бдительными были взрослые особи (в среднем начинали убегать, когда БПЛА был на высоте около 20 м), при этом самцы реагировали на БПЛА, находившийся на большей высоте, что, предположительно, связано с ролью самцов как защитников группы (Lu et al., 2021).

Дополнительным фактором, определяющим выраженность реакции на приближение беспилотника, может являться социальное окружение животных. Так, средняя дистанция вспугивания для одиноких гуанако (*Lama guanicoe* (Müller, 1776)) 154 м, для групп — 344 м. Крупные группы гуанако реагировали на дроны раньше, чем небольшие группы. Предположительно, это может быть связано с более высокими шансами заметить угрозу в больших группах (Schroeder, Panebianco, 2021).

Беспилотники могут вызвать не только очевидные для наблюдателя реакции избегания, но и малозаметные поведенческие эффекты, влияя на время, которое животные затрачивают на питание, социальные взаимодействия, отдых и перемещения. При пролете БПЛА с фиксированным крылом на высоте 120 м одичавшие лошади (*Equus* ferus caballus L. 1758) меньше отдыхали и занимались грумингом и больше времени тратили на питание, перемещения и бдительность. Бизоны (Bison bison (L. 1758)) также меньше отдыхали и занимались грумингом и больше времени затрачивали на питание и перемещения при использовании БПЛА для наблюдения за ними. При этом реакций избегания животные не проявляли. Таким образом, в некоторых случаях БПЛА может восприниматься как источник относительно небольшого риска, которого недостаточно, чтобы убегать, но который приводит к изменению поведения и, возможно, позволяет справиться со стрессом (Lenzi et al., 2022).

Кроме изменений в поведении, приближение БПЛА может также вызывать физиологические реакции, связанные со стрессом. Такие реакции, особенно продолжительные и/или регулярные, могут снижать общую приспособленность особи, при этом исследователь может не догадываться о причиняемом животным ущербе. Стрессорный физиологический ответ — повышение частоты сердечных сокращений — был зарегистрирован у черных медведей при приближении квадрокоптера; при этом

видимый поведенческий ответ проявлялся нечасто (Ditmer et al., 2015). Интересно, что сходная реакция была показана не только у млекопитающих: королевские пингвины (Aptenodytes patagonicus J.F. Miller 1778) при приближении беспилотника также демонстрировали значимое повышение частоты сердечных сокращений, не сопровождавшееся изменениями в поведении (Weimerskirch et al., 2018). Таким образом, даже не вызывая видимых реакций избегания, БПЛА может являться источником стресса для животных.

Влияние беспилотников на млекопитающих может варьировать в зависимости от того, находятся ли животные на суше или в водной среде. На суше млекопитающие могут в большей степени изменять нормальное поведение при приближении (Schroeder et al., 2020; Pomeroy et al., 2015; Smith et al., 2016). Это связано с тем, что визуальные и акустические сигналы от дронов в меньшей степени проникают в водную среду. В прибрежной зоне звуки роторных БПЛА не превосходят по громкости звуки окружающей среды, а в других местах эти звуки едва слышны при высоте полета в 5–10 м над поверхностью воды и только животным, которые находятся на глубине примерно 1 м. Среди морских млекопитающих усатые киты (Mysticeti) и морские слоны (Mirounga angustirostris (Gill 1866)) peaгировали на звук квадрокоптера только при низком уровне окружающего шума (Christiansen et al., 2016). Афалины (*Tursiops* sp.) демонстрировали изменения в поведении (повышение частоты определённых поведенческих актов, особенно уходов на глубину) как реакцию на снижающийся коптер, так как плавали достаточно близко к поверхности воды, где могли его услышать (Giles et al., 2021). Белухи (Delphinapterus leucas (Pallas 1776)) эстуария р. Святого Лаврентия демонстрировали реакции избегания или повышенное беспокойство только при пролетах БПЛА на высоте ниже 23 м (Aubin et al., 2023). Среди представителей другого отряда млекопитающих - Сирен (Sirenia) - дюгони (Dugong dugon (Muller 1776)) не демонстрировали выраженных реакций на БПЛА самолетного типа с двигателем внутреннего сгорания, издающим шум, близкий к шуму роторного БПЛА (Hodgson et al., 2013), тогда как американские ламантины (Trichechus manatus L. 1758), содержащиеся в неволе, демонстрировали ярко выраженную реакцию на БПЛА (Landeo-Yauri et al., 2021).

Согласно результатам исследования полуводных млекопитающих, например каланов (*Enhydra lutris* (L. 1758)) и некоторых видов ластоногих (Pinnipedia), приближение БПЛА оказывало наибольший негативный эффект, когда животные находились вне воды, где шум от БПЛА был слышен сильнее (Pomeroy et al., 2015; Smith et al., 2016). Например, ладожские кольчатые нерпы (*Pusa hispida ladogensis* (Nordquist 1899)) уходят с залежек в воду

уже при приближении роторного БПЛА, даже при соблюдении пилотом сравнительно большой высоты полета в 150 м (Медведев и др., 2017).

Таким образом, накопленный на сегодняшний день значительный объем фактического материала демонстрирует, что использование БПЛА вблизи млекопитающих в той или иной степени оказывает негативное влияние на большинство видов. При этом на суше такое воздействие наиболее велико. Важно учитывать, что беспокойство млекопитающих в ответ на приближение беспилотника может быть малозаметно для наблюдателя и обусловливает только изменение физиологических показателей животных.

Предложения по минимизации негативного воздействия БПЛА

Рассмотренные выше примеры негативного влияния на млекопитающих указывают на необходимость взвешенного и ограниченного применения дронов как исследователями, так и кинооператорами, фотографами и туристами. На основании накопленного на сегодняшний день опыта проведения исследований млекопитающих с помощью БПЛА можно сформулировать основные принципы, руководствуясь которыми исследователи могут сводить негативные стороны применения БПЛА к минимуму. Разрабатываемые этические нормы использования БПЛА для съемок диких животных включают в себя рекомендации исключить беспокойство и активное преследование животных (Федорова, 2021).

С учётом литературных данных о влиянии БПЛА на млекопитающих стоит проводить съемку на максимально возможном расстоянии от животных. Оптимальной стратегией является проведение тестовых полетов до начала собственно сбора материала с помощью БПЛА. Тестовые полеты позволят определить порог высоты полета, на котором БПЛА остается незамеченным животными либо вызывает лишь минимальные тревожные реакции (Saitoh, Kobayashi, 2021). Стоит отметить, что имеющиеся литературные данные о дистанции вспугивания особей определенной популяции беспилотником могут быть неприменимы к другим популяциям этого же вида, так как реакция животных может зависеть от их предыдущего опыта. Например, животные, постоянно обитающие вблизи человека, могут быть более привычны к антропогенным источникам шума, в то время как реакция особей из другой популяции, обитающей в удаленных от человека местах, может быть гораздо более выраженной. При этом даже небольшая реакция не означает отсутствие физиологического стресса (Ditmer et al., 2015). Предсказать влияние этого процесса на выживаемость отдельной особи и изучаемой группы практически невозможно, но стоит учитывать возможность возникновения подобного

эффекта и осуществлять непосредственное вмешательство в ход жизни животного следует только в случае отсутствия других возможных способов изучения того или иного феномена (Ditmer et al., 2015: Weimerskirch et al., 2018). Помочь избежать выраженного эффекта на поведение животных может использование БПЛА с низким уровнем шума или без него (аэростаты). Для минимизации негативного воздействия на животных следует, например, произвести расчет минимально необходимых величин: длительности съемки, числа снимаемых особей, частоты полетов в одной и то же местности и т.д. Еще одной важной рекомендацией является подбор оптимального времени суток для съемок. В жаркую погоду полеты логично ограничить утренними, вечерними или ночными часами, когда ниже риск перегрева животных (как непосредственно объектов исследования, так и побочно побеспокоенных в ходе работы) в случае проявления реакции активного избегания БПЛА. Кроме того, при планировании работы необходимо учитывать видовые особенности животного и среду, в которой оно находится (Bennitt et al., 2019; Pomerov et al., 2015; Smith et al., 2016).

ОПЫТ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ БПЛА В ИССЛЕДОВАНИЯХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В РОССИИ

Как и в других странах, в России особенно широкое распространение использование БПЛА получило в исследованиях морских млекопитающих. Этот метод при сравнительно небольших финансовых затратах позволяет обследовать обширные территории/акватории, регистрировать животных в труднодоступных местах, получать оптимальный ракурс для наблюдений, что особенно актуально при работе с морскими млекопитающими.

Среди ластоногих с помощью квадрокоптера были проведены учеты численности тихоокеанских моржей (Odobenus rosmarus divergens Illiger 1811) на мысе Ванкарем, где наземные наблюдения затруднены отсутствием точек с хорошим обзором. Экспериментальным путем была выявлена минимальная допустимая высота (60-70 м), с которой можно проводить съемки моржей БПЛА, не беспокоя их (Скоробогатов и др., 2020). Похожая проблема труднодоступности для исследования мест выхода на сушу тихоокеанских моржей существовала в бухте Кенискин (Чукотка), где использование беспилотников позволило успешно провести учет численности и оценку пространственного распределение моржей (Алтухов и др., 2020). Также успешно проведён подсчет численности сивучей (Еитеtopias jubatus (Schreber 1776)) на о-ве Медный. При этом БПЛА выигрывают в количестве и качестве собранного материала по сравнению с более трудозатратными традиционными методами. Сивучи не

проявляли видимой реакции на пролеты квадрокоптера на высоте 20—30 м (Ласкина и др., 2020). Другой пример исследования ластоногих с помощью БПЛА — обследование лежбищ байкальской нерпы (*Pusa sibirica* Gmelin 1788) на берегу оз. Байкал (ООПТ "Заповедное Подлеморье"). Помимо учетов численности нерпы, авторы определили дистанцию вспугивания при приближении дрона. Животные демонстрировали беспокойство при снижении в среднем на 11 м, но эта дистанция увеличивалась, если нерпы лежали группой (Иванов и др., 2022).

Исследования китообразных (Cetacea) также всё чаще предусматривают использование БПЛА. При проведении учетов численности и наблюдений за поведением беломорской и анадырской популяций белухи были использованы четыре типа беспилотников (Беликов и др., 2018). С помощью БПЛА с фиксированным крылом была с проведена оценка численности особей на репродуктивном скоплении у о-ва Большой Соловецкий. При этом результаты этого учета согласовались с данными традиционных береговых наблюдений. Кроме того, были установлены новые закономерности использования территории белухами. Например, было определено смешение предпочтительного места агрегации особей к южной части территории скоплении. Также была получена новая информация о времени посещения белухами исследуемой акватории относительно приливно-отливной динамики. Береговые наблюдения ранее позволяли отслеживать белух только во время отлива, тогда как съемки с беспилотника позволили установить, что белухи могут находиться в акватории скопления и во время прилива. Роторные БПЛА оказались эффективными для исследования белух, однако отмечается, что они оказывают влияние на повеление белух. Съемки серых китов с БПЛА позволили дополнить имеющиеся каталоги индивидуальных маркеров особей фотографиями спинной стороны тела этих животных (Тюрнева и др., 2019). Помимо материалов для фотоиндентификации, с помощью беспилотника были получены данные о поведении китов, которые позволили определить точный возраст начала кормления и перехода детенышей к самостоятельному добыванию пищи, а также описать кормовое поведение взрослых особей. В ходе наблюдений за плотоядными косатками (Orcinus orca (L. 1758)) у Командорских о-вов удалось зафиксировать особенности их поведения при охоте на северных морских котиков (Callorhinus ursinus (L. 1758)) (Бычков и др., 2021).

Применение БПЛА для изучения териофауны России не ограничивается морскими млекопитающими. Хоть и в меньшей степени, но в исследованиях наземных млекопитающих этот метод также приобретает популярность. Например, предложена методика проведения учетов охотничьих животных с использованием БПЛА, где отмечена

эффективность такого способа учетов вследствие экономии времени и ресурсов. Для таких работ рекомендовано комбинировать съемку в видимом и ИК-спектре для получения объективных данных о численном и половозрастном составе групп особей (Греков, 2018). Учет лосей (Alces alces (L. 1758)) в Ярославской обл. показал высокую эффективность учета с помощью БПЛА, однако авторы отмечают трудоемкость обработки большого числа снимков в случае, когда учетная территория велика (Моргунов и др., 2019). Комбинированная съемка в видимом и ИК-спектре использовалась на регистрации присутствия зубров (Bison bonasus (L. 1758)) на отдельных участках национального парка "Орловское полесье" в ночное время. Авторы отмечают применимость подобного метода исследования наравне с обычными наблюдениями (Пригоряну и др., 2021). БПЛА показал свою эффективность в изучении родовых берлог белого медведя на о-ве Врангеля, так как позволял с большого расстояния при минимальном беспокойстве самки с детенышами довольно точно оценивать расположение берлог, детально их описывать и характеризовать семейную группу, занимающую эту берлогу, избегая при этом риска для наблюдателей (Васильев и др., 2021). БПЛА были эффективны и в сборе косвенных признаков присутствия животных (тропы, лежки и др.) на территориях ООПТ (Медведев и др., 2015; Пригоряну и др., 2021). У джейрана (Gazella subgutturosa (Güldenstädt 1780)) съемка с роторного БПЛА позволила исследовать особенности группового поведения животных при избегании опасности (Березина, 2021).

Таким образом, в России опыт применения БПЛА в биологических исследованиях еще несколько отстает по масштабам от зарубежного, однако все большее число исследователей используют беспилотники в научной работе. Успешный опыт таких исследований демонстрирует, что беспилотники позволяют оптимизировать проведение учетов численности, исследовать ранее недоступные популяции и территории обитания, регистрировать неизвестные характеристики поведения. Россия имеет огромный еще нереализованный потенциал в использовании БПЛА для изучения млекопитающих. Например, беспилотники могут стать эффективным способом облегчить процесс работы исследователя в сложных условиях длительных зим Сибири с экстремально низкими температурами, позволяя в таких условиях проводить мониторинг разреженных популяций таких крупных теплокровных животных, как лоси, сибирские косули (Capreolus pygargus (Pallas 1771)) и волки (Prosekov et al., 2022).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты рассмотренных в обзоре научных работ, материал для которых был собран с помощью

БПЛА, демонстрируют применимость и эффективность беспилотников в исследованиях, объектами которых являются млекопитающие. Многообразие БПЛА и вариантов их использования позволяет выполнять широкий диапазон исследовательских задач в различных условиях. Популярность этой технологии среди исследователей связана с целым рядом преимуществ, которыми она обладает в сравнении с другими методами сбора материала. Доступность и возможность самостоятельно модифицировать и использовать БПЛА делает аэросъемку гораздо доступнее для исследователей. Высокое качество получаемых изображений обеспечивает высокую точность и информативность получаемых данных, которые зачастую превосходят таковые при применении более традиционных методов. Немаловажными преимуществами БПЛА по сравнению с пилотируемыми летательными аппаратами являются небольшие размеры, низкий уровень производимого шума и безопасность для исследователя. Перспективным направлением, связанным с широким распространением использованием БПЛА в научных исследованиях, является применение автоматизированных способов обработки и анализа изображений. Развитие компьютерного зрения и алгоритмов глубокого обучения предоставляют возможности для эффективной работы с большими объемами фото- и видеоматериала. Применение беспилотников ограничено сравнительно небольшой продолжительностью беспрерывной работы и требовательностью к внешним условиям для полета, влиянием на поведение животных. Значимым ограничением при применении БПЛА является их воздействие на животных. Многие виды млекопитающих проявляют беспокойство и выраженное избегание при приближении дрона. Подлет БПЛА может влиять на млекопитающих и менее очевидным образом, например изменяя бюджет времени, затрачиваемого на различные виды активности, или вызывая физиологические реакции стресса. Исследователям необходимо минимизировать длительность и интенсивность воздействия, в особенности шум от работы БПЛА, а также учитывать видовые особенности животных и их окружение. Перед началом работы следует определять оптимальную высоту полета, на которой реакция животных отсутствует или минимальна. Опыт применения БПЛА для исследований млекопитающих в России достаточно разнообразен и отражает общемировые тенденции ко все большему внедрению данной технологии в зоологические исследования.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа была выполнена за счет гранта Российского Научного Фонда (№ 23-24-00049).

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

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

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алтухов А.В., Козлов М.С., Кочнев А.А., Крюкова Н.В., Скурихин Л.Э., Чакилев М.В., Бурканов В.Н., 2020. Оценка численности моржа (Odobenus rosmarus) методом аэрофотосъемки с квадрокоптера Фантом 4 ПРО в бухте Кенискин, Чукотка, в 2017 г. // Морские млекопитающие Голарктики: сборник научных трудов по материалам X международной конференции. Т. 2. С. 42—47.
- Беликов Р.А., Прасолова Е.А., Краснова В.В., 2018. Опыт применения дистанционно пилотируемых и привязных беспилотных летательных аппаратов для исследования беломорской и анадырской белухи. // Морские млекопитающие Голарктики: сборник научных трудов по материалам IX международной конференции. Т. 1. С. 50—58.
- Березина Е.А., 2021. Сенсорная латерализация в поведении сайгака (Saiga tatarica) и джейрана (Gazella subgutturosa) в природе // ВКР по направлению подготовки "Биология" основная образовательная программа магистратуры "Биологии", Санкт-Петербург, 69 с.
- Бычков А.Т., Миронова А.М., Долганов К.В., Анисимова Т.В., Фомин С.В., Белонович О.А., 2021. Наблюдения плотоядных косаток Orcinus orca в акватории лежбищ северного морского котика о-ва Беринга (Командорские острова) в 2020—2021 гг. // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. С. 176—179.
- Васильев Д.В., Бабий У.В., Кулемеев П.С., Груздев А.Р., 2021. Результаты учета берлог белого медведя на острове Врангеля в 2020-2021 гг. // Труды Мордовского государственного природного заповедника им. П.Г. Смидовича. № 29. С. 172—183.
- Иванов К.М., Купчинский А.Б., Овдин М.Е., Петров Е.А., Сыроватский А.А., Шабанов Д.Е., 2022. Опыт применения БПЛА в экологических исследованиях популяции байкальской нерпы (Pusa sibirica Gm.) в период начала формирования береговых лежбищ // Международный научно-исследовательский журнал. Т. 8. № 122. С. 1—12.
- Костин А.С., 2019. Классификация гражданских беспилотных летательных аппаратов и сферы их применения // Системный анализ и логистика: журнал. Т. 1. № 19. С. 70–80.

- Ласкина Н.Б., Гаев Д.Н., Бурканов В.Н., 2020. Опыт применения квадрокоптера для учета численности сивуча (*Eumetopias jubatus*) на Юго-Восточном лежбище острова Медный // Морские млекопитающие Голарктики: сборник научных трудов по материалам X международной конференции. Т. 2. С. 103—110.
- Медведев А.А., Алексеенко Н.А., Карпенко И.О., 2015. Мониторинг животного мира на особо охраняемых природных территориях с помощью беспилотных летательных аппаратов // Известия Самарского научного центра РАН. Т. 6. № 1. С. 304—309.
- Медведев Н.В., Дудакова Д.С., Дудаков М.О., Сипиля Т., 2017. Особенности поведения ладожской нерпы во время ее учетов с использованием беспилотного летательного аппарата (БПЛА) // Биоразнообразие экосистем крайнего севера: инвентаризация, мониторинг, охрана: III Всероссийская научная конференция: тезисы докладов. С. 238—240.
- Моргунов Н.А., Ломанова Н.В., Масленников А.В., Шеду В.В., 2019. Результаты авиаучета лося в ФГБУ ГООХ "Медведица" и в Рыбинском районе Ярославской области в 2017 г. с применением беспилотных летательных аппаратов // Вестник ТвГУ. Серия "Биология и Экология". Т. 3. № 55. С. 69—78.
- Пригоряну О.М., Абадонова М., Карпачев А.П., 2021. Опыт использования БПЛА с тепловизором в мониторинге вольноживущей популяции зубра на примере национального парка "Орловское полесье" // Труды Мордовского государственного природного заповедника им. П. Г. Смидовича. Т 28
- Скоробогатов Д.О., Загребельный В., Бурканов, В.Н., 2020. Первый опыт применения квадрокоптера Фантом 4 ПРО для оценки численности тихоокеанского моржа (*Odobenus rosmarus*) на лежбище мыс Ванкарем, Чукотка, в 2017 г. // Морские млекопитающие Голарктики: сборник научных трудов по материалам X международной конференции. Т. 2. С. 131—136.
- Тюрнева О.Ю., Ван Дер Вольф П., Яковлев Ю.М., 2019. Использование беспилотных летательных аппаратов: дополнительные возможности для лабораторной фотоидентификации серых китов (Eschrichtius robustus) // Морские млекопитающие Голарктики: сборник научных трудов по материалам X международной конференции. Т. 1. С. 343—353.
- Федорова Л.Н., 2021. Этические аспекты применения беспилотных летательных аппаратов при фото-, видеофиксации диких животных и птиц // Современные проблемы охотоведенья: материалы международной научно-практической конференции, посвященной 60-летию учебно-опытного охотничьего хозяйства "Голоустное" имени О.В. Жарова в рамках X международной научно-практической конференции "Климат, экология, сельское хозяйство Евразии". С. 168—172.

- Al-Thani N., Albuainain A., Alnaimi F., Zorba, N., 2020. Drones for Sheep Livestock Monitoring // 20th IEEE Mediterranean Electrotechnical Conference, MELECON 2020 Proceedings. P. 672–676.
- Adams K.R., Gibbs L., Knott N.A., Broad A., Hing M., Taylor M.D., Davis A.R., 2020. Coexisting with sharks: a novel, socially acceptable and non-lethal shark mitigation approach // Scientific Reports. V. 10. № 1. P. 1–12.
- Adame K., Pardo M.A., Salvadeo C., Beier E., Elorriaga-Verplancken F.R., 2017. Detectability and categorization of California sea lions using an unmanned aerial vehicle // Marine Mammal Science. V. 33. № 3. P. 913–925.
- Anderson K., Gaston K.J., 2013. Lightweight unmanned aerial vehicles will revolutionize spatial ecology // Frontiers in Ecology and the Environment. V. 11. № 3. P. 138–146.
- Aubin J.A., Mikus M.A., Michaud R., Mennill D., Vergara V., 2023. Fly with care: belugas show evasive responses to low altitude drone flights // Marine Mammal Science, V. 39. № 3. P. 718–739.
- Azizeh T.R., Sprogis K.R., Soley R., Nielsen M.L.K.K., Uhart M.M., Sironi M., Maron C.F., BejderL., Madsen P.T., Christiansen F., 2021. Acute and chronic behavioral effects of kelp gull micropredation on southern right whale mother-calf pairs off Peninsula Valdes, Argentina // Marine Ecology Progress Series. V. 668. P. 133–148.
- Bennitt E., Bartlam-Brooks H.L.A., Hubel T.Y., Wilson A.M., 2019. Terrestrial mammalian wildlife responses to Unmanned Aerial Systems approaches // Scientific Reports. V. 9. № 1. P. 2142.
- Bernardes R.C., Lima M.A.P., Guedes R.N.C., da Silva C.B., Martins G.F., 2021. Ethoflow: Computer vision and artificial intelligence-based software for automatic behavior analysis // Sensors. V. 21. № 9. P. 3237.
- *Brunton E., Bolin J., Leon J., Burnett S.,* 2019. Fright or Flight? Behavioural responses of kangaroos to drone-based monitoring // Drones. V. 3. № 2. P. 41.
- Chabot D., Stapleton S., Francis C.M., 2019. Measuring the spectral signature of polar bears from a drone to improve their detection from space // Biological Conservation. V. 237. P. 125–132.
- Chrétien L.-P., Theau J., Menard P., 2015. Wildlife multispecies remote sensing using visible and thermal infrared imagery acquired from an unmanned aerial vehicle (UAV) // The International Archives of the Photogrammetry, Remote Sensing and Spatial Information Sciences. V. XL-1/W4. P. 241–248.
- Chrétien L.-P., Theau J., Menard P., 2016. Visible and thermal infrared remote sensing for the detection of white-tailed deer using an unmanned aerial system // Wildlife Society Bulletin. V. 40. № 1. P. 181–191.
- Christiansen F., Rojano-Doñate L., Madsen P.T., Bejder L., Harcourt R., 2016. Noise levels of multi-rotor unmanned aerial vehicles with implications for potential

- underwater impacts on marine Mammals // Frontiers in Marine Science. V. 3. P. 277.
- Christiansen F., Sironi M., Moore M. J., Di Martino M., Ricciardi M., Warick H.A., Irschick D.J., Gutierrez R., Uhart M.M., 2019. Estimating body mass of free-living whales using aerial photogrammetry and 3D volumetrics // Methods in Ecology and Evolution. V. 10. № 12. P. 2034–2044.
- Christie K.S., Gilbert S.L., Brown C.L., Hatfield M., Hanson L., 2016. Unmanned aircraft systems in wildlife research: current and future applications of a transformative technology // Frontiers in Ecology and the Environment. V. 14. № 5. P. 241–251.
- Colefax A.P., Butcher P.A., Kelaher B.P., 2018. The potential for unmanned aerial vehicles (UAVs) to conduct marine fauna surveys in place of manned aircraft // ICES Journal of Marine Science. V. 75. № 1. P. 1–8.
- Colefax A.P., Butcher P.A., Pagendam D.E., Kelaher B.P., 2019. Reliability of marine faunal detections in drone-based monitoring // Ocean Coastal Management. V. 174. P. 108–115.
- Corcoran E., Winsen M., Sudholz A., Hamilton G., 2021. Automated detection of wildlife using drones: Synthesis, opportunities and constraints // Methods in Ecology and Evolution. V. 12. № 6. P. 1103–1114.
- Costa H., Rogan A., Zadra C., Larsen O., Rikardsen A.H., Waugh C., 2022. Blowing in the wind: using a consumer drone for the collection of humpback whale (Megaptera novaeangliae) blow samples during the Arctic polar nights // Drones. V. 7. № 1. P. 15.
- Ditmer M.A., Vincent J.B., Werden L.K., Tanner J.C., Laske T.G., Iaizzo P.A., Garshelis D.L., Fieberg J.R., 2015. Bears show a physiological but limited behavioral response to unmanned aerial vehicles // Current Biology. V. 25. № 17. P. 2278–2283.
- Ditmer M.A., Werden L.K., Tanner J.C., Vincent J.B., Callahan P., Iaizzo P.A., Laske T.G., Garshelis D.L., 2019. Bears habituate to the repeated exposure of a novel stimulus, unmanned aircraft systems // Conservation Physiology. V. 7. № 1. P. coy067.
- Ednie G., Bird D.M., Elliott K.H., 2021. Fewer bat passes are detected during small, commercial drone flights // Scientific Reports. V. 11. № 1. P. 11529.
- Frouin-Mouy H., Tenorio-Halle L., Thode A., Swartz S., Urban J., 2020. Using two drones to simultaneously monitor visual and acoustic behaviour of gray whales (Eschrichtius robustus) in Baja California, Mexico // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. V. 525. P. 151321.
- Fu Y., Kinniry M., Kloepper L.N., 2018. The Chirocopter: A UAV for recording sound and video of bats at altitude // Methods in Ecology and Evolution. V. 9. № 6. P. 1531–1535.
- Giles A.B., Butcher P.A., Colefax A.P., Pagendam D.E., Mayjor M., Kelaher B.P., 2021. Responses of bottlenose dolphins (Tursiops spp.) to small drones //

- Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems. V. 31. № 3. P. 677–684.
- Goldbogen J.A., Cade D.E., Calambokidis J., Fried-laender A.S., Potvin J., Segre P.S., Werth A.J., 2017. How baleen whales feed: the biomechanics of engulfment and filtration // Annual Review of Marine Science, V. 9. № 1. P. 367–386.
- Graving J.M., Chae D., Naik H., Li L., Koger B., Costelloe B.R., Couzin I.D., 2019. Deepposekit, a software toolkit for fast and robust animal pose estimation using deep learning // ELife. V. 8. P. e47994.
- Grenzdörffer G.J., 2013. UAS-based automatic bird count of a common gull colony // International Archives of the Photogrammetry, Remote Sensing and Spatial Information Sciences. V. XL-1. № W2. P. 169–174.
- Hardin P., Jensen R., 2011. Small-scale unmanned aerial vehicles in environmental remote sensing: Challenges and opportunities // GIScience and Remote Sensing. V. 48. № 1. P. 99–111.
- Headland T., Ostendorf B., Taggart D., 2021. The behavioral responses of a nocturnal burrowing marsupial (Lasiorhinus latifrons) to drone flight // Ecology and Evolution. V. 11. № 17. P. 12173–12181.
- Hodgson A., Kelly N., Peel D., 2013. Unmanned aerial vehicles (UAVs) for surveying marine fauna: a dugong case study // PLOS ONE. V. 8. № 11. P. e79556.
- Hodgson J.C., Baylis S.M., Mott R., Herrod A., Clarke R.H., 2016. Precision wildlife monitoring using unmanned aerial vehicles // Scientific Reports. V. 6. № 1. P. 22574.
- Hodgson J.C., Mott R., Baylis S.M., Pham T.T., Wother-spoon S., Kilpatrick A.D., Raja Segaran R., Reid I., Terauds A., Koh L.P., 2018. Drones count wildlife more accurately and precisely than humans // Methods in Ecology and Evolution. V. 9. № 5. P. 1160–1167.
- Hughey L.F., Hein A.M., Strandburg-Peshkin A., Jensen F.H., 2018. Challenges and solutions for studying collective animal behaviour in the wild // Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, V. 373, № 1746. P. 20170005.
- *Israel M.*, 2011. A UAV-based roe deer fawn detection system // International Archives of the Photogrammetry, Remote Sensing and Spatial Information Sciences. V. XXXVIII-1/C22. P. 1–5.
- Jagielski P.M., Barnas A.F., Grant Gilchrist H., Richardson E.S., Love O.P., Semeniuk C.A.D., 2022. The utility of drones for studying polar bear behaviour in the Canadian Arctic: opportunities and recommendations // Drone Systems and Applications. V. 10. № 1. P. 97–110.
- Jewell Z.C., Alibhai S., Law P.R., Uiseb K., Lee S., 2020. Monitoring rhinoceroses in Namibia's private custodianship properties // PeerJ. V. 8. P. e9670.
- Kelaher B.P., Peddemors V.M., Hoade B., Colefax A.P., Butcher P.A., 2020. Comparison of sampling precision for nearshore marine wildlife using unmanned and

- manned aerial surveys // Journal of Unmanned Vehicle Systems. V. 8. № 1. P. 30–43.
- Kellenberger B., Marcos D., Lobry S., Tuia D., 2019. Half a percent of labels is enough: Efficient animal detection in UAV imagery using deep CNNs and active learning // IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing. V. 57. № 12. P. 9524–9533.
- Kellenberger B., Volpi M., Tuia D., 2017. Fast animal detection in UAV images using convolutional neural networks // 2017 IEEE International Geoscience and Remote Sensing Symposium (IGARSS). P. 866–869
- King L.E., Lala F., Nzumu H., Mwambingu E., Douglas-Hamilton I., 2017. Beehive fences as a multidimensional conflict-mitigation tool for farmers coexisting with elephants // Conservation Biology. V. 31. № 4. P. 743–752.
- King S.L., Connor R.C., Krutzen M., Allen S.J., 2021. Cooperation-based concept formation in male bottlenose dolphins // Nature Communications. V. 12. P. 2373.
- Koger B., Deshpande A., Kerby J.T., Graving J.M., Costelloe B.R., Couzin I.D., 2023. Quantifying the movement, behaviour and environmental context of group-living animals using drones and computer vision // Journal of Animal Ecology. V. 92. P. 1357–1371.
- Koski W.R., Allen T., Ireland D., Buck G., Smith P.R., Macrender A.M., Halick M.A., Rushing C., Sliwa D.J., McDonald T.L., 2009. Evaluation of an unmanned airborne system for monitoring marine mammals // Aquatic Mammals. V. 35. № 3. P. 347–357.
- Landeo-Yauri S.S., Castelblanco-Martinez D.N., Henaut Y., Arreola M.R., Ramos E.A., 2021. Behavioural and physiological responses of captive Antillean manatees to small aerial drones // Wildlife Research. V. 49. № 1. P. 24–33.
- Larsen H.L., Møller-Lassesen K., Enevoldsen E.M.E., Madsen S.B., Obsen M.T., Povlsen P. et al., 2023. Drone with mounted thermal infrared cameras for monitoring terrestrial mammals // Drones. V. 7. № 11. P. 680.
- Lee S., Song Y., Kil S.H., 2021. Feasibility analyses of real-time detection of wildlife using UAV-derived thermal and RGB images // Remote Sensing. V. 13. № 11. P. 2169.
- Lenzi J., Felege C.J., Newman R., McCann B., Ellis-Felege S.N., 2022. Feral horses and bison at Theodore Roosevelt National Park (North Dakota, United States) exhibit shifts in behaviors during drone flights // Drones. V. 6. № 6. P. 136.
- Lethbridge M., Stead M., Wells C., 2019. Estimating kangaroo density by aerial survey: a comparison of thermal cameras with human observers // Wildlife Research. V. 46. № 8. P. 639–648.
- Lhoest S., Linchant J., Quevauvillers S., Vermeulen C., Lejeune P., 2015. How many hippos (HOMHIP): algorithm for automatic counts of animals with infra-red thermal imagery from UAV // The International Archives of the Photogrammetry, Remote Sensing

- and Spatial Information Sciences. V. XL-3. № W3. P. 355–362.
- Linchant J., Lisein J., Semeki J., Lejeune P., Vermeulen C., 2015. Are unmanned aircraft systems (UASs) the future of wildlife monitoring? A review of accomplishments and challenges // Mammal Review. P. 45. № 4. P. 239–252.
- López J. J., Mulero-Pázmány M., 2019. Drones for conservation in protected areas: present and future // Drones. V. 3. № 1. P. 10.
- Lu V., Xu F., Turghan M.A., 2021. Przewalski's Horses (Equus ferus przewalskii) responses to unmanned aerial vehicles flights under semireserve conditions: conservation implication // International Journal of Zoology. V. 2021. P. 6687505.
- Maeda T., Ochi S., Ringhofer M., Sosa S., Sueur C., Hirata S., Yamamoto S., 2021. Aerial drone observations identified a multilevel society in feral horses // Scientific Reports. V. 11. № 1. P. 71.
- McCarthy E.D., Martin J.M., Boer M.M., Welbergen J.A., 2021. Drone-based thermal remote sensing provides an effective new tool for monitoring the abundance of roosting fruit bats // Remote Sensing in Ecology and Conservation. V. 7. № 3. P. 461–474.
- McEvoy J.F., Hall G.P., McDonald P.G., 2016. Evaluation of unmanned aerial vehicle shape, flight path and camera type for waterfowl surveys: disturbance effects and species recognition // PeerJ. V. 4. P. e1831.
- McIntosh R.R., Holmberg R., Dann P., 2018. Looking without landing using remote piloted aircraft to monitor fur seal populations without disturbance // Frontiers in Marine Science, V. 5. P. 202.
- Mesquita G.P., Rodriguez-Teijeiro J.D., De Oliveira R.R., Mulero-Pazmany M., 2021. Steps to build a DIY low-cost fixed-wing drone for biodiversity conservation // PLOS ONE. V. 16. №8. P. e0255559.
- Mo M., Bonatakis K., 2022. An examination of trends in the growing scientific literature on approaching wildlife with drones // Drone Systems and Applications. V. 10. № 1. P. 111–139.
- Mufford J.T., Hill D.J., Flood N.J., Church J.S., 2019. Use of unmanned aerial vehicles (UAVs) and photogrammetric image analysis to quantify spatial proximity in beef cattle // Journal of Unmanned Vehicle Systems. V. 7. № 3. P. 194–206.
- Mulero-Pázmány M., Barasona J.Á., Acevedo P., Vicente J., Negro J. J., 2015. Unmanned Aircraft Systems complement biologging in spatial ecology studies // Ecology and Evolution. V. 5. № 21. P. 4808–4818.
- Mulero-Pázmány M., Jenni-Eiermann S., Strebel N., Sattler T., Negro J.J., Tablado Z., 2017. Unmanned aircraft systems as a new source of disturbance for wildlife: A systematic review // PLOS ONE. V. 12. № 6. P. e0178448.
- Mulero-Pázmány M., Stolper R., Van Essen L.D., Negro J.J., Sassen T., 2014. Remotely piloted aircraft

- systems as a rhinoceros anti-poaching tool in Africa // PLOS ONE. V. 9. № 1. P. e83873.
- Niethammer U., James M.R., Rothmund S., Travelletti J., Joswig M., 2012. UAV-based remote sensing of the Super-Sauze landslide: Evaluation and results // Engineering Geology. V. 128. P. 2–11.
- Nyamuryekung'e S., Cibils A.F., Estell R.E., Gonzalez A.L., 2016. Use of an Unmanned Aerial Vehicle Mounted Video Camera to Assess Feeding Behavior of Raramuri Criollo Cow // Rangeland Ecology & Management. V. 69. № 5. P. 386–389.
- Oishi Y., Oguma H., Tamura A., Nakamura R., Matsunaga T., 2018. Animal detection using thermal images and its required observation conditions // Remote Sensing. V. 10. № 7. P. 1050.
- Pirotta V., Smith A., Ostrowski M., Russell D., Jonsen I.D., Grech A., Harcourt R., 2017. An economical custom-built drone for assessing whale health // Frontiers in Marine Science, V. 4. P. 425.
- Pollock T.I., Hunter D.O., Hocking D.P., Evans A.R., Pollock T.I., Hunter D.O., Hocking D.P., Evans A.R., 2022. Eye in the sky: observing wild dingo hunting behaviour using drones // Wildlife Research. V. 50. № 3. P. 212–223.
- Pomeroy P., O' Connor L., Davies P., 2015. Assessing use of and reaction to unmanned aerial systems in gray and harbor seals during breeding and molt in the UK // Journal of Unmanned Vehicle Systems. V. 3. № 3. P. 102–113.
- Prosekov A., Vesnina A., Atuchin V., Kuznetsov A., 2022. Robust algorithms for drone-assisted monitoring of big animals in harsh conditions of Siberian winter forests: Recovery of European elk (Alces alces) in Salair Mountain // Animals. V. 12. № 12. P. 1483.
- Rathore A., Isvaran K., Guttal V., 2023. Lekking as collective behavior // Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences. V. 378. P. 20220066
- Saitoh T., Kobayashi M., 2021. Appropriate drone flight altitude for horse behavioral observation // Drones. V. 5. № 3. P. 71.
- Sasse D.B., 2003. Job-related mortality of wildlife workers in the United States, 1937-2000 // Wildlife Society Bulletin. V. 31. № 4. P. 1015–1020.
- Schad L., Fischer J., 2022. Opportunities and risks in the use of drones for studying animal behavior // Methods in Ecology and Evolution. V. 14. № 8. P. 1864–1872.
- Schofield G., Esteban N., Katselidis K.A., Hays G.C., 2019. Drones for research on sea turtles and other marine vertebrates A review // Biological Conservation. V. 238. P. 108214.
- Schroeder N.M., Panebianco A., 2021. Sociability strongly affects the behavioural responses of wild guanacos to drones // Scientific Reports. V. 11. P. 20901.

- Schroeder N.M., Panebianco A., Gonzalez Musso R., Carmanchahi P., 2020. An experimental approach to evaluate the potential of drones in terrestrial mammal research: A gregarious ungulate as a study model // Royal Society Open Science. V. 7. № 1. P. 191482.
- Serin S., Chur J.S., 2022. Choosing the right drone for animal research // Proceedings of the Joint 12th International Conference on Methods and Techniques in Behavioral Research. V. 2. P. 219.
- Smith C. E., Sykora-Bodie S.T., Bloodworth B., Pack S.M., Spradlin T.R., LeBoeuf N.R., 2016. Assessment of known impacts of unmanned aerial systems (UAS) on marine mammals: data gaps and recommendations for researchers in the United States // Journal of Unmanned Vehicle Systems. V. 4. № 1. P. 31.
- Torres L.G., Nieukirk S.L., Lemos L., Chandler T.E., 2018. Drone up! Quantifying whale behavior from a new perspective improves observational capacity // Frontiers in Marine Science, V. 5. P. 319.
- Tuia D., Kellenberger B., Beery S., Costelloe B.R., Zuffi S., Risse B. et al., 2022. Perspectives in machine learning for wildlife conservation // Nature Communications. V. 13. № 1. P. 792.
- Vermeulen C., Lejeune P., Lisein J., Sawadogo P., Bouche P., 2013. Unmanned aerial survey of elephants // PLoS ONE. V. 8. № 2. P. e54700.
- Wang D., Shao Q., Yue H., 2019. Surveying wild animals from satellites, manned aircraft and unmanned aerial systems (UASs): A review // Remote Sensing. V. 11. № 11. P. 1308.
- Weimerskirch H., Prudor A., Schull Q., 2018. Flights of drones over sub-Antarctic seabirds show species- and status-specific behavioural and physiological responses // Polar Biology. V. 41. № 2. P. 259–266.
- Weissensteiner M.H., Poelstra J.W., Wolf J.B.W., 2015. Low-budget ready-to-fly unmanned aerial vehicles: an effective tool for evaluating the nesting status of canopy-breeding bird species // Journal of Avian Biology. V. 46. № 4. P. 425–430.
- Whitehead K., Hugenholtz C.H., 2014. Remote sensing of the environment with small unmanned aircraft systems (UASs), part 1: a review of progress and challenges // Journal of Unmanned Vehicle Systems. V. 2. № 3. P. 69–85.
- Witczuk J., Pagacz S., Zmarz A., Cypel M., 2017. Exploring the feasibility of unmanned aerial vehicles and thermal imaging for ungulate surveys in forests preliminary results // International Journal of Remote Sensing. V. 39. № 15-16. P. 5504–5521.
- Xiang H., Tian L., 2011. Development of a low-cost agricultural remote sensing system based on an autonomous unmanned aerial vehicle (UAV) // Biosystems Engineering. V. 108. № 2. P. 174–190.

THE USE OF DRONES FOR STUDYING THE BEHAVIOUR OF MAMMALS

E. A. Berezina^{1,*}, A. N. Giljov^{1,**}, K. A. Karenina¹

¹Saint-Petersburg State University Russian Academy of Sciences, Saint-Petersburg, 199034 Russian Federation *e-mail: herionnee@gmail.com

**e-mail: a.gilev@spbu.ru

Since the advent and wide use of unmanned aerial vehicles (UAVs), they have been increasingly useful in monitoring the abundance, distribution and behaviour of terrestrial and aquatic animals. At present, this technique is actively applied to mammal research. The diversity and relative availability of drones allows for a variety of research tasks to be achieved. The use of UAVs has its advantages and disadvantages, these being discussed in the present review. The study examines the advantages of using UAVs in comparison to other methods, identifies new research opportunities opened up by drones, and emphasizes the advantages of modern analytical tools. The technical limitations of UAVs and the problem of the negative impact of this technique on mammals are discussed. The need to minimize the disturbance of animals during such research is emphasized. In addition, the work summarizes the experience of using UAVs in the studies on Russia's theriofauna.

Keywords: UAV, monitoring, observation, aerial filming