



ISSN 0044-5134 (Print)
ISSN 3034-5456 (Online)

Российская Академия Наук

**ЗООЛОГИЧЕСКИЙ
ЖУРНАЛ/
RUSSIAN JOURNAL
OF ZOOLOGY**

2026 Том 105 № 1 Январь

Основан в 1916 г. акад. А.Н. Северцовым

Выходит 12 раз в год

*Журнал издается под руководством
Отделения биологических наук РАН*

*Главный редактор
А.В. Суров*

Редакционная коллегия:

В.Н. Большаков, Ю.Ю. Дгебуадзе, Р.Д. Жантиев,
Е.А. Коблик, М.Р.-Д. Магомедов,
К.В. Макаров, М.В. Мина, Д.С. Павлов, О.Н. Пугачёв,
Д.Ю. Тишечкин, Н.А. Формозов (ответственный секретарь),
А.Б. Цетлин, С.Ю. Чайка, Н.С. Чернецов, А.В. Чесунов

Зав. редакцией Л.Л. Случевская

Адрес: 119334, Москва, ул. Вавилова, 34, комн. 346

Тел. 8-499-135-71-39

E-mail: zoojourn@pran.ru, zoozhurn@mail.ru

Сайт: <https://zoojournalras.ru>

Москва

ФГБУ «Издательство «Наука»



ISSN 0044-5134 (Print)
ISSN 3034-5456 (Online)

Российская Академия Наук

**ZOOLOGICHESKIY
ZHURNAL /
RUSSIAN JOURNAL
OF ZOOLOGY**

2026 Volume 105 No. 1 January

It was founded in 1916 by Academician A. N. Severtsov

It is published 12 times a year

*The journal is published under the supervision
of the Department of Biological Sciences of the Russian Academy of Sciences*

Editor-in-Chief

A. V. Surov

Editorial Board:

V.N. Bolshakov, Yu.Y. Dgebuadze, R.D. Zhantiev, E.A. Koblik,
M.R.-D. Magomedov, K.V. Makarov, M.V. Mina, D.S. Pavlov, O.N. Pugachev,
D.Y. Tishechkin, N.A. Formozov (Executive Secretary), A.B. Tsetlin,
S.Y. Chaika, N.S. Chernetsov, A.V. Chesunov

Editorial Manager L. L. Sluchevskaya

Address: 34 Vavilova St., room 346, Moscow, 119334,

Phone: 8-499-135-71-39

E-mail: zoojourn@pran.ru, zoozhurn@mail.ru

Website: <https://zoojournalras.ru>

Moscow
“Nauka” Publishers”

СОДЕРЖАНИЕ

Том 105, Номер 1, 2026

Первая находка микротурбеллярий (Plathelminthes, Rhabdocoela, Kalyptrorhynchia) байкальского происхождения в Озере Хубсугул (Хувсгел-Нуур, Монголия) <i>Р.С. Кривороткин, О.А. Тимошкин</i>	5
Новый вид щетинохвосток рода <i>Petrobius</i> Leach, 1809 (Microcoryphia, Machilidae) из Бахчисарая (Крым) <i>В.Г. Каплин</i>	12
К познанию жуков-листоедов подрода <i>Burlinius</i> Lopatin, 1965 (Coleoptera, Chrysomelidae, Styracostemmatinae, <i>Cryptocephalus</i>) с описанием нового вида с юга Дальнего Востока России <i>П.В. Романцов</i>	21
Таксономические заметки о <i>Thinodromu (Amisammus) arcuatus</i> (Stephens, 1832) и близких видах с новой синонимией (Coleoptera, Staphylinidae, Oxytelinae) <i>М.Ю. Гильденков</i>	32
Массовая миграция черной казарки (<i>Branta bernicla</i> , Anseriformes) на Онежском озере весной 2024 г. <i>Т.Ю. Хохлова, И.И. Горелов</i>	39
Становление и современное состояние московской городской популяции чомги (<i>Podiceps cristatus</i> , Podicipediformes, Aves) <i>К.В. Авилова</i>	44
Влияние возраста и смены партнера на дуэты японского журавля (<i>Grus japonensis</i> , Gruidae, Gruiformes) <i>Е.М. Славина, А.В. Клёнова, Т.А. Кашенцева, О.В. Сибирякова</i>	60
Физиологический стресс в эволюции: движитель или тормоз? <i>К.А. Роговин, Н.Ю. Васильева</i>	81
Генетическое разнообразие желтогорлой мыши (<i>Sylvaemus flavicollis</i>) на территории Беларуси <i>Е.И. Машков, Е.С. Гайдученко, Ю.М. Борисов</i>	102
Потери науки	
Эрнест Викторович Ивантер – ученый, наставник, коллега (1935–2025) <i>А.М. Макаров, А.В. Коросов</i>	119
Таблица соответствия архивных и действующих цифровых идентификаторов объектов (DOI) выпусков журнала за 2025 г.	123

Contents

Volume 105, № 1, 2026

The First Record of Microturbellarians (Plathelminthes, Rhabdocoela, Kalyptorhynchia) of Baikal Origin in Lake Khovsgol (Khovsgol-Nuur, Mongolia) <i>R.S. Krivorotkin, O.A. Timoshkin</i>	5
A New Species of Bristletails of the Genus <i>Petrobius</i> Leach, 1809 (Microcoryphia, Machilidae) from Bakhchisaray, Crimea <i>V.G. Kaplin</i>	12
To the Knowledge of the Leaf Beetle Subgenus <i>Burlinius</i> Lopatin, 1965 (Coleoptera, Chrysomelidae, Cryptocephalinae, <i>Cryptocephalus</i>), with the Description of a New Species from the South of the Russian Far East <i>P.V. Romantsov</i>	21
Taxonomic Notes on <i>Thinodromus (Amisammus) arcuatus</i> (Stephens, 1832) and Related Species with a New Synonym (Coleoptera, Staphylinidae, Oxytelinae) <i>M.Yu. Gildenkov</i>	32
Mass Migration of the Brent Goose (<i>Branta bernicla</i> , Anseriformes) on Lake Onega in the Spring of 2024 <i>T.Yu. Khokhlova, I.I. Gorelov</i>	39
Formation and Current State of the Moscow Urban Population of the Great Crested Grebe (<i>Podiceps cristatus</i> , Podicipediformes, Aves) <i>K.V. Avilova</i>	44
The Effect of Age and Pair-mate Change on Duets of Red-crowned Cranes (<i>Grus japonensis</i> , Gruidae, Gruiformes) <i>E.M. Slavina, A.V. Klenova, T.A. Kashentseva, O.V. Sibiryakova</i>	60
Physiological Stress in Evolution: A Driver or a Brake? <i>K.A. Rogovin, N.Y. Vasilieva</i>	81
Genetic Diversity of the Yellow-necked Mouse (<i>Sylvaemus flavicollis</i>) in the Territory of Belarus <i>E.I. Mashkov, E.S. Gajduchenko, Y.M. Borisov</i>	102

Obituary

Ernest Viktorovich Ivanter – Scientist, Mentor, Colleague (1935–2025) <i>A.M. Makarov, A.V. Korosov</i>	119
Table of correspondence of archived and current digital object identifiers (DOI) of the journal issues for 2025	123

**The First Record of Microturbellarians
(Plathelminthes, Rhabdocoela, Kalyptorhynchia)
of Baikal Origin in Lake Khovsgol (Khovsgol-Nuur, Mongolia)**

R.S. Krivorotkin*, O.A. Timoshkin

Limnological Institute, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Irkutsk, Russian Federation

**E-mail: roman_bio@mail.ru*

Abstract. Specimens of *Opisthocystis igori* Timoshkin, Zaytseva & Gutsol, 2009 (Family Polycystididae Graff, 1905), previously regarded as endemic to Lake Baikal, were found in Lake Khovsgol (Khovsgol-Nuur, Mongolia). An illustrated description of specimens from Lake Khovsgol is provided, along with a brief zoogeographical overview of the species. A comparison of Baikal and Khovsgol specimens reveals no significant differences in the structure and size of their stylets. Additionally, a brief report on the discovery of representatives of the family Rhynchokarlingiidae Timoshkin, 2004 (Suborder Kalyptorhynchia) is included.

Keywords: morphology, zoogeography, Khovsgol, Baikal, Kalyptorhynchia, Polycystididae, *Opisthocystis igori*, first record

Funding. Preparation of the collection and data analysis were a part of the Preparation of the collection and data analysis were a part of the Project No. FWSR-2026–0016 “The Impact of Negative Environmental Processes in the Coastal Zone of Lake Baikal on the Quality of Interstitial, Bottom, and Edge Water and, as a Consequence, on the Diversity of Species, Taxocoenoses, and Communities” (supervised by O.A. Timoshkin).

Ethics declarations. This work does not contain experimental studies of humans or vertebrates that meet the criteria of Directive 2010/63/EU.

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

Authors contribution. R.S. Krivorotkin analyzed the material and prepared the first version of the manuscript. O.A. Timoshkin prepared the whole-mount preparations and edited the manuscript.

Acknowledgements. The authors thank the employee of the Laboratory of Aquatic Invertebrate Biology of the Limnological Institute of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Dr. T. Ya. Sitnikova for collecting (July 1996) and providing a sample from Lake Khovsgol.

For Citation: Krivorotkin R.S., Timoshkin O.A. The First Record of Microturbellarians (Plathelminthes, Rhabdocoela, Kalyptorhynchia) of Baikal Origin in Lake Khovsgol (Khovsgol-Nuur, Mongolia). *Zoologicheskii zhurnal / Russian Journal of Zoology*. 2026. Vol. 105, no. 1. pp. 5–11. (In Russ.) <https://doi.org/10.7868/S3034545626010019>

Первая находка микротурбеллярий (Plathelminthes, Rhabdocoela, Kalyptorhynchia) байкальского происхождения в озере Хубсугул (Хувсгел-Нуур, Монголия)

Р.С. Кривороткин*, О.А. Тимошкин

Лимнологический институт Сибирского отделения Российской академии наук, Иркутск, Российская Федерация

**E-mail: roman_bio@mail.ru*

Аннотация. При исследовании фауны микротурбеллярий озера Хубсугул (Хувсгел-Нуур, Монголия) обнаружены особи *Opisthocystis igori* Timoshkin, Zaytseva & Gutsol, 2009 – представителя семейства Polycystididae Graff, 1905, который ранее считался эндемиком озера Байкал. Приведено иллюстрированное описание особей из озера Хубсугул, обобщены сведения о распространении. Представлено сравнение байкальских и хубсугульских особей, по строению и размерам стилета они почти идентичны. Кратко сообщено о находке представителей семейства Rhynchokarlingiidae Timoshkin, 2004 (подотряд Kalyptorhynchia).

Ключевые слова: морфология, зоогеография, Хубсугул, Байкал, Kalyptorhynchia, Polycystididae, *Opisthocystis igori*, первая находка

Финансирование. Подготовка материалов и анализ данных выполнены в рамках проекта № FWSR-2026-0016 “Влияние негативных экологических процессов в прибрежной зоне озера Байкал на качество интерстициальной, придонной и приурезовой воды и, как следствие, на разнообразие видов, таксоценозов и сообществ” (научный руководитель О.А. Тимошкин).

Соблюдение этических стандартов. Данная работа не содержит экспериментальных исследований на людях или позвоночных, соответствующих критериям Директивы 2010/63/ЕС.

Конфликт интересов. Авторы данной работы заявляют об отсутствии конфликтов интересов.

Вклад авторов. Р.С. Кривороткин проанализировал материал и подготовил первый вариант рукописи. О.А. Тимошкин подготовил препараты особей и отредактировал рукопись.

Благодарности. Авторы благодарят сотрудника лаборатории биологии водных беспозвоночных Лимнологического института Сибирского отделения Российской академии наук, проф. Т.Я. Ситникову, за сбор (июль 1996 г.) и предоставление материала из озера Хубсугул.

Для цитирования: Кривороткин Р.С., Тимошкин О.А. Первая находка микротурбеллярий (Plathelminthes, Rhabdocoela, Kalyptorhynchia) байкальского происхождения в озере Хубсугул (Хувсгел-Нуур, Монголия) // Зоологический журнал / *Russian Journal of Zoology*. 2026. Том. 105, № 1. С. 5–11. <https://doi.org/10.7868/S3034545626010019>

The species diversity of endemic kalyptorhynchian microturbellarians of Lake Baikal is remarkable. While typically two to five species of this group are found in freshwater bodies across the central Northern Hemisphere (Tokinova, Berdnik, 2013; 2023), more than 120 species have been recorded in Lake Baikal. The genus *Opisthocystis* Sekera, 1911, in particular, is noteworthy for its taxonomic diversity and ranks first among freshwater invertebrates globally. Species flock of more than 40 species of autochthonous origin was described (Sibiriakova, 1929; Timoshkin et al., 2009; 2010–2011; 2014; Zaytseva et al., 2012; Krivorotkin, Timoshkin, 2025). The only Holarctic species of this genus, *Opisthocystis goettei* (Bresslau, 1906), has not been recorded in Lake Baikal or its neighboring water bodies, but is considered to be the ancestral form of the Baikal species group of *Opisthocystis* (Timoshkin et al., 2010–2011). Previously, the distribution of *Opisthocystis* species of presumed Baikal origin outside of the lake was documented solely in the Angara River (Sibiriakova, 1929; Nasonov, 1935; Timoshkin, 2010–2011; Krivorotkin et al., 2023).

Lakes Baikal and Khovsgol share several geological and hydrological similarities, as both belong to the Baikal Rift Zone. Over 84 invertebrate species are common to both lakes (Kozhova et al., 1998) and they are currently connected via the Egiin-Gol River (Mongolia), which flows from Lake Khovsgol into the Selenga River, a major tributary of Lake Baikal. However, the microturbellarian fauna of Lake Khovsgol has not been studied, with only a brief mention of “Rhabdoceola gen. sp.” (Erbaeva et al., 2006; Table 17.1, p. 261).

This study aims to document the first record of *O. igori* from Lake Khovsgol, a species previously thought to be endemic to Lake Baikal. Additionally, a brief record of not yet identified to the species level microturbellarians from the family Rhynchokarlingiidae (Suborder Kalyptorhynchia), is provided.

Specimens were collected by Dr. T. Ya. Sitnikova during her study of the malacofauna of Lake Khovsgol in the summer of 1996 and were kindly provided for further investigation. Whole mounts were prepared using Faure-Berlese liquid immediately after sampling. Mounting, numeration of mounts and microphotography techniques were described previously (Zaytseva et al., 2022; Krivorotkin, Timoshkin, 2025). In “Material” subsection the abbreviation “wm” is used for “whole mount”, which is part of the museum number. The x and y coordinates are given for the Nikon Optiphot-2 microscope stage.

All material is stored in the Laboratory of Aquatic Invertebrate Biology (Limnological Institute, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Irkutsk, Russia).

Order Rhabdoceola

Suborder Kalyptorhynchia Graff, 1905

Family Polycystididae Graff, 1905

Genus *Opisthocystis* Sekera, 1911

Opisthocystis igori Timoshkin, Zaytseva & Gutsol, 2009

(Figs. 1, 2)

Material. Mongolia, Lake Khovsgol (Khovsgol-Nuur) (exact locality unknown), depth 18–25 m, July 1996. Specimens Nos. 1, 2: wm No. 1–000796: No. 1: x = 32, y = 93; No. 2: x = 32, y = 92. Specimens Nos. 3, 4: wm No. 2–000796: No. 3: x = 20, y = 99; No. 4: x = 24, y = 93.5. Specimens Nos. 5, 6: wm No. 3–000796: No. 5: x = 19, y = 94; No. 6: x = 22, y = 91.

Description. Body length 910–1370 μm (average 1045 μm , $n = 5$), width 400–900 μm (average 615 μm , $n = 5$). Eyes present. Pharynx of specimen No. 3 130 \times 165 μm in diameter. Proboscis of the same specimen 115 μm long and 175 μm wide. Stylet of usual shape for the species: straight in proximal 3/4 of its length, corkscrew-shaped twisted at the border of distal 1/4 (Figs. 1A–1E; 2A, 2C–2G). Stylet length 320–375 μm (average 335 μm , $n = 6$). Length of straight (proximal) part of stylet before the bend 190–255 μm (average 215 μm , $n = 6$). Length of spirally twisted (distal) part to the center of distal opening 110–130 μm (average 125 μm , $n = 6$). Proximal opening of stylet 35–40 μm in diameter (average 37 μm , $n = 6$) with well-defined rim. Funnel-shaped constriction more or less pronounced. Width of stylet of specimen No. 1 under funnel 21 μm ; in center of straight part of stylet 13 μm ; in proximal part of distal curl 11 μm ; near distal end 8 μm . Distal opening oval-drop-shaped (Figs. 1F–1J; 2B), 15–20 μm long (average 17 μm , $n = 6$) and 6–9 μm wide (average 7.5 μm , $n = 5$). Cocoon of specimen No. 6 orange, round, 265 μm in diameter; cocoon surface covered with grooves, wall thickness 3 μm .

Comparison. The body structure, stylet morphology and its main measurements (length, funnel diameter, distal opening diameter) of *O. igori* from Lake Baikal (Timoshkin et al., 2009) and Lake Khovsgol are very similar (Table 1).

Remarks. Only one specimen (No. 6) of the six studied worms had a cocoon. Additionally, another dried specimen with a cocoon was found on wm No. 3–000796.

Geographical distribution. The only station where the specimens of *O. igori* were found is the sandy substrate of the coastal zone of Bol’shiye Koty Bay (Southern Baikal), depth of 1.5–2.5 m (Timoshkin et al., 2009). The exact location of the species’ record in Lake Khovsgol is unknown (only the depth of 18–25 m is indicated).

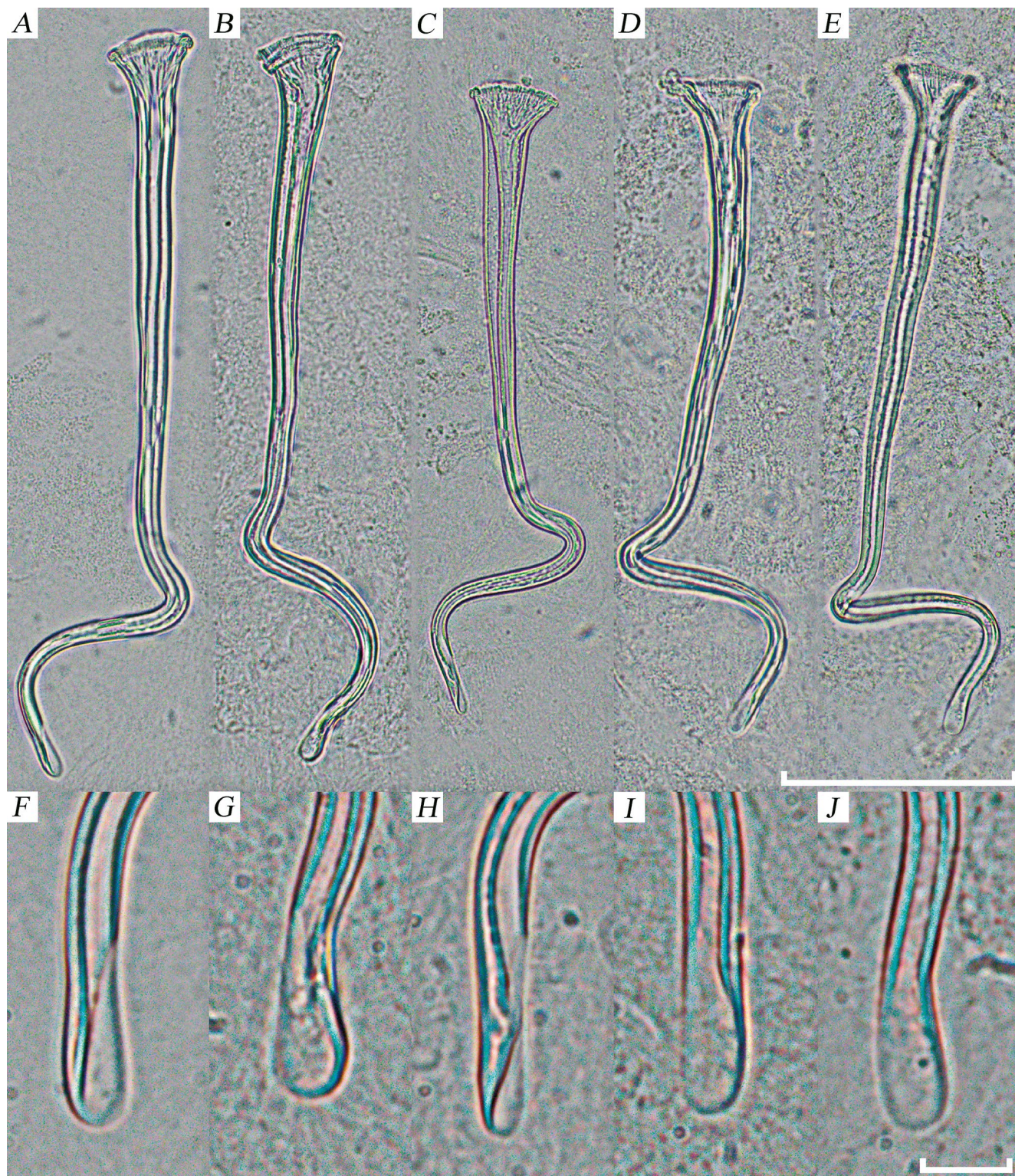


Fig. 1. *Opisthocystis igori* Timoshkin, Zaytseva & Gutsol, 2009 from Lake Khovsgol, microphotographs of stylets (A–E) and their distal ends (F–J): A, F – specimen No. 1; B, G – specimen No. 2; C, H – specimen No. 4; D, I – specimen No. 3; E, J – specimen No. 5. Scale bars, μm : A–E – 100; F–J – 10.

Рис. 1. *Opisthocystis igori* Timoshkin, Zaytseva & Gutsol, 2009 из озера Хубсугул, микрофотографии стилетов (A–E) и их дистальных концов (F–J): A, F – особь № 1; B, G – особь № 2; C, H – особь № 4; D, I – особь № 3; E, J – особь № 5. Масштаб, мкм: A–E – 100; F–J – 10.

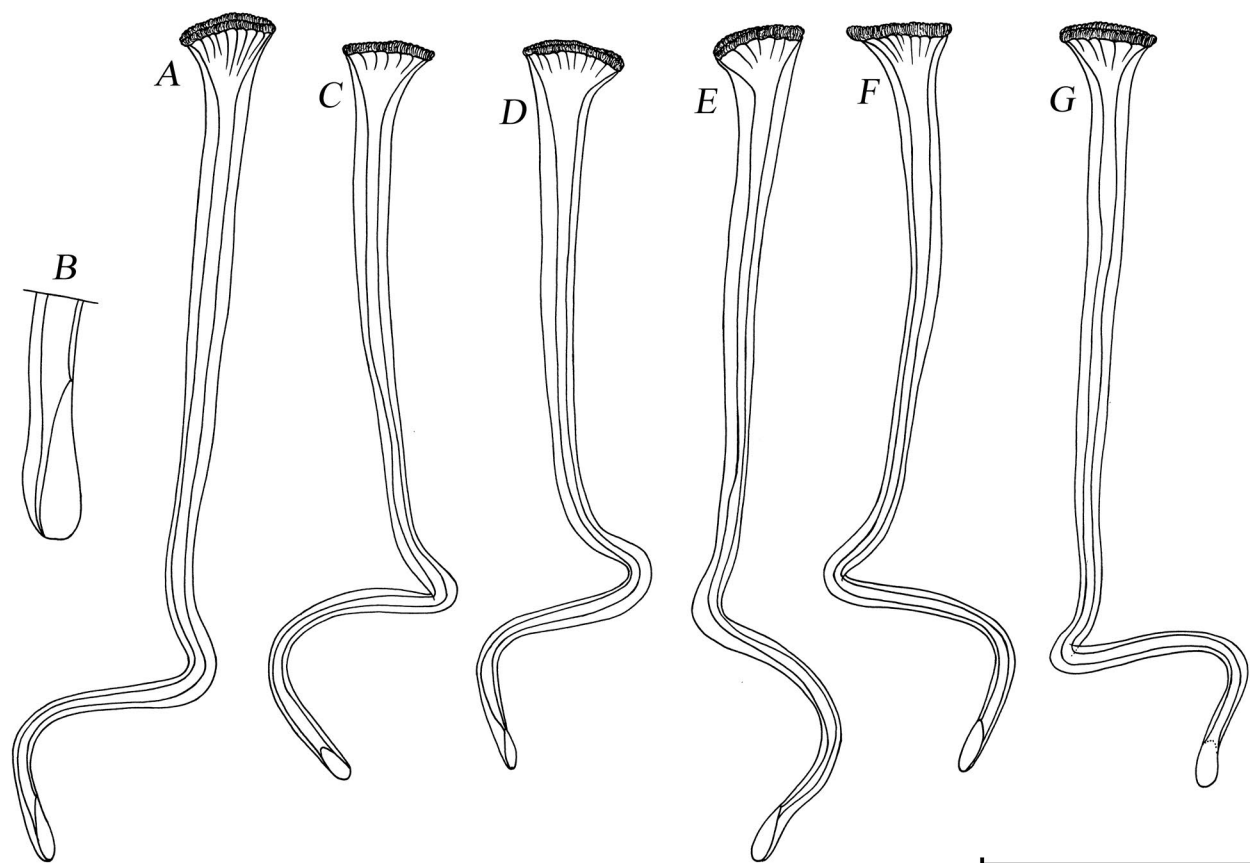


Fig. 2. *Opisthocystis igori* Timoshkin, Zaytseva & Gutsol, 2009 from Lake Khovsgol, drawings of stylets (A, C–G) and distal end (B): A, B – specimen No. 1; C – specimen No. 6; D – specimen No. 4; E – specimen No. 2; F – specimen No. 3; G – specimen No. 5. Scale bar, μm : A, C–G – 100; B – 40.

Рис. 2. *Opisthocystis igori* Timoshkin, Zaytseva & Gutsol, 2009 из озера Хубсугул, рисунки стилетов (A, C–G) и дистального конца (B): A, B – особь № 1; C – особь № 6; D – особь № 4; E – особь № 2; F – особь № 3; G – особь № 5. Масштаб, мкм: A, C–G – 100; B – 40.

Table 1. Comparison of the sizes of certain morphological structures of *Opisthocystis igori* Timoshkin, Zaytseva & Gutsol, 2009 from Lakes Baikal and Khovsgol

Таблица 1. Сравнение размеров некоторых морфологических структур *Opisthocystis igori* Timoshkin, Zaytseva & Gutsol, 2009 из озер Байкал и Хубсугул

Feature, μm	Specimens from Lake Baikal (Timoshkin et al., 2009)	Specimens from Lake Khovsgol (this paper)
Body length	900–1200	910–1370, average 1045 ($n = 5$)
Body width	400–500	400–900, average 615 ($n = 5$)
Pharynx diameter	152 ($n = 1$)	130 × 165 ($n = 1$)
Proboscis length and width	195–215 × 90–150	115 × 175 ($n = 1$)
Stylet length	335.8 ($n = 1$)	320–375, average 335 ($n = 6$)
Stylet length from proximal opening to twisted part	250 ($n = 1$)	190–255, average 215 ($n = 6$)
Proximal opening diameter	35.1 ($n = 1$)	35–40, average 37 ($n = 6$)
Distal opening length	23.4 ($n = 1$)	15–20, average 17 ($n = 6$)
Distal opening width	7.8 ($n = 1$)	6–9, average 7.5 ($n = 5$)
Coccon diameter	208 × 195 ($n = 1$)	265 ($n = 1$)

In addition to *O. igori*, microturbellarians of the family Rhynchokarlingiidae Timoshkin, 2004 (mostly juveniles) were found in the whole mounts from Khovsgol. One adult specimen of Rhynchokarlingiidae exhibited a cuticular armature consisting of numerous rods, possibly connected by a common arcuate base. This feature somewhat resembles the copulatory organ in representatives of *Dalyellia* Fleming, 1822 (family Dalyelliidae Graff, 1905). Further sampling is needed to fully explore the microturbellarian fauna of Lake Khovsgol.

The discovery of microturbellarians of presumed Baikal origin in Lake Khovsgol raises important questions about past hydrographic connections of both lakes and the potential spread of Baikal endemics into this Mongolian lake. Given the small size of these microturbellarians and their lifestyle, it seems unlikely that they could have entered Lake Khovsgol via the current hydrographic connection between the lakes (as they are incapable of overcoming such distances against river currents). This issue remains open for further investigation.

REFERENCES

1. Erbaeva E.A., Kozhova O.M., Safronov G.P. The fauna of bottom invertebrates of Lake Hövsgöl // *The Geology, Biodiversity and Ecology of Lake Hovsgol (Mongolia)*. Goulden C.E., Sitnikova T. Ya., Gelhaus J., Boldgiv B. (Eds.). Leiden: Backhuys Publishers, 2006. P. 259–278.
2. Kozhova O.M., Erbaeva E.A., Safronov G.P. Comparative analysis of the benthic fauna of Baikal and Khovsgol // *Sibirskiy ekologicheskiy zhurnal*. 1998. Vol. 5. P. 391–396. (In Russ.)
3. Krivorotkin R.S., Timoshkin O.A. New and rare species of microturbellarians of the genus *Opisthocystis* Sekera, 1911 (Plathelminthes, Kalyptorhynchia, Polycystididae) from Lake Baikal // *Zoologicheskiy zhurnal*. 2025. Vol. 104. No. 6. P. 3–25. (In Russ.) <https://doi.org/10.31857/S0044513425060014>
4. Krivorotkin R.S., Zaytseva E.P., Timoshkin O.A. First data on the fauna of microturbellarians (Plathelminthes, Rhabditophora) of the Boguchansky Reservoir of the Angara River. 1. Proboscis ciliated worms (Kalyptorhynchia) of Baikal origin with a description of three new species of the Rhynchokarlingiidae family // *Zoologicheskiy zhurnal*. 2023. Vol. 102. No. 9. P. 980–999. (In Russ.) <https://doi.org/10.31857/S0044513423090076>
5. Nasonov N.V. Ueber den Heliotropismus der Turbellaria rhabdocoelida des Baikalsees // *Trudy laboratorii eksperimental'noj zoologii i morfologii zhivotnykh AN SSSR*. 1935. Vol. 4. P. 195–203. (In Germ.)
6. Sibiriakova O.A. Fauna of Turbellaria Rhabdocoelida of the Angara River // *Russkiy gidrobiologicheskiy zhurnal*. 1929. Vol. 8. No. 8–9. P. 237–350. (In Russ.)
7. Timoshkin O.A., Popova O.V., Lukhnev A.G., Zaytseva E.P. Fauna and distribution features of microturbellarians in the splash zone of Lake Baikal with a description of new species of the genus *Opisthocystis* (Plathelminthes, Turbellaria, Kalyptorhynchia) // *Zoologicheskiy zhurnal*. 2014. Vol. 93. No. 3. P. 412–425. (In Russ.) <https://doi.org/10.7868/S0044513414030167>
8. Timoshkin O.A., Zaytseva E.P., Gutsol M.V. New species of microscopic psammophilic turbellarians of the genus *Opisthocystis* (Plathelminthes, Turbellaria, Kalyptorhynchia) from Lake Baikal // *Zoologicheskiy zhurnal*. 2009. Vol. 88. No. 4. P. 398–413. (In Russ.)
9. Timoshkin O.A., Zaytseva E.P., Gutsol M.V., Teresa E.P. New and poorly studied species of the genus *Opisthocystis* Sekera, 1911 (Plathelminthes, Turbellaria, Kalyptorhynchia: Polycystididae) from Lake Baikal with preliminary data on their karyotypes and “On Set Logger” data on the bottom water temperature of the shallow zone of Southern Baikal // *Index of Animal Species Inhabiting Lake Baikal and its Catchment Area*. Timoshkin O.A. et al. (Eds.). Vol. 2: *Basins and Channels in the South of East Siberia and North Mongolia*. Novosibirsk: Nauka, 2010–2011. P. 1105–1164. (In Russ.)
10. Tokinova R.P., Berdnik S.V. Ciliated worms (Plathelminthes, “Turbellaria”) of the Kaban lake system (Kazan) // *Uchenye zapiski Kazanskogo universiteta. Seriya: Estestvennye nauki*. 2013. Vol. 155. No. 3. P. 195–207. (In Russ.)
11. Tokinova R.P., Berdnik S.V. Annotated checklist of free-living flatworms (Plathelminthes: Catenulida, Rhabditophora) of the Volga–Kama basin, Russia // *Zoosystematica Rossica*. 2023. Vol. 31. No. 2. P. 310–328. <https://doi.org/10.31610/zsr/2023.32.2.310>
12. Zaytseva E.P., Krivorotkin R.S., Timoshkin O.A. New species of microscopic psammophilic turbellarians of *Coulterella*, *Cohenella* and *Linella* genera (Plathelminthes, Kalyptorhynchia, Rhynchokarlingiidae) from Lake Baikal // *Zoologicheskiy zhurnal*. 2022. Vol. 101. No. 12. P. 1323–1336. (In Russ.) <https://doi.org/10.31857/S0044513422120133>
13. Zaytseva E.P., Timoshkin O.A., Gutsol M.V., Lukhnev A.G. New, rare and poorly studied species of the genera *Opisthocystis* and *Gyratrix* (Plathelminthes, Turbellaria, Kalyptorhynchia) from Lake Baikal // *Zoologicheskiy zhurnal*. 2012. Vol. 91. No. 6. P. 648–656. (In Russ.)

Сведения об авторах

Роман Сергеевич Кривороткин – младший научный сотрудник лаборатории биологии водных беспозвоночных, Лимнологический институт Сибирского отделения Российской академии наук, Иркутск, Российская Федерация;

E-mail: roman_bio@mail.ru;

<https://orcid.org/0000-0002-2567-6600>

Олег Анатольевич Тимошкин – доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник, заведующий лабораторией биологии водных беспозвоночных, Лимнологический институт Сибирского отделения Российской академии наук, Иркутск, Российская Федерация;

E-mail: tim@lin.irk.ru;

<https://orcid.org/0000-0001-6476-0074>

Поступила в редакцию 06.11.2025

После доработки 18.01.2026

Принята к публикации 27.01.2026

About the authors

Roman Sergeevich Krivorotkin – junior research scientist of Laboratory of Aquatic Invertebrate Biology, Limnological Institute of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Irkutsk, Russian Federation;

E-mail: roman_bio@mail.ru;

<https://orcid.org/0000-0002-2567-6600>

Oleg Anatolievich Timoshkin – Dr. of Sci. in Biology, leading research scientist, Head of Laboratory of Aquatic Invertebrate Biology, Limnological Institute of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Irkutsk, Russian Federation;

E-mail: tim@lin.irk.ru;

<https://orcid.org/0000-0001-6476-0074>

Received November 06, 2025

Revised January 18, 2026

Accepted January 27, 2026

УДК 595.715.1

DOI: 10.7868/S3034545626010025

Оригинальная статья

Новый вид щетинохвосток рода *Petrobius* Leach, 1809 (Microcoryphia, Machilidae) из Бахчисарая (Крым)

В. Г. Каплин

Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений

Санкт-Петербург, г. Пушкин, Российская Федерация

e-mail: ctenolepisma@mail.ru

Аннотация. Петрофильный евро-неарктический род *Petrobius* Leach, 1809 включает 8 видов, распространенных в открытых каменистых местообитаниях на севере Америки и Европы, а также в Средиземноморье и Причерноморье. Описан новый вид *Petrobius bakhchisaraiensis* sp. n., наиболее сходный с кавказскими и крымскими представителями рода (*P. caucasicus* Kaplin, 2010; *P. crimaeus* Kaplin, 1983 и *P. montanus* Kaplin, 2021), от которых он отличается окраской и строением органов зрения, а также морфологией нижнечелюстных щупиков, кокситов IX сегмента брюшка и морфологией полового аппарата самцов.

Ключевые слова: распространение, таксономия, Северная Америка, Северная и Южная Европа, Средиземноморье, Причерноморье

Финансирование. Исследования проведены в рамках государственного задания по теме 1021052806501–9–4.1.6 лаборатории фитосанитарной диагностики и прогнозов Всероссийского НИИ защиты растений “Цифровизация, картирование, мониторинг и прогноз в области изучения биоразнообразия агроландшафтов и агроэкосистем с учетом новых угроз (FGEU-2022-0002)”.

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

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

Благодарности. Выражаю благодарность рецензентам за ценные замечания и редактирование текста статьи.

Ссылка для цитирования: Каплин В. Г. Новый вид щетинохвосток рода *Petrobius* Leach, 1809 (Microcoryphia, Machilidae) из Бахчисарая (Крым) // Зоологический журнал / *Russian journal of zoology*. 2026. Том. 105, № 1. С. 12–20. <https://doi.org/10.7868/S3034545626010025>

A New Species of Bristletails of the Genus *Petrobius* Leach, 1809 (Microcoryphia, Machilidae) from Bakhchisaray, Crimea

V.G. Kaplin*

All-Russia Institute of Plant Protection, Saint-Petersburg, Pushkin, Russian Federation

*e-mail: ctenolepisma@mail.ru

Abstract. The petrophilic Euro-Nearctic genus *Petrobius* Leach, 1809 includes eight described species found in open rocky habitats in North America, Europe, the Mediterranean, and the Black Sea region. *Petrobius bakhchisaraiensis* sp. n. is most similar to the species of this genus from the Caucasus and Crimea: *P. caucasicus* Kaplin, 2010; *P. crimaeus* Kaplin, 1983; and *P. montanus* Kaplin, 2021. All these species differ from one another in the coloration and structure of the eyes and ocelli, the maxillary palps, the coxites of abdominal segment IX, and the male genitalia.

Keywords: distribution, taxonomy, North America, Northern and Southern Europe, Mediterranean, Black Sea region

Funding. This work was supported by the All-Russian Institute of Plant Protection according to research project No. FGEU-2022–0002.

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

Conflict of interests. As author of this work, I declare that I have no conflicts of interest.

Acknowledgements. I am grateful to the reviewers for their valuable comments and proposals on the manuscript.

For Citation: Kaplin V.G. A New Species of Bristletails of the Genus *Petrobius* Leach, 1809 (Microcoryphia, Machilidae) from Bakhchisaray, Crimea. *Zoologicheskij zhurnal / Russian journal of zoology*. 2026. Vol. 105, no. 1. pp. 12–20 (In Russ.) <https://doi.org/10.7868/S3034545626010025>

В европейско-неарктическом роде *Petrobius* Leach, 1809, который относится к подсемейству Petrobiinae (Machilidae) и для которого характерно отсутствие чешуек на жгутике усиков, описано 8 видов: *P. maritimus* (Latreille, 1832); *P. adriaticus* (Verhoeff, 1910); *P. brevistylis* Carpenter, 1913; *P. ponticus* Wygodzinsky, 1959; *P. artemisiae* Mendes, 1980; *P. crimaeus* Kaplin, 1983; *P. caucasicus* Kaplin, 2010 и *P. montanus* Kaplin, 2021. Их парные глазки подошвообразные, расположены перед глазами, II–V кокситы брюшка с 2 + 2 втяжными пузырьками у самцов и самок, уростерниты крупные, тупоугольные, яйцеклад самки длинный, тонкий, членистый, без копательных шипов. Живут в открытых каменистых ландшафтах на северо-востоке и востоке Северной Америки (США, Канада), на южном побережье Гренландии и прилежащих островах Атлантики, а также в Северной Европе (побережья Ирландии, Великобритании, Франции, Норвегии, Финляндии (Delany, 1954; Bergersen et al., 2014)), в Средиземноморье (Хорватия, Италия, Мальта) и Причерноморье (Турция, Крым) (Mendes, 1990).

В подсемействе Petrobiinae, включающем десять описанных родов, по морфологическому строению к роду *Petrobius* близок лишь один род – *Parapetrobius* Mendes, 1980 с одним видом, описанным из Азорских островов (Mendes, 1980). Эти роды различаются лишь количеством и расположением втяжных пузырьков на кокситах брюшка. У самцов и самок рода *Parapetrobius* I–VII брюшные кокситы с одной парой втяжных пузырьков, а у видов рода *Petrobius* II–V кокситы брюшка с двумя их парами. По строению органов зрения с ними сходен также род *Kerkiratrobium* Vach de Roca et al., 2010. Этот монотипический род был описан по двум самцам с острова Корфу в Ионическом море (Греция). Для него, как и для рода *Parapetrobius*, характерно наличие одной пары втяжных пузырьков на I–VII брюшных кокситах, однако виды рода *Kerkiratrobium* существенно отличаются от видов родов *Petrobius* и *Parapetrobius* по строению параметров самцов (Vach de Roca et al., 2010).

При обработке материалов, собранных на склоне с каменистыми выступами осадочных пород

на окраине г. Бахчисарая и зафиксированных в 75% этиловом спирте, выявлены три самца и три самки нового вида рода *Petrobius*. После измерения и описания под микроскопом МБС-10 в чашке Петри в этаноле, один самец и одна самка были расчленены и смонтированы в постоянные слайды на предметных стеклах в жидкости Фора для изучения под микроскопом БИОМЕД. Их описание приведено ниже. Основные рисунки выполнены с препаратов под микроскопом с помощью рисовального аппарата РА-5. Голотип и паратипы нового вида хранятся в коллекции Всероссийского НИИ защиты растений, С.-Петербург (г. Пушкин).

Отряд Microcoryphia Verhoeff, 1904

Семейство Machilidae Grassi, 1888

Подсемейство Petrobiinae Kaplin, 1985

Род *Petrobius* Leach, 1809

Type species *Petrobius maritimus* (Leach, 1809).

Этимология. Новый вид *Petrobius bakhchisaraiensis* sp. n. назван именем крымского города, в котором он обнаружен.

The new species *Petrobius bakhchisaraiensis* sp. n. is named after the Crimean city where it was discovered.

Petrobius bakhchisaraiensis Kaplin sp. n.

(рис. 1–2)

М а т е р и а л. Крым, Бахчисарай, юго-восточная окраина, скалистые выступы известняка, 44°44' N, 33°54' E, 07.10.2021 (В.Г. Каплин). Голотип, (в препаратах); паратипы, 2 ♂♂ и 3 ♀♀ (1 ♀ в препаратах).

О п и с а н и е. Длина тела (без учета каудального филемента, церок и усиков) самцов 9.6–10.7, самок 11.0–13.5 мм, ширина соответственно 2.3–2.4 и 2.6–2.9 мм. Длина церок около 4.1 и 5.0 мм (0.42 и 0.38 длины тела), а длина сохранившейся части усиков у самцов 13.5–15.0 мм, у самок – около 14–15 мм, что в 1.3–1.5 раза длиннее тела без учета каудального филемента, церок и яйцеклада.

Длина яйцеклада 3.8–4.5 мм. Общая окраска тела беловатая. Лапки, голени, верхние и нижние челюсти, участки головы вокруг глаз, основания и ножки усиков с коричнево-фиолетовым пигментом, остальная часть тела практически без пигмента. Жгутики усиков лишены чешуек, имеющих на остальной части тела. На верхней стороне тела чешуйки коричневые, на нижней – более светлые.

Отношение длины к ширине базального членика и ножки усиков у самца и самки составляет соответственно 1.4–1.5 и 0.6–0.7 (рис. 1, 1). Прилежащие к ним членики жгутика усиков у самца и самки с одним поперечным рядом сравнительно крупных щетинок. Дистальные цепочки жгутика усиков у самца и самки – 12–20-члениковые.

Сложные глаза почти черные, соприкасающиеся, парные глазки светло-серые. Отношение длины к ширине глаза у самцов 1.16–1.18, у самок около 1.08. Отношение длины линии контакта сложных глаз к их длине у самцов около 0.75, у самок 0.70. Парные глазки поперечные, подошвообразные; ширина глазка у обоих полов в 2.8–3.0 раза больше его длины. Расстояние между внутренними краями парных глазков у самца и самки 0.12–0.15, а между их наружными боковыми краями – 0.96–0.98 общей ширины глаз (рис. 1, 2).

Нижнечелюстные щупики 7-члениковые. Отношение длин апикального и преапикального члеников нижнечелюстных щупиков у обоих полов составляет 0.63–0.66, а отношение длин их 5-го и 4-го члеников – 1.46–1.50. Дорсальная поверхность 7-го, 6-го и 5-го члеников щупиков у самок соответственно с 10–13, 12–14 и 5 слабопигментированными зубьевидными щетинками, а у самцов – с 10–12, 11–13 и 3–4 аналогичными щетинками. Дорсальная и вентральная поверхности 4-го и 5-го члеников нижнечелюстного щупика самцов с множеством слабопигментированных удлиненных сравнительно тонких щетинок (рис. 1, 3).

Апикальный членик нижнегубных щупиков удлиненно-овальный, отношение его длины к ширине составляет у самцов 3.3–3.4, у самок – 3.0–3.1. Дистальная поверхность этого членика у обоих полов

Таблица 1. Отношение длины к ширине сегментов ног *Petrobius bakhchisaraiensis* sp. n.

Table 1. Ratio of the length to width of the leg segments in *Petrobius bakhchisaraiensis* Kaplin sp. n.

Сегмент Segment	Пара ног / Pair of legs					
	передняя / fore		средняя / middle		задняя / hind	
	Самец / Male	Самка / Female	Самец / Male	Самка / Female	Самец / Male	Самка / Female
Лапка / Tarsus	5.50	5.75	5.38	5.33	7.05	6.83
Голень / Tibia	2.78	2.85	2.72	2.50	3.47	3.42
Бедро / Femur	2.19	2.18	2.32	2.18	2.67	2.64

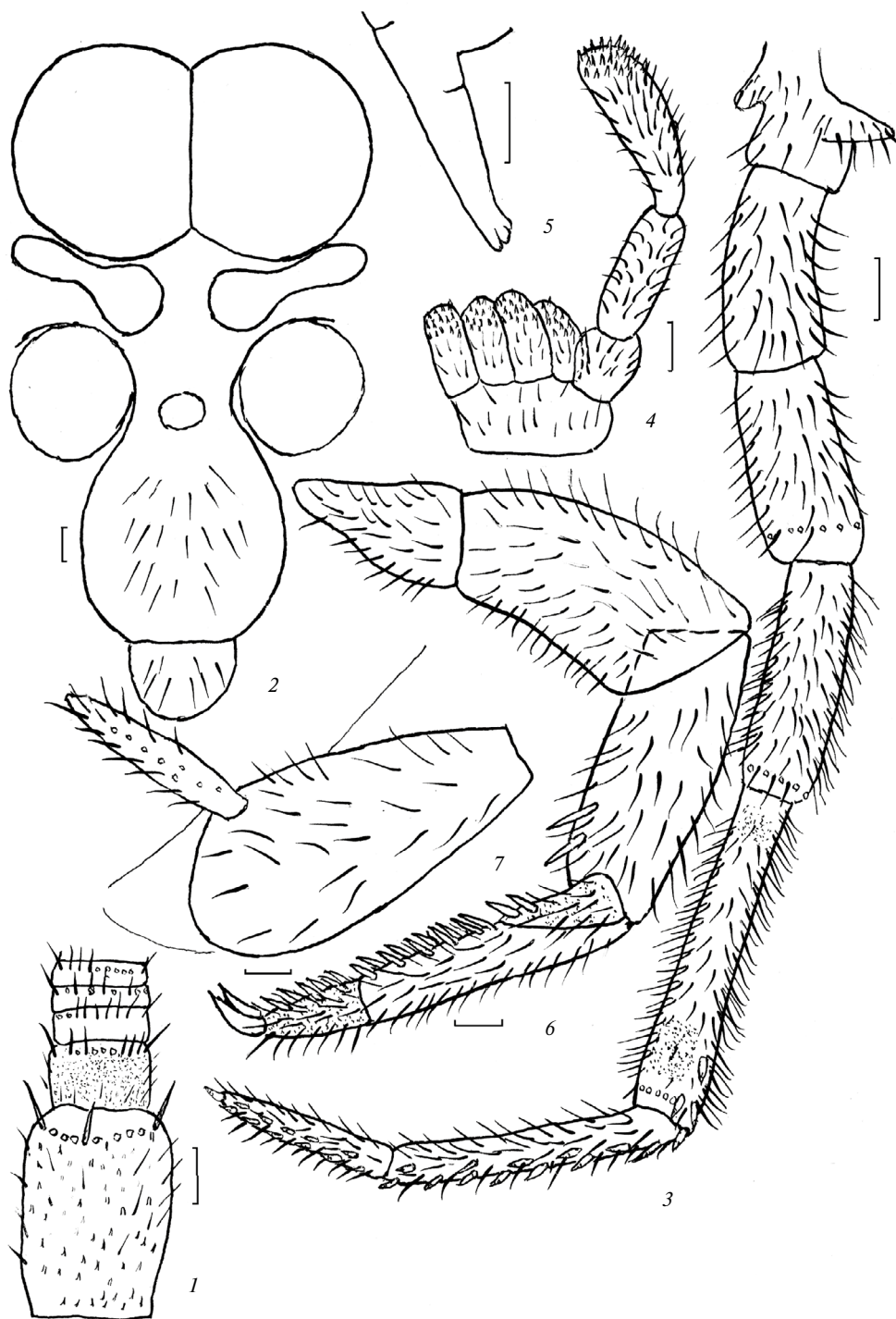


Рис. 1. *Petrobius bakhchisaraiensis* sp. n., детали строения самца (голотип): 1 – основной членик (скапус), ножка (педигеллус) и три базальных членика жгутика усика; 2 – сложные глаза, парные и непарные глазки, основания усиков, наличник и верхняя губа (вид спереди); 3 – нижнечелюстной шупик; 4 – нижнегубной шупик и часть нижней губы; 5 – дистальная часть верхней челюсти; 6 – лапка, голень, бедро и вертлуг передней ноги; 7 – тазик задней ноги с грифельком. Масштаб 0.1 мм

Fig. 1. *Petrobius bakhchisaraiensis* sp. n., details of the male structure (holotype): 1 – scapus, pedicellus, and three basal flagellomeres of antennae; 2 – compound eyes, paired and unpaired ocelli, antenna bases, clypeus, and the upper lip (front view); 3 – maxillary palp; 4 – labial palp and part of the lower lip; 5 – distal part of mandible; 6 – foreleg (tarsus, tibia, femur and trochanter); 7 – hind coxa with coxal stylus. Scale bar 0.1 mm

Таблица 2. Количество бесцветных игловидных опорных щетинок на вентральной стороне сегментов ноги *Petrobius bakhchisaraiensis* sp. n.

Table 2. Number of colorless needle-like support bristles on the ventral side of the leg segments in *Petrobius bakhchisaraiensis* sp. n.

Сегмент Segment		Пара ног / Pair of legs					
		передняя / fore		средняя / middle		задняя / hind	
		Самец Male	Самка Female	Самец Male	Самка Female	Самец Male	Самка Female
Членики лапки / Articles of tarsus	первый first	2	2	4	3–4	5–6	6
	второй second	10	8	12–14	12	14	16
	третий third	6	3–4	8	6–8	6	6–8
Голень / Tibia		2	1	4	5–6	4	6–10
Бедро / Femur		0	0	1	0	0–1	0

с 20–24 крупными сенсорными конусами (рис. 1, 4). Вершины верхних челюстей у самцов и самок с тремя слабо выраженными лопастями (рис. 1, 5).

Голени и бедра всех ног немного расширенные. Отношения длины к ширине бедра, голени и лапки показаны в табл. 1. Отношение длины 3-го членика задней лапки к ее общей длине у обоих полов около 0.30, а средние ноги немного короче передних. Задние ноги (включая лапку, голень, бедро, вертлуг и тазик) длиннее средних ног в 1.22 раза, передних ног – в 1.17 раза у самцов, и соответственно в 1.14 и 1.12 раза у самок. Лапки, голени и бедра с вентральными опорными игловидными бесцветными щетинками, количество которых показано в табл. 2 и на рис. 1, 6. У обоих полов их наибольшее число на 2-м членике средних и задних лапок. Сенсорные поля на бедрах отсутствуют. Тазики средних и задних ног с грифельками длиной 0.55–0.65 мм. У обоих полов отношение их длины к ширине средних тазиков 1.3, задних – 1.2 (рис. 1, 7).

Церки и каудальный филамент 18–20-члениковые. Вершина церки с двумя опорными шипами, один из которых сравнительно большой и длинный, направлен наружу, а второй маленький, отклоняющийся в сторону и легко обламывающийся, направлен в сторону каудального филемента. Дистальные 14 члеников церок с четырьмя рядами чешуек; вершины 2–8-го члеников с двумя латеральными крупными и утолщенными в основании опорными щетинками. Вершины следующих восьми члеников с тремя–четырьмя наружными и одной внутренней опорными щетинками.

Кокситы I, VI и VII сегментов брюшка у обоих полов с 1 + 1 втяжным пузырьком, а кокситы II–V сегментов – с 2 + 2 пузырьками. Пара внутренних лопастей между втяжными пузырьками кокситов

VII сегмента брюшка у самок выступает вперед за пузырьки. Отношение ширины каждой из лопастей к длине – 1.5. Отношения длин стернитов, кокситов, грифельков брюшка и их апикальных игл, а также размеры вершинного угла уростернитов приведены в табл. 3. Кокситы и тергиты у обоих полов без сублатеральных крупных щетинок.

Половой аппарат самца с одной парой парамер, слегка выступающих за вершину терминального членика пениса (примерно на 0.09 его длины). Парамеры снизу и на внутренней боковой поверхности с множеством тонких коротких щетинок. Пенис немного не доходит до вершин кокситов IX. Базальный членик пениса заметно длиннее терминального, отношение их длин составляет около 1.15. Длина терминального членика пениса в 1.9 раза больше его ширины. Терминальный членик пениса со щетинками, наиболее густыми и удлиненными в его апикальной части (рис. 2, 1).

Яйцеклад самки сравнительно тонкий и длинный, значительно выступает за вершины грифельков IX сегмента брюшка. Передние гонапофизы яйцеклада 69-члениковые, задние – 71-члениковые. Два базальных членика передних гонапофизов и примерно 22 членика задних гонапофизов голые, без щетинок. Длина апикальных игл передних и задних гонапофизов равна общей длине их четырех или пяти дистальных члеников (рис. 2, 2–4). Апикальные членики передних гонапофизов, кроме вершинных игл, также с двумя сравнительно длинными боковыми и 10–12 короткими щетинками; а апикальные членики задних гонапофизов с одной удлиненной и 9–10 короткими щетинками. 2–5-й членики передних гонапофизов с двумя боковыми длинными щетинками, 6–10-й членики с тремя–четырьмя такими щетинками.

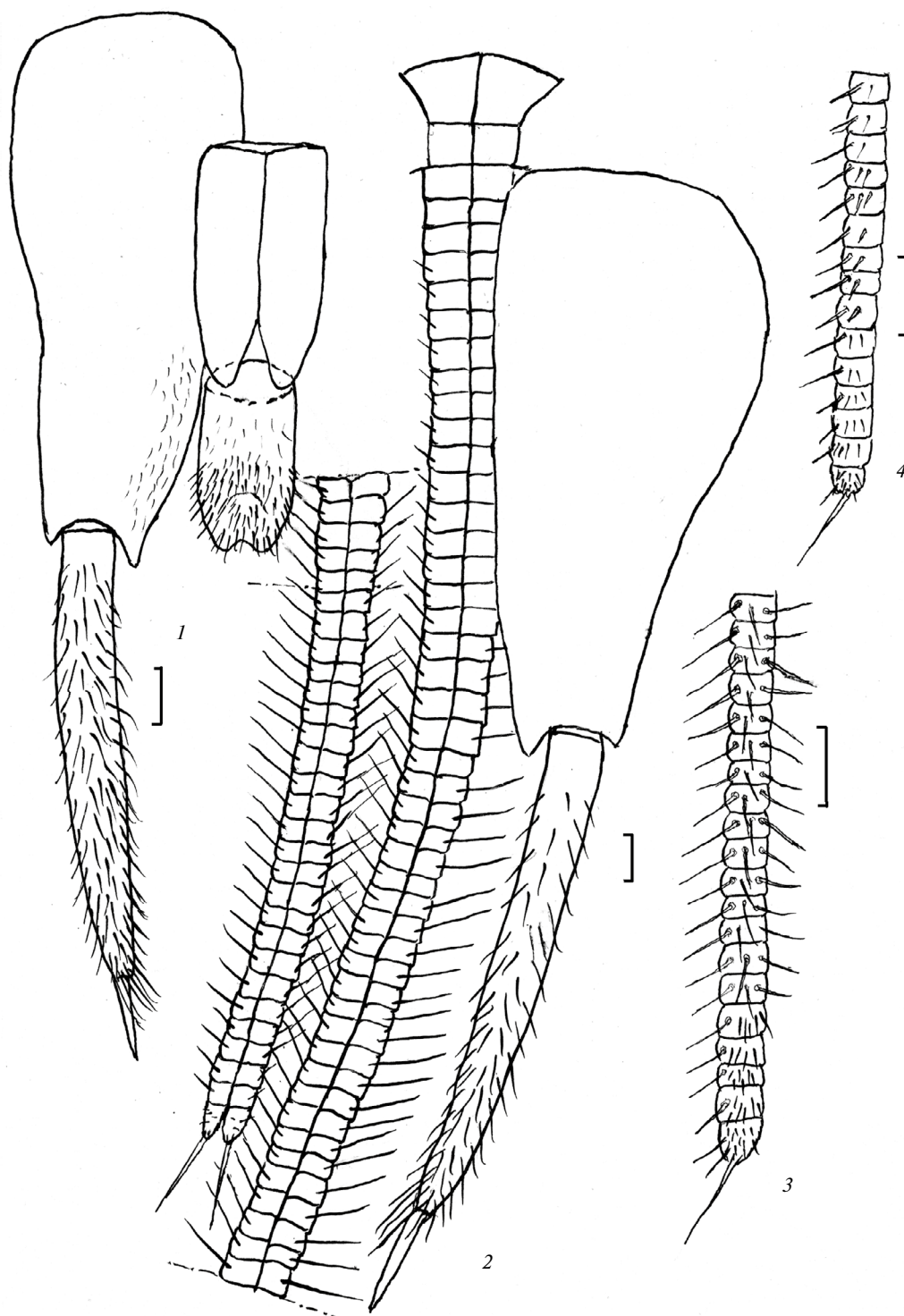


Рис. 2. *Petrobius bakhchisaraiensis* sp. n., детали строения полового аппарата самца (голотип) и самки (паратип): 1 – пенис, парамеры и коксит IX сегмента брюшка самца с грифельком; 2 – яйцеклад и коксит IX сегмента брюшка самки с грифельком; 3 – дистальная часть переднего гонапофиза яйцеклада; 4 – то же, заднего гонапофиза. Масштаб 0.1 мм

Fig. 2. *Petrobius bakhchisaraiensis* sp. n., details of structure of male's (holotype) and female's (paratype) sexual apparatus: 1 – penis, parameres, and urocoxite IX of male with stylus; 2 – ovipositor and urocoxite IX of female with stylus; 3 – distal part of anterior gonapophysis of the ovipositor; 4 – the same, of posterior gonapophysis. Scale bar 0.1 mm

Таблица 3. Соотношения длин брюшных стернитов, кокситов, грифельков и их апикальных игл, вершинный угол уростернитов *Petrobius bakhchisaraiensis* sp. n.

Table 3. Ratios of lengths of urosternites, urocoxites, styli and their apical spines, ultimate angle of urosternites in *Petrobius bakhchisaraiensis* sp. n.

Сегмент брюшка Urite	Уростернит/ урококсит Urosternite/ urocoxite		Грифелек (без апикальной иглы)/ коксит Stylus (without apical spine)/urocoxite		Апикальная игла/ грифельек Apical spine/stylus		Вершинный угол уростернита, градусы Ultimate angle of urosternite, degrees	
	Самец Male	Самка Female	Самец Male	Самка Female	Самец Male	Самка Female	Самец Male	Самка Female
I	0.31	0.33	—	—	—	—	155	132
II	0.69	0.70	0.64	0.60	0.28	0.35	114	112
III	0.71	0.74	0.65	0.61	0.28	0.31	123	120
IV	0.69	0.73	0.58	0.60	0.31	0.34	120	108
V	0.70	0.76	0.61	0.58	0.29	0.35	114	106
VI	0.72	0.78	0.58	0.54	0.32	0.36	105	102
VII	0.64	0.67	0.58	0.57	0.30	0.31	110	133
VIII	0.37	—	0.70	0.73	0.31	0.34	136	—
IX	—	—	0.81	0.86	0.17	0.20	—	—

Таблица 4. Основные морфологические различия *Petrobius bakhchisaraiensis* Kaplin sp. n., *P. crimaeus* Kaplin, 1983, *P. caucasicus* Kaplin, 2010 и *P. montanus* Kaplin, 2021 (Каплин, 1983, 2010; Каплин, 2021)

Table 4. Main morphological differences between *Petrobius bakhchisaraiensis* Kaplin sp. n., *P. crimaeus* Kaplin, 1983, *P. caucasicus* Kaplin, 2010 and *P. montanus* Kaplin, 2021 (Каплин, 1983, 2010; Каплин, 2021)

Морфологический признак Morphological feature	<i>P. bakhchisaraiensis</i>	<i>P. crimaeus</i>	<i>P. caucasicus</i>	<i>P. montanus</i>
Окраска глаз Coloring of compound eyes	Почти черная / Almost black	Беловатая с коричневыми пятнами разных размеров / White with brown spots of various sizes	От светло- до темно-голубоватой / From light to dark blue	Темная / Dark
Окраска парных глазков Coloring of paired ocelli	Светло-серая / Light grey	Фиолетово-коричневая / Purple-brown	Светло-коричневая/ Light brown	Беловатая или светло-коричневая / Whitish or light brown
Отношение ширины парного глазка к его длине Ratio of width to length of paired ocellus	2.8–3.0	3.1–3.5	3.2–3.9	2.7–2.9
Отношение расстояния между парными глазками к общей ширине глаз Ratio of distance between paired ocelli to total width of compound eyes	0.12–0.15	0.11	0.06–0.08	0.08
Количество зубовидных щетинок на пятом членике нижнечелюстного щупика Number of tooth-like bristles on the fifth article of maxillary palp	♂ 3–4, ♀ 5	6	2	3
Отношение длин пятого и четвертого члеников нижнечелюстного щупика Ratio of lengths of fifth and fourth articles of maxillary palp	1.46–1.50	1.50–1.55	1.21–1.23	1.23–1.33

Таблица 4. Окончание / Table 1. The end

Морфологический признак Morphological feature	<i>P. bakhchisaraiensis</i>	<i>P. crimaeus</i>	<i>P. caucasicus</i>	<i>P. montanus</i>
Количество игловидных щетинок на втором членике средних и задних лапок Number of needle-like bristles on the second article of the middle and hind tarsus	12–16	6–10	2–5	5–8
Отношение длины грифельков (без учета опорных игл) к длине кокситов IX сегмента брюшка Ratio of length of styli (excluding support needles) to the length of urocoxites IX	Самец 0.81, самка 0.86 / Male 0.81, female 0.86	Самец 0.85, самка 0.75 / Male 0.85, female 0.75	Самец 1.06, самка 1.02 / Male 1.06, female 1.02	Самец 0.77, самка 0.64 / Male 0.77, female 0.64
Отношение длины базального членика пениса к терминальному Ratio of length of basal article of penis to its terminal article	1.1–1.2	1.2	1.0	1.3
Пенис выступает за вершины кокситов IX Penis protrudes beyond apex of urocoxites IX	Пенис немного не доходит до их вершин Penis does not reach the top of urocoxites IX a little	Пенис выступает на 0.64 его длины Penis extends beyond the top of urocoxites IX by 0.64 of its length	Пенис немного выступает Penis extends a little beyond the top of urocoxites IX	Значительно выступает за кокситы IX Penis protrudes significantly beyond the top of urocoxites IX
Соотношения длины парамер и пениса Ratio of length of parameres and the penis	Парамеры выступают за вершину базального членика пениса на 0.09 его длины Parameres protrude from the top of basal article of the penis by 0.09 of its length	Парамеры не доходят до вершины базального членика пениса на 0.25 его длины Parameres do not reach the top of basal article of penis by 0.25 of its length	Парамеры не доходят до вершины базального членика пениса на 0.05 его длины Parameres do not reach the top of basal article of penis by 0.05 of its length	Парамеры не доходят до вершины базального членика пениса на 0.18 его длины Parameres do not reach the top of basal article of penis by 0.18 of its length

2–5-й членики задних гонапофизов с одной боковой длинной и двумя–тремя короткими щетинками, их 6–10-й членики – с одной длинной и одной–двумя короткими щетинками.

Дифференциальный диагноз. *Petrobius bakhchisaraiensis* sp. n. морфологически сходен

с видами рода, описанными из того же (*P. crimaeus*, *P. montanus*) и близкого (*P. caucasicus*) регионов, но отличается от них строением органов зрения, нижнечелюстных щупиков, грифельков IX сегмента брюшка, полового аппарата самца, а также количеством игловидных щетинок на лапках ног (табл. 4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Каплин В.Г. К фауне щетинохвосток (Thysanura) южного побережья Крыма // Вестник зоологии. 1983. № 5. С. 15–20.
2. Каплин В.Г. К фауне щетинохвосток родов *Petrobius* и *Trigoniophthalmus* (Thysanura, Machilidae) Кавказа // Зоологический журнал. 2010. Т. 89. № 4. С. 424–441. [English translation: Entomological Review, 90(3): 387–404].
3. Bach de Roca C., Gaju-Ricart M., Molero-Baltanas R., Mendes L.F. A new genus Petrobiinae (Insecta, Microcoryphia, Machilidae) from Greece // Zoosystema. 2010. Vol. 32. № 2. P. 259–265.
4. Bergersen R., Nilssen A.C., Straumfors P. Old and new records of *Petrobius brevistylis* Carpenter, 1913 (Archaeognatha, Machilidae) in North Norway // Norwegian Journal of Entomology. 2014. Vol. 61. P. 1–7.
5. Delany M.J. The Habitats of the Bristletail *Petrobius maritimus* (Insecta, Thysanura) on Lundy // Report of the Lundy Field Society. 1954. № 7. P. 36–44.
6. Kaplin V.G. A new species of the bristletail genus *Petrobius* Leach, 1809 (Microcoryphia: Machilidae) from Crimea // Far Eastern Entomologist. 2021. № 426. P. 22–28. <https://doi.org/10.25221/fee.426.4>

7. *Mendes L.F.* Nova contribuição para o estudo dos tisanuros (Insecta, Apterygota) dos Açores. *Parapetrobius azoricus* gen. n., sp. n. dos ilhêus das Formigas // Arquivos do Museu Bocage. Serie 2. 1980. Vol. 7. № 11. P. 139–150.
8. *Mendes L.F.* An annotated list of generic and specific names of Machilidae (Microcoryphia, Insecta) with identification keys for the genera and geographical notes // Estudos, Ensaios e Documentos, Instituto de Investigação Científica Tropical, Lisboa. 1990. № 155. P. 1–127.

Сведения об авторе

Владимир Григорьевич Каплин – д-р биол. наук, проф., ведущий научный сотрудник Всероссийского НИИ защиты растений, Санкт-Петербург, Пушкин, Российская Федерация;
E-mail: ctenolepisma@mail.ru;
<https://orcid.org/0000-0002-3414-6759>

About the author

Vladimir Grigor'evich Kaplin– Dr. of Sci. in Biology, prof., Leading Researcher, All-Russian Institute of Plant Protection, Saint Petersburg, Pushkin, Russian Federation;
E-mail: ctenolepisma@mail.ru;
<https://orcid.org/0000-0002-3414-6759>

Поступила в редакцию 15.12.2025
После доработки 30.12.2025
Принята к публикации 10.01.2026

Received December 15, 2025
Revised December 30, 2025
Accepted January 10, 2026

К познанию жуков-листоедов подрода *Burlinius* Lopatin, 1965 (Coleoptera, Chrysomelidae, Cryptocephalinae, *Cryptocephalus*) с описанием нового вида с юга Дальнего Востока России

П. В. Романцов

Русское энтомологическое общество,
Санкт-Петербург, Российская Федерация
e-mail: pawelr@mail.ru

Аннотация. Из Приморского края России описан новый вид жуков-листоедов *Cryptocephalus arsenievi* Romantsov sp. n., характеризующийся искривленными передними голенями самца с угловато расширенной внутрь дистальной частью и трехлопастным эдеагусом с нитевидной центральной лопастью, а также сравнительно широким межтазиковым отростком простернума и характерной окраской надкрылий с продольной черной полосой, загибающейся перед вершиной ко шву у обоих полов. Обозначен лектотип *C. flavolimbatus*, и впервые приведены изображения его внешнего вида и деталей строения. Указание *C. flavolimbatus* для фауны России признано ошибочным.

Ключевые слова: *Cryptocephalus*, *Burlinius*, *Cryptocephalus flavolimbatus* Pic, новый вид, Дальний Восток, Приморский край

Финансирование. Исследование проведено без дополнительного финансирования.

Соблюдение этических стандартов. В данной работе отсутствуют исследования человека или животных, соответствующих критериям Директивы 2010/63/EU. Соответствие исследования международным этическим стандартам подтверждено Комиссией (Межрегиональная общественная организация Русское энтомологическое общество) РАН по биоэтике (выписка из протокола заседания Комиссии – Заключение № 1, от 14 января 2026 г.).

Вклад авторов. Данная работа выполнена одним автором.

Конфликт интересов. Автор данной работы декларирует отсутствие явных и потенциальных конфликтов интересов, связанных с публикацией данной статьи.

Благодарности. Автор благодарен А.Г. Мосейко (ЗИН РАН, С.-Петербург) за предоставление возможности работать с коллекцией Зоологического института и помощь в этой работе. Я выражаю искреннюю благодарность Антуану Мантильери [Antoine Mantilleri] (MNHN, Париж), который предоставил мне большинство фотографий типовых экземпляров *C. flavolimbatus* и *C. toutoni*, а также Кристофу Ривье [Christophe Rivier] (MNHN, Париж), который сделал в высоком разрешении фотографию простернума *C. flavolimbatus*. Автор также от всей души благодарит К.В. Макарова (МПУ, Москва), который организовал экспедицию в Приморский край в 2023 г., в которой было собрано большинство типовых экземпляров нового вида, и А.С. Просвинова (МГУ, Москва), который был моим компаньоном в этой экспедиции и передал мне весь собранный им материал по жукам-листоедам.

Ссылка цитирования: Романцов П.В. К познанию жуков-листоедов подрода *Burlinius* Lopatin, 1965 (Coleoptera, Chrysomelidae, Cryptocephalinae, *Cryptocephalus*) с описанием нового вида с юга Дальнего Востока России // Зоологический журнал / *Russian journal of zoology*. 2026. Том. 105, № 1. С. 21–31. <https://doi.org/10.7868/S3034545626010038>

To the Knowledge of the Leaf Beetle Subgenus *Burlinius* Lopatin, 1965 (Coleoptera, Chrysomelidae, Cryptocephalinae, *Cryptocephalus*), with the Description of a New Species from the South of the Russian Far East

P. V. Romantsov*

Russian Entomological Society, St. Petersburg, Russian Federation

*e-mail: pawelr@mail.ru

Abstract. A new species of leaf beetle, *Cryptocephalus arsenievi* Romantsov sp. n., is described from the Primorskii Territory of Russia. This new species is characterized by curved fore tibiae with their distal parts widened angularly inward in males and a three-lobed aedeagus with a filiform central lobe. Both of its sexes also have a relatively wide intercoxal process of the prosternum and a characteristic elytral coloration with a longitudinal black stripe curving towards the suture before the apex. A lectotype has been designated for *C. flavolimbatus* Pic, 1920. Photographs of the adult habitus and structural details of *C. flavolimbatus* are provided for the first time. The previous record of *C. flavolimbatus* from the fauna of Russia is considered erroneous.

Keywords: *Cryptocephalus*, *Burlinius*, *Cryptocephalus flavolimbatus* Pic, new species, Russian Far East, Primorskii Territory

Funding. This study was conducted without additional funding.

Ethics declarations. This work does not involve human or animal studies that meet the criteria of Directive 2010/63/EU. The compliance with international ethical standards has been confirmed by the Bioethics Committee (Interregional Public Organization Russian Entomological Society) of the Russian Academy of Sciences (extract from the minutes of the Committee meeting – Conclusion No. 1, dated January 14, 2026).

Conflict of interests. The author of this paper declares no obvious or potential conflicts of interest related to the publication of this article.

Authors contribution. This work was completed by one author.

Acknowledgements. The author is grateful to A.G. Moseiko (ZIN RAS, St. Petersburg) for providing the opportunity to work with the collection of the Zoological Institute and for his assistance in this work. I express my sincere gratitude to Antoine Mantilleri (MNHN, Paris), who provided me with most of the photographs of the type specimens of *C. flavolimbatus* and *C. moutoni*, and to Christophe Rivier (MNHN, Paris), who took a high-resolution photograph of the prosternum of *C. flavolimbatus*. The author also sincerely thanks K.V. Makarov (Moscow State Pedagogical University, Moscow), who organized the expedition to Primorsky Krai in 2023, during which most of the type specimens of the new species were collected, and A.S. Prosvirov (Moscow State University, Moscow), who was my companion on this expedition and gave me all the material he collected on leaf beetles.

For Citation: Romantsov P.V. Towards the knowledge of leaf beetles of the subgenus *Burlinius* Lopatin, 1965 (Coleoptera, Chrysomelidae, Cryptocephalinae, *Cryptocephalus*) with the description of a new species from the south of the Russian Far East. *Zoologicheskii zhurnal / Russian journal of zoology*. 2026. Vol. 105, no. 1. pp. 21–31. (In Russ.) <https://doi.org/10.7868/S3034545626010038>

Палеарктические жуки-листоеды рода *Cryptocephalus* Müller, 1764 достаточно хорошо изучены. Из сравнительно недавних публикаций особенно выделяются “Определитель палеарктических жуков-листоедов” Варшаловского (Warchałowski, 2010) и монография Лопатина (2006), посвященная подсемейству CRYPTOCEPHALINAE. Ввиду большого количества публикации по этой теме в список цитируемой литературы включены только статьи или фундаментальные работы, в которых есть определительные таблицы представителей подрода *Burlinius* из рассматриваемого и сопредельных регионов (Медведев, 1973, 1992; Chen, 1942; Gressitt, Kimoto, 1961; Kimoto, Takizawa, 1994; Duan, Zhou, 2021), а также статьи, непосредственно относящиеся к обсуждаемым здесь видам.

Эта статья может считаться продолжением предыдущих публикаций автора (Романцов, 2021, 2022, 2023), посвященных фауне юга Дальнего Востока России.

Работа основана на собственных сборах автора, сделанных в Приморском крае в 2015 и 2023 годах, сборах А.С. Просвинова, который был моим компаньоном в экспедиции 2023 г., а также на результатах изучения фотографий типовых экземпляров некоторых видов рода *Cryptocephalus*, хранящихся в Национальном музее естественной истории (Париж). Исследование этого материала позволило описать новый для науки вид, а также уточнить описание малоизвестных видов.

Для мест хранения материала использованы следующие обозначения:

MNHN – Национальный музей естественной истории, Париж, Франция;

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

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

Авторские фотографии габитуса жуков изготовлены с помощью цифровой камеры Canon EOS80D с комбинацией объектива Canon EF 70–200mm f/4.0L IS USM и инвертированных объективов: Olympus Zuiko Digital 35mm f/3.5 Macro или Minolta MC Rokkor-PF 50mm f/1.7. Фотографии эдегуса изготовлены с помощью цифровой камеры Canon EOS80D с сочетанием объектива Canon EF 70–200mm f/4.0L IS USM и инвертированного объектива Canon EF-S24mm F/2.8 STM; для сперматек в дополнение к вышеперечисленному оборудованию использован Canon Extender EF 1.4 X II. Все фотографии сделаны послойным методом; изображения, выполненные в разных фокальных плоскостях, объединены с использованием программного обеспечения Zerene Stacker Professional 1.04.

Cryptocephalus (Burlinius) arsenievi Romantsov sp. n.

М а т е р и а л. Голотип самец (PR), Россия, Приморский край, Хасанский район, “Россия, Приморский край, Хасанский р-н, окр. п. Овчинниково, h~105–88 м, N43°13'56”, E131°21'15”, N43°14'3”, E131°21'44” 20.VII.2023 П. Романцов”. Паратипы: 1 ♂, Россия, Приморский край, Хасанский район, “Russian Far East, Khasansky Distr., ~9 km E Khasan Vill., N42°24'49”, E130°45'23”, 19.VII.2016, P. Romantsov leg.” (PR); 1 ♂, “Россия, Приморский край, Хасанский р-н, окр. п. Овчинниково, h~104–86 м, N43°13'56”, E131°21'22” N43°14'3”, E131°21'8” 15.VII.2023 А. Просвинов” (PR); 2 ♂♂, 1 ♀, те же данные, но “h~105–98 м, N43°13'56”, E131°21'22” N43°14'8”, E131°19'30” 18.VII.2023 П. Романцов” (PR, ZIN); 2 ♂♂, 2 ♀♀, данные как у голотипа (PR, ZIN); 1 ♂, 2 ♀♀, “Россия, Приморский край, Хасанский р-н, 6,5 км W. с. Нарва, h~37–46 м, N43°03'44”, E131°21'20” N43°03'55”, E131°18'34” 24.VII.2023 П. Романцов” (PR); 1 ♂, 1 ♀, “Россия, Приморский край, Хасанский р-н, ~11 км ЮЮВ с. Барабаш, ~3 км З пос. Приморский, окр. р. Кедровая, 43°06'03.2” N, 131°32'56.1” E, h=56 м 30.VII.2023. Prosvirov leg.” (PR).

О п и с а н и е. Голотип. Тело продолговатое (примерно в 2 раза длиннее ширины), параллельностороннее. Голова желтая, заднее окаймление темени зачернено, узкий отходящий от него вниз штрих темно-коричневый, Усики желтые, 5–6-й членики частично, а 7–11-й членики полностью черные. Переднеспинка рыжевато-коричневая, с узким светлым окаймлением (более широким вблизи передних углов) и двумя светлыми узкими косыми просвечивающими пятнами при основании. Основная кайма переднеспинки, окаймление щитка и основание надкрылий черные. Надкрылья желтые; каждое посередине с довольно четко очерченной продольной черной полосой, загибающейся перед вершиной ко шву и соединяющейся с полосой на противоположном надкрылье. Низ коричневатый, заднегрудь и брюшко черные. Ноги коричневые, средние и задние бедра с более светлой узкой областью на наружной стороне вблизи вершин. Общий вид как на рис. 1А, 2А.

Лоб широкий (его ширина примерно в 1.7 раза больше поперечного диаметра глаза и в 2.25 раза меньше расстояния между задними углами переднеспинки), выпуклый, с узким продольным желобком посередине, в некрупных и немногочисленных рассеянных точках. Усики длинные, тонкие, в коротких прилегающих нежных волосках, 6–11-й членики к вершинам заметно расширенные.

Переднеспинка от основания к вершине округленно суженная, выпуклая, примерно в 1.5 раза шире длины, блестящая, в довольно густых, крупных и глубоких точках; каемка бокового края при

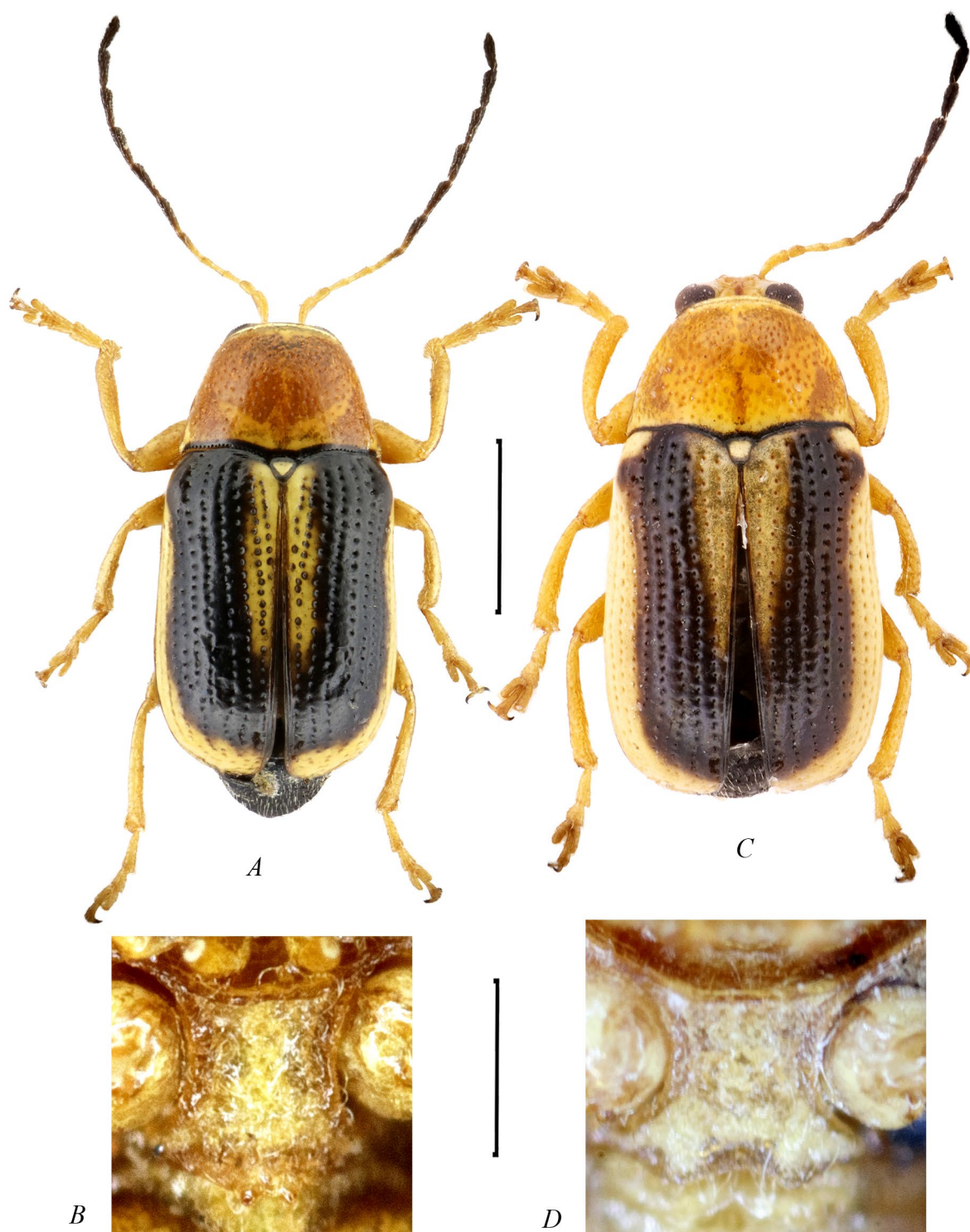


Рис. 1. *Cryptocephalus*, внешний вид сверху (A, C) и простернум (B, D): A–B – *C. arsenievi* Romantsov sp. n. (A – самец, голотип; B – самец, паратип); C–D – *C. nigrofasciatus* Jacoby, 1885. Масштаб, мм: A, C – 1.0; B, D – 0.25

Fig. 1. *Cryptocephalus*, habitus, dorsal view (A, C) and prosternum (B, D): A–B – *C. arsenievi* Romantsov sp. n. (A – male, holotype; B – male, paratype); C–D – *C. nigrofasciatus* Jacoby, 1885. Scale, mm: A, C – 1.0; B, D – 0.25

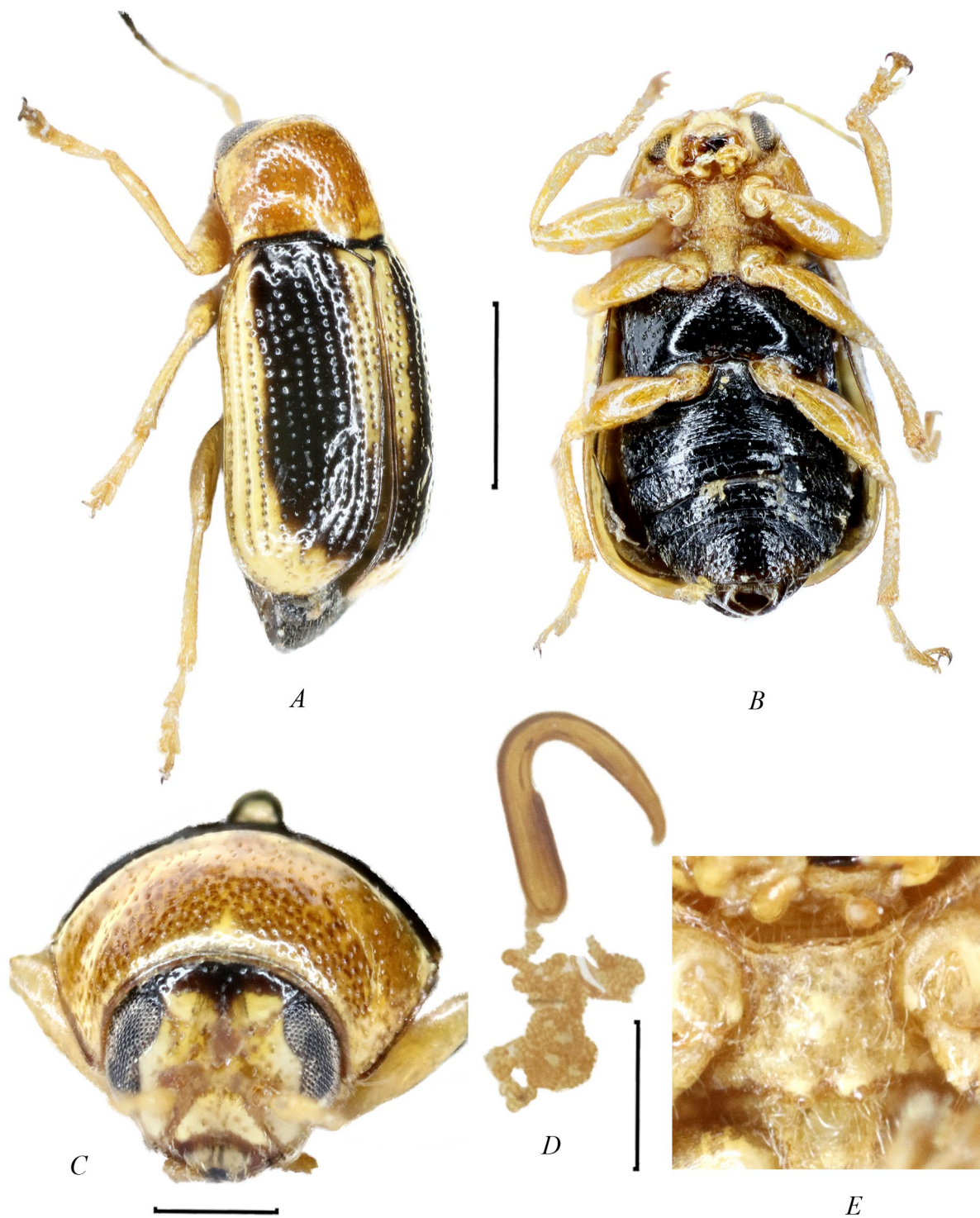


Рис. 2. *Cryptocephalus arsenievi* Romantsov sp. n., внешний вид сбоку (A) и снизу (B); голова (C), сперматека (D) и про-
стернум (E): A – самец, голотип; B – самец, паратип; C–E – самка, паратип. Масштаб, мм: A, B – 1.0; C–E – 0.25
Fig. 2. *Cryptocephalus arsenievi* Romantsov sp. n., lateral (A) and ventral (B) views; head (C), spermatheca (D), and
prosternum (E): A – male, holotype; B – male, paratype; C–E – female, paratype. Scale, mm: A, B – 1.0; C–E – 0.25

осмотре хорошо заметна только в задней половине, далее становится плохо заметной и полностью невидима у передних углов. Щиток продолговатый (примерно в 1.3 раза длиннее ширины), треугольный с округленно-притупленной вершиной, гладкий.

Надкрылья примерно в 2.5 раза длиннее переднеспинки и в 1.5 раза длиннее своей ширины в плечах, с правильной пунктировкой, точки сгруппированы в 9 четких до вершины рядов (не считая прищиткового ряда и ряда по краю надкрылий). Точки в рядах крупные, глубокие, густые на диске (во 2-м ряду надкрылий, не считая прищиткового, около 28 точек) и более мелкие вдоль бокового края. Пунктировка четкая, более или менее равномерная на всем протяжении, мельчающая только на апикальном скате. Междурядья слегка выпуклые; промежутки между 3–5-м рядами местами выглядят поперечно-морщинистыми. Эпиплевры гладкие, довольно выпуклые, сужаются примерно на уровне задних тазиков и исчезают на уровне заднего края 1-го брюшного вентрита. Ноги довольно длинные и стройные. Передние голени (рис. 4F) в дистальной части искривлены и угловато расширены внутрь. 1-й членок передних лапок удлинённый, не расширенный, наиболее широкий на вершине, в 2.5 раза длиннее ширины и в 1.5 раза уже 3-го. 1-й членок средних и задних лапок слегка расширяется на вершине, в 2.85 раза длиннее ширины. Коготки с широким и низким слабо выраженным зубцом при основании.

Нижняя сторона тела покрыта мелкой пунктировкой и короткими волосками, более заметными на брюшке, и похожа на нижнюю сторону тела самца на рис. 2B. Межтазиковый отросток простернума в 1.15 раза уже своей длины, его вершинная часть трапециевидная со скошенными боковыми краями, узкий задний край с двумя близко расположенными зубцами, разделенными глубокой и узкой выемкой. Брюшко с длинным первым вентритом, который не меньше длины заднегруди.

Эдеагус (рис. 4A–4C) трехлопастный: боковые лопасти узкие, треугольные с острыми вершинами; средняя лопасть очень узкая и изогнутая, нитевидная, заметно выступает за пределы плотно прилегающих друг к другу боковых лопастей. Нижняя сторона эдеагуса выпуклая, с узкой, продольной полоской густых, длинных, изогнутых волосков посередине. Эта полоска начинается примерно от середины длины эдеагуса и тянется до уровня основания лопастей и особенно хорошо видна при взгляде сбоку. Длина эдеагуса 1.1 мм, ширина 0.27 мм.

Длина тела 2.5 мм, ширина 1.25 мм.

Изменчивость. Окраска тела довольно стабильная, различия между экземплярами очень незначительные и выражаются лишь в степени затемнения темени, интенсивности просвечивающего

светлого рисунка на переднеспинке и ширине черной полосы на надкрыльях (несколько более узкой у экземпляра, собранного в 2015 г.). Длина тела самцов 2.5–2.6 мм, самок 2.8–3.1 мм.

Половой диморфизм. Самки похожи на самцов, но имеют более широкий лоб (рис. 2C), который в 2–2.2 раза больше поперечного диаметра глаза, и несколько более широкий межтазиковый отросток простернума (рис. 2E), который в 1–1.1 раза длиннее ширины, а также очень слабо изогнутые передние голени (рис. 4G). Лишь при внимательном рассмотрении можно увидеть, что эти голени все же слегка искривлены внутрь в дистальной части, что отличает их от голеней большинства самок других видов подрода, у которых передние голени на вершине полностью прямые. Сперматека как на рис. 2D; длина сперматеки 0.35 мм.

Дифференциальный диагноз. Окраской верхней стороны тела (переднеспинка коричневая, надкрылья желтые с довольно широкой продольной темной полосой, которая загибается ко шву перед вершиной) новый вид похож на *C. flavolimbatus* Pic, 1920 и ранее ошибочно отождествлялся с ним (Романцов, 2022). *Cryptocephalus flavolimbatus* отличается от нового вида следующими признаками: лоб узкий (рис. 3D), примерно в 1.3 раза шире поперечного диаметра глаза у лектотипа (самка), узкий межтазиковый отросток простернума (примерно в 1.45 раза длиннее ширины) с двумя широко расставленными крупными зубцами на заднем крае и широкой неглубокой выемкой между ними (рис. 3E), переднеспинка почти гладкая с отдельными точками на поверхности и сильно оттянутыми задними углами, однотонно окрашена; на надкрыльях (рис. 3A–3B) темный рисунок развит сильнее (см. также комментарии к *C. flavolimbatus*). Самцы *C. flavolimbatus* пока не описаны, но можно предположить, что лоб у них еще более узкий, чем у самок, как и у большинства других представителей рода. *Cryptocephalus arsenievi* Romantsov sp. n. имеет широкий лоб (его ширина у самок в 2–2.2 раза, а у самцов примерно в 1.7 раза больше поперечного диаметра глаза); широкий межтазиковый отросток простернума (рис. 1B, 2E), который у самок в 1–1.1 раза, а у самцов примерно в 1.15 раза длиннее ширины, его вершинная часть более или менее трапециевидная со скошенными боковыми краями и двумя близко расположенными зубцами, разделенными глубокой узкой выемкой на узком заднем крае; переднеспинку с едва оттянутыми задними углами, поверхность которой покрыта глубокими и довольно густыми точками; а также надкрылья с более узкой темной полосой (рис. 1A, 2A).

Описываемый здесь вид необходимо сравнить с китайскими представителями подрода

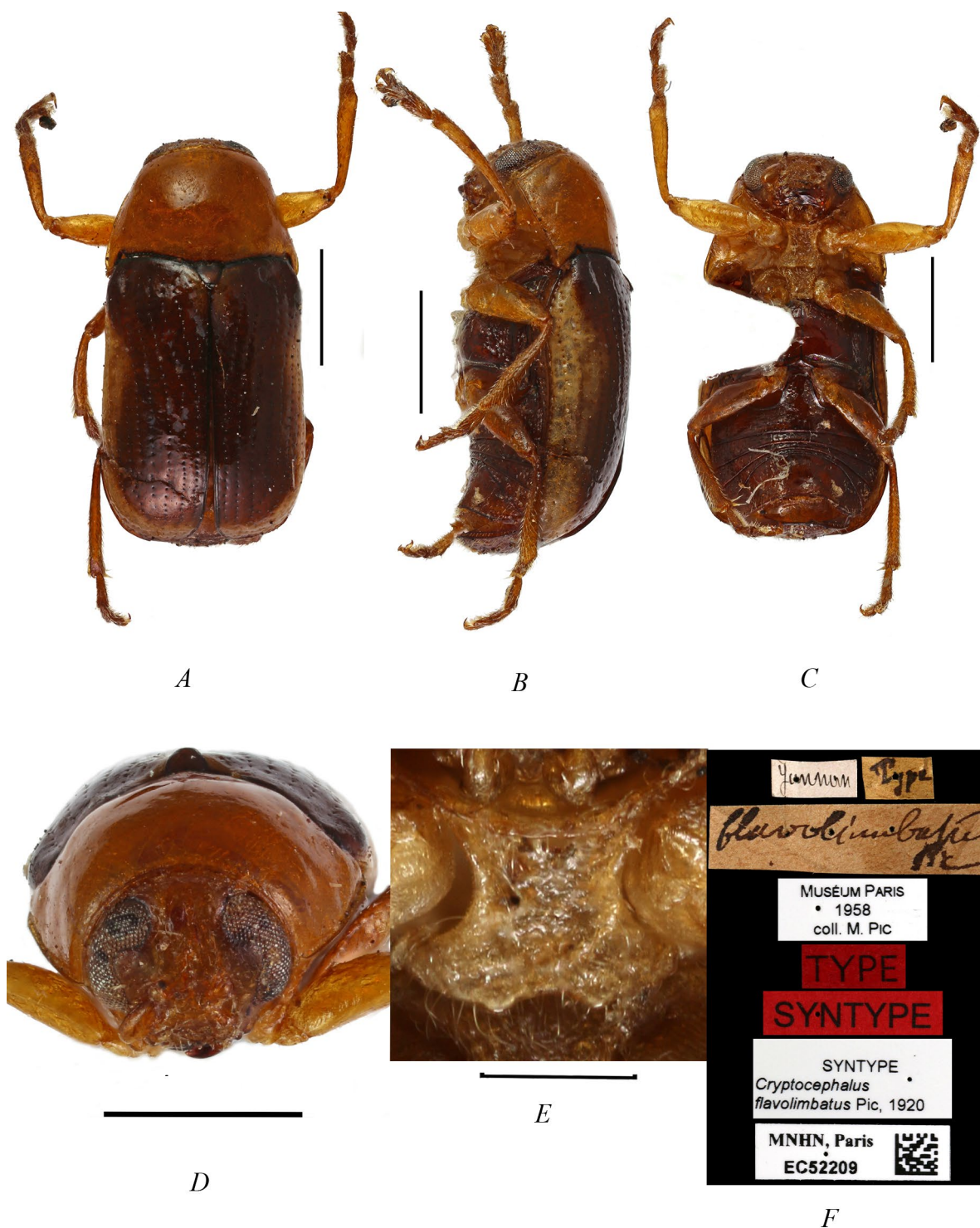


Рис. 3. *Cryptocephalus flavolimbatus* Pic, 1920, лектотип, внешний вид (A–C), детали строения (D, E) и этикетки (F): A – вид сверху, B – вид сбоку, C – вид снизу, D – голова, E – простернум, F – этикетки. Масштаб, мм: A–D, F – 1.0; E – 0.25

Fig. 3. *Cryptocephalus flavolimbatus* Pic, 1920, lectotype, general view (A–C), details of structure (D, E), and labels (F): A – dorsal view, B – lateral view, C – ventral view, D – head, E – prosternum, F – labels. Scale, mm: A–D, F – 1.0; E – 0.25



Рис. 4. *Cryptocephalus*, эдеагусы (A, D – вид сверху; B – вид снизу; C, E – вид сбоку) и передние голени (F–G): A–C, F–G – *C. arsenievi* Romantsov sp. n. (A–C, F – самец, голотип; G – самка, паратип); D–E – *C. nigrofasciatus* Jacoby, 1885. Масштаб 0.25 мм

Fig. 4. *Cryptocephalus*, aedeagi (A, D – dorsal view; B – ventral view; C, E – lateral view) and protibiae (F–G): A–C, F–G – *C. arsenievi* Romantsov sp. n. (A–C, F – male, holotype; G – female, paratype); D–E – *C. nigrofasciatus* Jacoby, 1885. Scale 0.25 mm

Burlinius, в той или иной степени сходными с ним. *Cryptocephalus shaowuanus* Gressitt et Kimoto, 1961, имея светлую пунктированную переднеспинку и надкрылья с темным рисунком, легко отличается от него черным рисунком (широким в основании и вплотную прилегающим ко шву, в результате чего образуется большое общее трапециевидное пятно на обоих надкрыльях), а также эдеагусом, средний отросток которого при взгляде сверху расширен на вершине и уплощен с боков при взгляде в профиль (у нового вида средний отросток эдеагуса нитевидный). *Cryptocephalus vividus* Lopatin, 1997 с продольной темной полосой на надкрыльях отличается от *C. arsenievi* Romantsov sp. n. гладкой, не пунктированной переднеспинкой с затемненной базальной частью и не нитевидным средним отростком эдеагуса. Сходное строение эдеагуса с нитевидным средним отростком имеет *C. petulans* Weise, 1889, но он легко отличается от нового вида полностью черными надкрыльями и ногами, а также иной формой сперматеки. У *C. nebulo* Weise, 1889 межтазиковый отросток простернума тоже с двумя зубцами на заднем крае, но этот вид отличается от *C. arsenievi* Romantsov sp. n. почти полностью затемненной верхней стороной тела (лишь края переднеспинки и надкрылий коричневые), а также расширенным и уплощенным на вершине средним отростком эдеагуса. *Cryptocephalus moutoni* Pic, 1922 можно легко отличить от нового вида по более короткому и широкому телу; гладкой, не пунктированной переднеспинке; очень узкому лбу и темным надкрыльям с коричневой поперечной перевязью.

Cryptocephalus pseudofulvus L. Medvedev, 1973 из Японии имеет сходное строение эдеагуса, но отличается от нового вида не пунктированной переднеспинкой, простернумом с отогнутым книзу в виде зубца передним краем и более или менее прямым задним краем, а также надкрыльями без четко выраженной черной продольной полосы.

Кроме того, *C. arsenievi* Romantsov sp. n. легко отличается от перечисленных выше видов (у которых известны самцы) искривленными передними голеними самца с угловато расширенной внутри дистальной частью.

Из дальневосточных видов подрода на новый вид более всего похожи *C. gussakovskii* Lopatin, 1952 и *C. nigrofasciatus* Jacoby, 1885. Первый из них имеет схожее строение передних голени самца с расширенной внутрь дистальной частью, но легко отличается не пунктированной переднеспинкой, простернумом с отогнутым вниз передним краем и более или менее прямым задним краем, а также эдеагусом с короткой средней лопастью, которая заметно короче боковых лопастей. *Cryptocephalus nigrofasciatus* сходен с новым видом

пунктированной переднеспинкой и межтазиковым отростком простернума с зубцами на заднем крае. Окраска тела у этого вида очень изменчива: верхняя сторона может быть полностью желтая или на надкрыльях имеется развитая в разной степени черная продольная полоса; нижняя сторона может быть как черная, так и желтая. У экземпляров с темным рисунком на надкрыльях этот рисунок обычно имеет вид сравнительно узкой, четко очерченной продольной полосы посередине каждого надкрылья, реже эти полосы могут загибаться ко шву и соединяться с полосой на противоположном надкрылье (рис. 1С), что в сочетании с темной нижней стороной тела соответствует окраске нового вида. Однако самцы *C. nigrofasciatus* обладают почти прямыми передними голеними с не модифицированной дистальной частью и эдеагусом с уплощенным при взгляде в профиль средним отростком (рис. 4D–4E). Самки нового вида отличаются от самок *C. nigrofasciatus* несколько более изогнутыми в дистальной части передними голеними (рис. 4G). Кроме того, *C. nigrofasciatus* несколько крупнее (длина тела самцов 2.8–3.2 мм, самок 2.9–3.5 мм) и у обоих полов межтазиковый отросток простернума с более широко расставленными зубцами на заднем крае (рис. 1D).

Распространение. Россия (Дальний Восток).

Этимология. Название вида посвящено русскому путешественнику, географу, этнографу и писателю Владимиру Клавдиевичу Арсеньеву, организовавшему и совершившему ряд экспедиций по исследованию горных районов Уссурийского края Дальнего Востока России.

Cryptocephalus flavolimbatus Pic, 1920

Материал. Китай, Юньнань, 1 ♀ лектотип [обозначен здесь], с восемью этикетками (рис. 3F): “Yunnan”, “Type”, “flavolimbatus”, “Museum Paris 1958 coll. M. Pic”, “TYPE”, “SYNTYPE”, “SYNTYPE *Cryptocephalus flavolimbatus* Pic, 1920”, “MNHN, Paris EC52209” [первые три рукописные, остальные печатные, пятая и шестая красные] (MNHN).

Перописание. Тело продолговатое, примерно в 2 раза длиннее ширины. Голова и переднеспинка коричневые. Надкрылья коричневые с широкой продольной черной (с легким металлическим блеском) полосой, покрывающей большую часть поверхности надкрылья и стыкующейся с аналогичной полосой на другом надкрылье, так что коричневыми остаются только боковой край и вершины, а также небольшая прищитковая область (рис. 3A–3B). Ноги коричневые. Нижняя сторона тела коричневая, заднегрудь и брюшко черные (рис. 3C). Голова (3D) с крупными глазами

и сравнительно узким лбом (ширина лба примерно в 1.3 раза больше поперечного диаметра глаза и в 3.1 раза меньше расстояния между задними углами переднеспинки). Переднеспинка коническая, примерно в 1.5 раза шире длины, с сильно оттянутыми задними углами и четкой выемкой на базальном крае перед каждым из них. Поверхность переднеспинки блестящая, практически не пунктированная (лишь с отдельными мелкими разбросанными нечеткими точками). Надкрылья примерно в 1.5 раза длиннее ширины и примерно в 2.5 раза длиннее переднеспинки. Поверхность надкрылий покрыта сравнительно небольшим количеством точек, сгруппированными в четкие ряды. В каждом дискальном ряду (2–5 ряды) примерно по 35–40 точек. В рядах точки почти одинакового размера, лишь на апикальном скате они несколько мельче и теснее расположены. Голени более или менее прямые. Межзакитовый отросток простернума узкий, примерно в 1.45 раза уже своей длины, на заднем крае с широко расставленными крупными зубцами и широкой неглубокой выемкой между ними (рис. 3E). Нижняя сторона тела как на рис. 3C. Брюшко с узким первым вентритом и сжатыми в средней части следующими тремя вентритами. Апикальный вентрит с широкой глубокой ямкой, занимающей большую часть его поверхности. Длина тела 3.3 мм.

З а м е ч а н и я. В ревизии китайских представителей подрода *Burlinus* (Duan, Zhou, 2021) экземпляр из USNM (Национальный музей естественной истории, Вашингтон), который указан как “синтип” и на сравнении с которым китайские авторы делали свои выводы, синтипом не является, так как был собран в 1942 г. (т.е. значительно позже года описания вида). Те экземпляры, которые они приводят как “*flavolimbatus*”, имеют четко и глубоко пунктированную переднеспинку со слабо оттянутыми задними углами и без выемки перед ними на базальном крае, а также надкрылья со сравнительно узкой черной полосой, загибающейся перед вершинами ко шву, что не соответствует приведенным выше признакам. Габитус и форма эдеагуса экземпляра, которого они считают “*flavolimbatus*”, очень похожи на аналогичные

признаки вида из Приморского края, описываемого в этой статье. Руководствуясь этим внешним сходством, на основании имевшегося у меня на тот момент одного экземпляра из Приморского края, я привел этот вид впервые для фауны России (Романцов, 2022). Позже благодаря любезности Антуана Мантильери, предоставившего мне детально изготовленные во всех ракурсах фотографии типового экземпляра *C. flavolimbatus*, я убедился, что этот экземпляр и мои экземпляры из Приморского края (которых на тот момент уже накопилось целая серия) относятся к разным видам, различающимся по целому комплексу признаков (см. дифференциальный диагноз для *C. arsenievi* Romantsov sp. n.). Более ранние указания *C. flavolimbatus* для фауны России (Романцов, 2022; Schöller, 2024; Сергеев, 2025) относятся к *C. arsenievi* Romantsov sp. n.

Остается открытым вопрос видовой принадлежности экземпляров, приведенных как “*flavolimbatus*” в ревизии китайских *Burlinius*. Возможно, они также относятся к описываемому здесь новому виду, на что косвенно указывает сходство их габитусов и эдеагусов. Но авторами в этой ревизии не упоминаются дистально искривленные передние голени самца, одного из основных признаков *C. arsenievi* Romantsov sp. n. (на фотографии экземпляра, приведенного в их статье, большинство ног отсутствует). Учитывая географическую разобщенность юньнаньских и приморских популяций, а также хотя и схожесть, но не идентичность эдеагусов, можно предположить, что юньнаньские экземпляры относятся к пока не описанному виду.

В очень кратком первоописании *C. flavolimbatus*, данном Пиком (Pic, 1920), нет указания на количество экземпляров в типовой серии, поэтому я выделяю экземпляр из MNHN (фотографии и описание которого приведены в данной статье) в качестве лектотипа.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Китай (Юньнань). Указания этого вида для фауны России (Романцов, 2022; Schöller, 2024; Сергеев, 2025) ошибочны.

П р и м е ч а н и е. Голотип изучен дистанционно. Фотографии голотипа (рис. 3A–3F), помещенные в этой статье, любезно предоставлены А. Мантильери.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Лопатин И.К., 2006. Жуки листоеды подсемейства *Cryptocephalinae* (Coleoptera, Chrysomelidae) России и прилегающих территорий (неопубликованная монография). www.zin.ru/animalia/coleoptera/rus/lopati06.htm
2. Медведев Л.Н., 1973. Обзор рода *Cryptocephalus* Geoffr. (Chrysomelidae) Сибири и Дальнего Востока. В кн.: Труды Биолого-почвенного института. Новая серия. Т. 9(112). Энтомофауна советского Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР: 104–127.
3. Медведев Л.Н., 1992. 105. Сем. Chrysomelidae – листоеды. В кн.: Определитель насекомых Дальнего Востока СССР. Т. 3. Жесткокрылые, или жуки. Ч. 2. Л.: Наука. С. 533–602.
4. Романцов П.В., 2021. К познанию фауны жуков-листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae). Восточной Сибири и юга Дальнего Востока России // Энтомологическое обозрение. Т. 100. № 1. С. 153–180. <https://doi.org/10.31857/S036714452101010X>
5. Романцов П.В., 2022. К познанию фауны жуков-листоедов (Coleoptera: Chrysomelidae) Дальнего Востока России // Кавказский энтомологический бюллетень. Т. 18. Вып. 1. С. 35–42. <https://doi.org/10.23885/181433262022181-3542>
6. Романцов П.В., 2023. Новые данные о фауне жуков-листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) юга Дальнего Востока России // Зоологический журнал. Т. 102. Вып. 6. С. 657–674. <https://doi.org/10.31857/S0044513423060120>
7. Сергеев М.Е., 2025. Chrysomelidae. В кн.: Аннотированный каталог насекомых Дальнего Востока России. Т. 3. Coleoptera–Жесткокрылые. Владивосток: ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН. С. 637–697.
8. Chen S.H., 1942. Synopsis of the coleopterous genus *Cryptocephalus* of China // Sinensia. № 13. P. 109–124.
9. Duan W., Zhou H., 2021. Revision of the subgenus *Burlinius* Lopatin (Coleoptera, Chrysomelidae, Cryptocephalinae) from China and description of four new species // Diversity. Vol. 13. № 523. P. 1–40. <https://doi.org/10.3390/d13110523>
10. Gressitt J.L., Kimoto S., 1961. The Chrysomelidae (Coleopt.) of China and Korea. Part 1 // Pacific Insects Monograph. V. 1. 1A. Honolulu: Bishop Museum Press. P. 1–299.
11. Kimoto S., Takizawa H., 1994. Leaf Beetles (Chrysomelidae) of Japan. Tokyo: Tokai University Press. 539 p.
12. Pic M., 1920. Nouveautés diverses // Mélanges exotico-entomologiques. Vol. 32. P. 1–28.
13. Schöller M., 2024. Subfamily Cryptocephalinae Gyllenhal, 1813, tribe Cryptocephalini Gyllenhal, 1813. In: Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Volume 6/2/1. Updated and revised second edition: Chrysomeloidea II (Orsodacnidae, Megalopodidae, Chrysomelidae). Leiden, Boston: Brill. P. 619–677.
14. Warchałowski A., 2010. The Palaearctic Chrysomelidae. Identification Keys. Vols 1, 2. Warszawa: Natura Optima Dux Foundation. 1212 p.

Сведения об авторе

About the author

Павел Валентинович Романцов – (РЭО), Санкт-Петербург, Российская Федерация;
E-mail: pawelr@mail.ru;
<https://orcid.org/0000-0002-8784-8842>

Pavel Valentinovich Romantsov – (RES), St. Petersburg, Russian Federation;
E-mail: pawelr@mail.ru;
<https://orcid.org/0000-0002-8784-8842>

Представлена автором 15.12.2025
Поступила в редакцию 15.12.2025
После доработки 24.12.2025
Принята к публикации 23.01.2026

Presented by autor December 15, 2025
Received December 15, 2025
Revised December 24, 2025
Accepted January 23, 2026

УДК 595.763.33

DOI: 10.7868/S3034545626010046

Оригинальная статья

Таксономические заметки о *Thinodromus (Amisammus) arcuatus* (Stephens, 1832) и близких видах с новой синонимией (Coleoptera, Staphylinidae, Oxytelinae)

М. Ю. Гильденков

Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования “Смоленский государственный университет” (СмолГУ), Смоленск, Российская Федерация

e-mail: mgildenkov@mail.ru

Аннотация. Представлены новые данные для группы видов, близких к *Thinodromus (Amisammus) arcuatus* (Stephens, 1834), объединяемых на основании строения гениталий самцов, далее в статье – группа “*arcuatus*”. До сегодняшнего дня к ней относили (Гильденков, 2000, 2001, 2010, 2019), кроме *T. arcuatus*, еще 5 видов из Палеарктики: *Thinodromus (Amisammus) motschulskyi* (Hochhuth, 1860), *Thinodromus (Amisammus) dilaticollis* (Eppelsheim, 1884), *Thinodromus (Amisammus) pilosellus* (Eppelsheim, 1890), *Thinodromus (Amisammus) japonicus* (Cameron, 1930) и *Thinodromus (Amisammus) renominatus* Herman, 1970, а также 3 вида из Восточной биогеографической области: *Thinodromus (Amisammus) diancangensis* Gildenkov, 2019 из Юннаня (Китай), *Thinodromus (Amisammus) gentlus* Gildenkov, 2019 из Северной Индии и Непала и *Thinodromus (Amisammus) smetanai* Gildenkov, 2019 из Тайваня (Китай). В результате изучения типовых и других обширных материалов по *T. arcuatus*, *T. renominatus* и *T. motschulskyi* установлена новая синонимия: *T. (A.) motschulskyi* (Hochhuth, 1860) = *Thinodromus (Amisammus) renominatus* Herman, 1970 syn. n. Кроме того, прокомментированы новые полученные данные по распространению видов *T. arcuatus* и *T. motschulskyi*.

Ключевые слова: жуки-стафилиниды, группа видов *Thinodromus arcuatus*, таксономия, новая синонимия, распространение

Благодарности. Автор выражает сердечную благодарность своим коллегам и кураторам коллекций, предоставившим материалы для изучения: Алексей Гусаков (ZMUM, Москва); Андрей Гонтаренко (Одесса); Илья Енущенко (Иркутск); Кирилл и Ольга Макаровы (Москва); Alfred F. Newton, Margaret K. Thayer and James H. Boone (FMNH); György Makranczy (HNHM, Будапешт, материал из ISZP); Harald Schillhammer (NHMW, Вена); Michael Schülke (Берлин); Volker Assing (Ганновер). Особую благодарность автор выражает Кириллу Макарову за фотографии (Московский педагогический государственный университет, Москва).

Финансирование работы. Данная работа финансировалась за счет средств бюджета Смоленского государственного университета. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

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

Конфликт интересов. Автор данной работы заявляет, что у него нет конфликта интересов.

Ссылка для цитирования: Гильденков М. Ю. Таксономические заметки о *Thinodromus (Amisammus) arcuatus* (Stephens, 1832) и близких видах с новой синонимией (Coleoptera, Staphylinidae, Oxytelinae) // Зоологический журнал / *Russian journal of zoology*. 2026. Том. 105, № 1. С. 32–38 <https://doi.org/10.7868/S3034545626010046>

Taxonomic Notes on *Thinodromus (Amisammus) arcuatus* (Stephens, 1832) and Related Species with a New Synonym (Coleoptera, Staphylinidae, Oxytelinae)

M.Yu. Gildenkov

“Smolensk State University” (SmolSU) Federal State Budgetary Educational Institution of Higher Education, Smolensk, Russian Federation

e-mail: mgildenkov@mail.ru

Abstract. New data are presented for a species group close to *Thinodromus (Amisammus) arcuatus* (Stephens, 1834), distinguished by the structure of the male genitalia and hereafter referred to as the “*arcuatus*” species group. Until now (Gildenkov, 2000, 2001, 2019), in addition to *T. arcuatus*, this group included further 5 species from the Palaearctic: *Thinodromus (Amisammus) motschulskyi* (Hochhuth, 1860), *Thinodromus (Amisammus) dilaticollis* (Eppelsheim, 1884), *Thinodromus (Amisammus) pilosellus* (Eppelsheim, 1890), *Thinodromus (Amisammus) japonicus* (Cameron, 1930) and *Thinodromus (Amisammus) renominatus* Herman, 1970, as well as 3 species from the Oriental Biogeographic Region: *Thinodromus (Amisammus) diancangensis* Gildenkov, 2019 from Yunnan, China, *Thinodromus (Amisammus) gentlus* Gildenkov, 2019 from northern India and Nepal, and *Thinodromus (Amisammus) smetanai* Gildenkov, 2019 from Taiwan, China. As a result of studying the type and other vast material of *T. arcuatus*, *T. renominatus* and *T. motschulskyi*, a new synonym is established: *T. (Amisammus) motschulskyi* (Hochhuth, 1860) = *Thinodromus (A.) renominatus* Herman, 1970, syn. n. In addition, new records of *T. arcuatus* and *T. motschulskyi* are given.

Keywords: rove beetles, *Thinodromus arcuatus* species group, taxonomy, new synonymy, distribution

Acknowledgements. The author expresses heartfelt gratitude to his colleagues and collection curators who provided materials for study: Alexey Gusakov (ZMUM, Moscow); Andrey Gontarenko (Odessa); Ilya Enushchenko (Irkutsk); Kirill Makarov and Olga Makarova (Moscow); Alfred F. Newton, Margaret K. Thayer, and James H. Boone (FMNH); György Makranczy (HNHM, Budapest, material from ISZP); Harald Schillhammer (NHMW, Vienna); Michael Schülke (Berlin); Volker Assing (Hannover). The author expresses special gratitude to Kirill Makarov (Moscow State Pedagogical University, Moscow) for help in providing photographs.

Funding. This work was funded by the budget of Smolensk State University. No additional grants were received for the conduct or supervision of this study.

Ethics declarations. This work does not involve studies with humans or animals that meet the criteria of Directive 2010/63/EU.

Conflict of interest. The author of this work declares that he has no conflict of interest.

For Citation: Gildenkov M.Yu. Taxonomic Notes on *Thinodromus (Amisammus) arcuatus* (Stephens, 1832) and Related Species with a New Synonym (Coleoptera, Staphylinidae, Oxytelinae). *Zoologicheskii zhurnal / Russian journal of zoology*. 2026. Vol. 105, no. 1. pp. 32–38 (In Russ.) <https://doi.org/10.7868/S3034545626010046>

В исследованиях использованы стандартные методы по таксономии насекомых, препарирование и измерения выполнены с использованием микроскопа МБС-10, снабженного окуляр-микрометром. Препараты гениталий обработаны 10% КОН и зафиксированы в эупарале. Этикетки приведены в оригинальной транскрипции, знак “|” обозначает конец строки. Фотографии получены на Canon EOS5D Mark III с объективом Canon MP-E65 mm, использована технология extended focus.

Места хранения материала: сAG – личная коллекция Андрея Гонтаренко, Одесса, Украина (private collection of Andrey Gontarenko, Odessa); сMG – личная коллекция автора, Смоленск, Россия (private collection of Mikhail Gildenkov, Smolensk); сMSch – личная коллекция Михаэля Шюльке, Берлин, Германия (private collection of Michael Schülke, Berlin); сVA – личная коллекция Фолкера Ассинга, Ганновер, Германия (private collection of Volker Assing, Hannover); FMNH – Музей Естественного Филда, Чикаго, США (Field Museum of Natural History); ISZP – Институт зоологической систематики Польской Академии наук, Краков, Польша (Institute of Systematic Zoology, Polish Academy of Sciences, Krakow, Poland); NHMW – Музей естественного Филда, Вена, Австрия (Naturhistorisches Museum Wien); ZMUM – Зоологический музей Московского Государственного университета, Москва, Россия (Zoological Museum, Moscow Lomonosov State University).

До сегодняшнего дня к группе видов “*arcuatus*” относили (Гильденков, 2000, 2001, 2010, 2019), кроме *T. arcuatus*, еще 5 видов из Палеарктики и 3 вида из Восточной биогеографической области (см. аннотацию). Все представители группы “*arcuatus*” отличаются наличием во внутреннем мешке эдегуса двух характерных зубовидных структур, направленных вершинами к дорсальной стороне эдегуса (Гильденков, 2019). Как правило, основания этих структур довольно широко расставлены, а вершины наклоняются к основанию эдегуса и сходятся, образуя вершину острого угла (Гильденков, 2000: С. 919: Рис. 1: 3; Гильденков, 2001: С. 154: Рис. 21: 1). Строение и расположение зубовидных структур в мешке эдегуса служат важными диагностическими признаками (Гильденков 2000, 2001, 2019).

Наиболее известным видом в группе (Herman, 2001; Schülke, Smetana, 2015) является широко распространенный в Европе *T. arcuatus*.

***Thinodromus (Amisammus) arcuatus* (Stephens, 1832)**

= *Carpalimus arcuatus* Stephens, 1832.

= *Trogophloeus scrobiculatus* Erichson, 1839 [lectotypus des. Gildenkov, 2010].

= *Trogophloeus (Carpalimus) arcuatus nigricornis* Mulsant & Rey, 1895.

Изученный материал. Ранее мы изучили материалы по этому виду (Гильденков, 2000, 2001, 2009, 2010; Гильденков и др., 2011) из Австрии, Болгарии, Великобритании, Германии, Греции, Италии, Македонии, Польши, России (Московская и Смоленская области), Сербии, Словакии, Турции (европейская часть и северо-запад азиатской части), а также из Франции.

В последние годы были изучены новые материалы, которые важны для понимания распространения *T. arcuatus*:

Северная Турция: 1♂, 1 ex. “TR08 BARTIN25.4.2006 IR leg Rd. to Yenikoy from Kapisuyu I calcareous stream in mixed forest 161m N41°47'08" E32°43'07"” (сVA; 1♂ – сMG); 1♂ “TR-RIZE2.6.89 ö RIZE leg. Jäch (41)” (NHMW).

Южная Турция: 2♂♂, 2 ex. “TR. – Adana [16a], 920 m 15 km E Osamniye, NW Yarpuz, stream bank N37°03'34N, 36°25'43E [6.IV.2004, Assing & Schülke” (сVA); 2♀♀ “TR. – Antalya; No. 28 SSW Antalya, Cirali stream bank, 04.IV.2002 36°25'N, 30°28'E, V. Assing & P. Wunderle” (сVA; 1♀ – сMG); 1♀ “TÜRKEI 1991 leg. Schönmann et Schillhammer” “Prov. ANTALYA 25.5 s Kemer” (NHMW); 1♂, 1♀ “TÜRKEI 1991 leg. M. Jäch” “Prov. ANTALYA (38b) 50m, 25.V. N Altinyaka” (NHMW); 1♀ “TÜRKEI 1991 leg. Schönmann et Schillhammer” “Prov. ANTALYA 30km n Finike w Catallar 23.5.” (NHMW); 1♂ “S-Tuerkei: Region Antalya/ 3 km W Cirali, 025) halbschattiges Flussufer in Laubwald; in Schotter, z.T. nahe Baumwurzeln, 28.03.2001, leg. Rose” “Koordinaten (WGS84): N36°25'27,1" / E30°26'41,2", 71 m” (сVA).

Иран (указывается впервые): 1♀ “IRAN: Ostan-E-Khorasan Elburz mts., 60 km E Minudasht, 37°20' N, 56°01'E” “1280 m, 26.V.2007 leg. O. Šauša [13 A]” (сMSch).

Таким образом, *T. arcuatus* широко распространен в Европе, но отсутствует на Кавказе. Для Кавказа он был ошибочно указан как старший синоним *T. motschulskyi* (Klima, 1904) и как *Trogophloeus scrobiculatus* Erichson, 1839 (Hochhuth, 1849). *Trogophloeus motschulskyi*, распространенный на Кавказе, мы считаем самостоятельным видом (см. ниже). Что касается указания *T. arcuatus* для Кавказа как *Trogophloeus scrobiculatus*, то Хохут, с большой долей вероятности, имел дело с экземпляром *T. motschulskyi*, которого и описал из Грузии спустя 11 лет (Hochhuth, 1860). В Азии *T. arcuatus* довольно широко распространен по северному и южному побережью Турции, есть достоверный материал из Ирана. Указания *T. arcuatus* для Северной Африки, Средней Азии и Сибири, что отражено в каталоге Палеарктики (Schülke, Smetana, 2015), на наш взгляд, относится к другим видам (Гильденков, 2001). Распространение *T. arcuatus*

в Средней Азии, учитывая находку этого вида в Иране, представляется нам возможным, в отличие от Северной Африки и Сибири.

Thinodromus (Amisammus) renominatus
 Herman, 1970

= *Trogophloeus glabricollis* Bernhauer, 1914 [nomen praecuriosum, nec. *Trogophloeus glabricollis* Motschulsky, 1860: 552].

Изученный материал. Голотип, самка, “Turus” “Asia Minor, Biledjek, leg. Bodemeyer” “Coll. M. Bernhauer” (FMNH) (утерян).

Trogophloeus renominatus первоначально был описан как *Trogophloeus glabricollis* из северо-западной Турции (Biledjik) по единственной самке, которую нам удалось изучить в 1996 г. и которая, после возврата, была утеряна. Информация о *T. renominatus*, таким образом, сохранилась только в описании (Bernhauer, 1914), диагнозе (Гильденков, 2000) и переописании этого вида (Гильденков, 2001). Согласно всем имеющимся данным, *T. renominatus* был отнесен (Гильденков, 2000, 2001) к группе “*arcuatus*”. Размерами, окраской и общим габитусом наиболее сходен с близким *T. arcuatus* (Bernhauer, 1914; Гильденков, 2001). В качестве существенных отличий *T. renominatus* от *T. arcuatus* указывались (Bernhauer,

1914; Гильденков, 2000, 2001) едва заметная пунктировка головы, нежная и редкая пунктировка переднеспинки, значительно более мелкая пунктировка надкрылий. Кроме того, было отмечено (Гильденков, 2000) наличие шагреневки в задней части надкрылий вдоль шва. Пунктировка переднеспинки и головы *T. renominatus* сходна с таковой у *Thinodromus pilosellus* (Eppelaheim, 1890), тогда как пунктировка надкрылий значительно более мелкая и густая, а поверхность тела в значительно более коротких волосках (Гильденков, 2000, 2001).

Thinodromus (Amisammus) motschulskyi
 (Hochhuth, 1860)

(рис. 1а, 1б)

T. motschulskyi очень близок к *T. arcuatus*, был сведен к нему в синоним (Klima, 1904: 53), и длительное время эти виды не различали, в связи с чем данные о распространении *T. motschulskyi* и *T. arcuatus* требуют уточнения. Гильденков (2000: 921) восстановил статус *T. motschulskyi* как валидного вида после изучения типового экземпляра из коллекции Виктора Мочульского и обширных материалов с Кавказа и юга России.

(а)



(б)



Рис. 1. *T. motschulskyi*, фрагмент переднеспинки: а – самец, Россия, Краснодарский край; б – самец, Турция, провинция Бартин

Fig. 1. *T. motschulskyi*, pronotal fragment: а – male, Russia, Krasnodar Territory; б – male, Türkiye, Bartın Province

Изученный материал. Голотип, самка, “*Trogophloeus motschulskyi*” “Georgia” “Hochh.” “226” “*Mannerheimi* Kol-ti” (ZMUM).

Ранее мы изучили (Гильденков, 2000, 2001, 2009) материалы по *T. motschulskyi* из Абхазии, Грузии, России (Дагестан, Донецкая Народная Республика (поселок Лозовое), Краснодарский край, Крым, Ставропольский край) и Северо-восточной Турции.

В последние годы были исследованы другие материалы, которые важны для понимания распространения *T. motschulskyi*:

2♂♂, 2♀♀ “Крым, Бахчисарайский р-н, лев. бер. р. Козокка ниже с. Соколиное h~240 44°33'27"N33°57'25"E4.V.2015 leg. К. Макаров” (сМГ); 6 эк. “Крым, Бахчисарайский р-н, берег р. Бельбек |1 км Ю. с. Танковое |44°39'41"N33°48'36"E9.V.2017 | leg. К. и О. Макаровы” (сМГ); 1 эк. “Caucasus occ. Красная Поляна Roubal VII.1910” “*Trog. pilosellus*” (NHMW); 4 эк. “Armenia sov. 2.V.1975 lg. J. Pawtowski” (ISZP); 1♂, 2♀♀ “Краснодарск. кр. Хостинский р-н, р. Хоста, близ устья, 7–9.IX.2015 И. Енущенко” (сМГ); 1♂ “Krasnodar area, 5.06.017 Lazarevsky env. leg. Gontarenko A.V.” “drifts of wet leaves near creek” (сАГ); 1♂, 5♀♀ “Krasnodar area, Tuapse distr., Olginka env. 23.05.017 leg. Gontarenko A.V.” (сАГ). 1♀ “TR07 BARTIN25.4.2006 IR leg Rd. to Topallar from Kakraz calcareous stream in mixed forest 25m N41°50'50.5" E32°29'11"” (сВА); 1♂, 2♀♀ “TR08 BARTIN25.4.2006 IR leg Rd. to Yenikoy from Kapisuyu I calcareous stream in mixed forest 161m N41°47'08"E32°43'07"” (сВА); 1♂, 1♀ – сМГ); 1♂, 1♀ “TR05 BOLU24.4.2006 IR leg Rd. 750 btw Yeniçaga & Mengen fast stream in mixed forest 844m N40°50'49"E32°03'47.5"” (сВА); 1♂ – сМГ); 1 эк.

“TR07 BARTIN25.4.2006 IR leg Rd. to Topallar from Kakraz calcareous stream in mixed forest 25m N41°50'50.5"E32°29'11"” (сВА); 1♂ “TR [2a]–Kastamonu, 45 km NW Kastamonu, 41°43'51"N, 33°29'53"E880 m, stream bank 22.III.2010, V. Assing” (сВА); 2♂♂, 2♀♀ “TR-ORDU28.5. Gököy (18) leg. Jäch 1989” (NHMW); 1♂, 1♀ – сМГ); 1♂, 1♀ “TR-RIZE2.6.89 ö RIZE leg. Jäch (41)” (NHMW); 1♀ Турция, провинция Синоп “Cangaldagh, Anat. bor. 16.-26.V.57, leg. F. Schubert” (сМГ); 1♀ “TURKEI – 1989 leg. Schönmann et Schillhammer” “Prov. ORDU28.5. Gököy 700m” (сМГ).

При этом часть экземпляров, происходящих из Крыма, Краснодарского края и Армении, следует отнести к типичным *T. motschulskyi* с довольно густой пунктировкой переднеспинки (рис. 1а) и надкрылий. Особи из Турции имеют редкую и очень нежную пунктировку переднеспинки (рис. 1б), напоминающую пунктировку *T. renominatus*, но строение эдеагуса самцов идентично типичному для *T. motschulskyi*. Лишь у двух самок из Турции имеется шагреневка в задней части надкрылий по шву, которую мы считаем проявлением индивидуальной изменчивости.

Таким образом, на основании изучения значительного по объему материала по *T. motschulskyi* с Кавказа, юга России и из Турции мы считаем, что пунктировка переднеспинки и надкрылий *T. motschulskyi* весьма изменчива и не может служить признаком для разграничения видов, поэтому *T. renominatus* следует признать его младшим синонимом: *Thinodromus (Amisammus) motschulskyi* (Hochhuth, 1860) = *Thinodromus (Amisammus) renominatus* Herman, 1970 syn. n.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Гильденков М.Ю., 2000. Обзор палеарктических видов рода *Thinodromus* Kraatz (Coleoptera, Staphylinidae). Сообщение 2 // Зоологический журнал. Т. 79. № 8. С. 918–927. [English translation: *Gildenkov M. Yu.*, 2000. A Review of Palaearctic Species of the Genus *Thinodromus* (Coleoptera, Staphylinidae): Communication 2 // Entomological Review. Vol. 80. № 7. P. 831–842].
2. Гильденков М.Ю., 2001. Филогенетические отношения в подсемействе Охutelinae. Фауна *Thinodromus* Палеарктики (Coleoptera: Staphylinidae: Охutelinae). Смоленск: СГПУ. 204 с.
3. Гильденков М.Ю., 2009. Новые данные о распространении в Палеарктике видов рода *Thinodromus* и видов рода *Carpelimus* из подродов *Carpelimus* s.str., *Paratrogophloeus*, *Vucephalinus* (Coleoptera, Staphylinidae) // Известия Смоленского государственного университета. № 2 (6). С. 25–42.
4. Гильденков М.Ю., 2010. Новая синонимия и номенклатурные типы для палеарктических видов из родов *Thinodromus* и *Carpelimus* (Coleoptera, Staphylinidae, Охutelinae) // Известия Смоленского государственного университета. № 4 (12). С. 7–29.
5. Гильденков М.Ю., Семионенков О.И., Стародубцева О.А., 2011. Стафилиниды подсемейства Охutelinae (Coleoptera, Staphylinidae) Смоленской области // Известия Смоленского государственного университета. № 3 (15). С. 261–279.
6. Гильденков М.Ю., 2019. Три новых вида из группы видов *Thinodromus arcuatus*, род *Thinodromus* Kraatz 1857 (Coleoptera, Staphylinidae, Охutelinae) из Восточной области // Зоологический журнал. Т. 98. № 11. С. 1205–1212. <https://doi.org/10.1134/S004451341908004X> [English translation: *Gildenkov M. Yu.*, 2019. Three

- New Species of the *Thinodromus arcuatus* Group, Genus *Thinodromus* Kraatz, 1857 (Coleoptera, Staphylinidae, Oxytelinae), from the Oriental Region // *Entomological Review*. Vol. 99. № 8. P. 1197–1204. <https://doi.org/10.1134/S0013873819080141>].
7. Bernhauer M., 1914. Beitrage zur Kenntniss der paläarktischen Staphyliniden-Fauna // *Münchener Koleopterologische Zeitschrift*. B. 4 (1). S. 1–10.
 8. Herman L.H., 2001. Catalog of the Staphylinidae (Insecta: Coleoptera). 1785 to the end of the second Millennium // *Bulletin of the American Museum of Natural History*. Vol. 265. P. 1–4218. <https://doi.org/10.1206/0003-0090.265.1.1>
 9. Hochhuth J.H., 1849. Die Staphylinen-Fauna des Kaukasus und Transkaukasiens // *Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou*. Bd. 22 (1). P. 18–214.
 10. Hochhuth J.H., 1860. [New species]. In: V. Motschulsky. Énumération des nouvelles espèces de coléoptères rapportées de ses voyages. 3e partie // *Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou*. Bd. 33 (2). P. 539–588.
 11. Klima A., 1904. Die paläarktischen Arten des Staphyliniden-Genus *Trogophloeus* Mannh. // *Münchener Koleopterologische Zeitschrift*. B. 2. S. 43–66.
 12. Schülke M., Smetana A., 2015. Oxytelinae / Löbl I., Löbl D. (edit.) *Catalogue of Palaearctic Coleoptera*. V. 1 (Hydrophiloidea – Staphyloidea). Leiden–Boston: Brill. P. 757–795.

REFERENCES

1. Gildenkov M.Yu. Review of the Palaearctic species of the genus *Thinodromus* Kraatz (Coleoptera, Staphylinidae). *Message 2. Zoologicheskyy zhurnal*, 2000. vol. 79, no. 8. pp. 918–927. (In Russ.).
2. Gildenkov M.Yu. Phylogenetic relationships in the subfamily Oxytelinae. *Fauna of Thinodromus of the Palaearctic* (Coleoptera: Staphylinidae: Oxytelinae). Smolensk: Smolensk State Pedagogical University, 2001, 204 p. (In Russ.).
3. Gildenkov M.Yu. New data on the distribution of species of the genus *Thinodromus* and species of the genus *Carpelimus* from the subgenera *Carpelimus* s.str., *Paratrogophloeus*, *Bucephalinus* (Coleoptera, Staphylinidae) in the Palaearctic. *Izvestiya Smolenskogo gosudarstvennogo universiteta*, 2009, vol. 6, no. 2, pp. 25–42. (In Russ.).
4. Gildenkov M.Yu. New synonymy and nomenclatural types for Palaearctic species from the genera *Thinodromus* and *Carpelimus* (Coleoptera, Staphylinidae, Oxytelinae). *Izvestiya Smolenskogo gosudarstvennogo universiteta*, 2010, vol. 12, no. 4, pp. 7–29. (In Russ.).
5. Gildenkov M.Yu., Semionenkov O.I., Starodubzeva O.A. Rove beetles of the subfamily Oxytelinae (Coleoptera, Staphylinidae) of the Smolensk area. *Izvestiya Smolenskogo gosudarstvennogo universiteta*, 2011, vol. 15, no. 3, pp. 261–279. (In Russ.).
6. Gildenkov M.Yu. Three new species from the *Thinodromus arcuatus* species group, genus *Thinodromus* Kraatz 1857 (Coleoptera, Staphylinidae, Oxytelinae) from the Oriental Biogeographic Region. *Zoologicheskyy zhurnal*, 2019, vol. 98, no. 11, pp. 1205–1212. (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S004451341908004X> [English translation: Gildenkov M.Yu. Three New Species of the *Thinodromus arcuatus* Group, Genus *Thinodromus* Kraatz, 1857 (Coleoptera, Staphylinidae, Oxytelinae), from the Oriental Region. *Entomological Review*, 2019, vol. 99, no. 8, pp. 1197–1204. <https://doi.org/10.1134/S0013873819080141>].
7. Bernhauer M. Beitrage zur Kenntniss der paläarktischen Staphyliniden-Fauna. *Münchener Koleopterologische Zeitschrift*, 1914, bd. 4, no. 1, pp. 1–10. (In German).
8. Herman L.H. Catalog of the Staphylinidae (Insecta: Coleoptera). 1785 to the end of the second Millennium. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 2001, vol. 265, pp. 1–4218. <https://doi.org/10.1206/0003-0090.265.1.1>
9. Hochhuth J.H. Die Staphylinen-Fauna des Kaukasus und Transkaukasiens. *Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou*, 1849, vol. 22, no. 1, pp. 18–214. (In French).
10. Hochhuth J.H. [New species]. In V. Motschulsky. Énumération des nouvelles espèces de coléoptères rapportées de ses voyages. 3e partie. *Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou*, 1860, vol. 33, no. 2. pp. 539–588. (In French).
11. Klima A. Die paläarktischen Arten des Staphyliniden-Genus *Trogophloeus* Mannh. // *Münchener Koleopterologische Zeitschrift*, 1904, vol. 2, pp. 43–66. (In German).
12. Schülke M., Smetana A. Oxytelinae. In I. Löbl, D. Löbl. *Catalogue of Palaearctic Coleoptera*. V. 1 (Hydrophiloidea – Staphyloidea). Leiden–Boston: Brill, 2015, pp. 757–795.

Сведения об авторе

Михаил Юрьевич Гильденков – доктор биологических наук, заведующий кафедрой биологии и химии Смоленского государственного университета, Смоленск, Российская Федерация;

E-mail: mgildenkov@mail.ru;

<https://orcid.org/0000-0001-5752-1411>. SPIN: 9079–8238; Scopus Author ID: 8677040800; ReseacherID: J-9690–2015.

Поступила в редакцию 07.08.2025

После доработки 14.09.2025

Принята к публикации 15.12.2025

About the author

Mikhail Yuryevich Gildenkov – Doctor of Biological Sciences, Head of the Department of Biology and Chemistry, Smolensk State University, Smolensk, Russian Federation;

E-mail: mgildenkov@mail.ru;

<https://orcid.org/0000-0001-5752-1411>. SPIN: 9079–8238; Scopus Author ID: 8677040800; ReseacherID: J-9690–2015.

Received August 07, 2025

Revised September 14, 2025

Accepted December 15, 2025

УДК 598.252.2:591.512.2(282.247.211)

DOI: 10.7868/S3034545626010059

Оригинальная статья

Массовая миграция черной казарки (*Branta bernicla*, Anseriformes) на Онежском озере весной 2024 г.

Т. Ю. Хохлова^{1*}, И. И. Горелов²

¹ Институт биологии Карельского научного центра РАН, Петрозаводск, Российская Федерация

² Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, Магадан, Российская Федерация

*e-mail: t.hokhlova@mail.ru

Аннотация. Зарегистрирован первый случай массового пролета черной казарки (*Branta bernicla*) над Онежским озером с большим отклонением к востоку от основного миграционного пути. Его причиной могли послужить экстремальные погодные условия на юге Карелии в ночь с 24 на 25 мая 2024 г. Над Кижскими шхерами птицы летели 25.05 в северном направлении с 10:30 до 12:30 стаями по 200–875 птиц. В пределах видимости зарегистрировано и сфотографировано 14 стай, включавших, по результатам подсчета птиц на снимках, 6476 казарок. Недочет при визуальной оценке составил около 30%. Все идентифицированные птицы принадлежали к европейско-сибирскому подвиду *Branta bernicla bernicla*.

Ключевые слова: черная казарка, *Branta bernicla*, весенний пролет, Карелия

Финансирование. Работа выполнена при поддержке ФГБУ “Национальный парк Водлозерский” (договор № 3739/05.24 от 20.05.2024).

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

Конфликт интересов. Авторы декларируют отсутствие явных и потенциальных конфликтов интересов, связанных с публикацией данной статьи.

Вклад авторов. Авторы внесли равный вклад в разработку концепции, проведение исследования и подготовку статьи.

Благодарности. Авторы благодарят глобальную службу просмотра изображений NASA (NASA’s Global Imagery Browse Services (GIBS), part of NASA’s Earth Observing System Data and Information System (EOSDIS)) за возможность использования изображений, полученных с метеорологических спутников.

Ссылка цитирования: Хохлова Т.Ю., Горелов И.И. Массовая миграция черной казарки (*Branta bernicla*, Anseriformes) на Онежском озере весной 2024 г. // Зоологический журнал / Russian journal of zoology. 2026. Том. 105, № 1. С. 39–43 <https://doi.org/10.7868/S3034545626010059>

Mass Migration of the Brent Goose (*Branta bernicla*, Anseriformes) on Lake Onega in the Spring of 2024

T. Yu. Khokhlova^{1, *}, I. I. Gorelov²

¹ Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, Russian Federation

² Institute for Biological Problems of the North, Russian Academy of Sciences, Magadan, Russian Federation

*e-mail: t.hokhlova@mail.ru

Abstract. The first case of Brent Goose (*Branta bernicla*) mass migration over Lake Onega with a large deviation to the east of the main migration route was recorded. The cause may have been the extreme weather conditions in southern Karelia on the night of May 24–25, 2024. Over the Kizhi skerries, the birds flew in a northerly direction in flocks of 200–875 birds from 10:30 to 12:30. Within the range of sight, 14 flocks were recorded and photographed. They included 6476 geese, based on the count of birds on photographs. The underestimation in visual count was about 30%. All identified birds belonged to the European-Siberian subspecies *B. b. bernicla*.

Keywords: Brent Goose, spring migration, Karelia

Funding. The work was carried out with the support of the Vodlozersky National Park (agreement No. 3739/05.24 dated 20.05.2024).

Ethics declarations. There are no human or animal studies in this paper that meet the criteria of Directive 2010/63/EU.

Conflict of interests. The authors of this paper declare that they have no conflicts of interest.

Authors contribution. The authors contributed equally to the development of the concept, the research, and the preparation of the article.

Acknowledgements. The authors would like to thank NASA's Global Imaging Browse Services (GIBS), part of NASA's Earth Observing System Data and Information System (EOSDIS), for the opportunity to use images obtained from meteorological satellites.

For Citation: Khokhlova T.Yu., Gorelov I.I. Mass Migration of the Brent Goose (*Branta bernicla*, Anseriformes) on Lake Onega in the Spring of 2024. *Zoologicheskij zhurnal / Russian journal of zoology*. 2026. Vol. 105, no. 1. pp. 39–43 (In Russ.) <https://doi.org/10.7868/S3034545626010059>

Черная казарка подвида *Branta bernicla bernicla* (Linnaeus, 1758) — дальний мигрант, зимующий у атлантических побережий Западной Европы, места его гнездования располагаются в арктических тундрах России от п-ова Канин до восточного Таймыра и Хатангской губы (Scott, Rose, 1996; Fox, Leafloor, 2018). Весной Беломоро-Балтийский отрезок миграционного пути основная масса птиц проходит транзитом в конце мая—начале июня, обычно на большой высоте, часто в ночное время (Андреев и др., 2016). Массовый пролет идет через северное Приладожье, западные и центральные районы Карелии. В ее юго-восточной части, где находится Онежское озеро, отмечают лишь редкие стаи и остановки отдельных особей (Зимин и др., 1993, 2007; Хохлова, 1998; Сазонов, 2011; Яковлева, Сухов, 2020).

В 2024 г. зарегистрирован первый случай массовой миграции черных казарок через Онежское озеро с большим отклонением к востоку от основной магистрали.

Пролет черных казарок наблюдали 25.05 из д. Воробы (западное побережье Большого Клименецкого острова) во время работ, проводившихся в Кижских шхерах 22–29 мая. Число птиц оценивали визуально, одновременно делая снимки каждой стаи с использованием фотоаппарата Canon EOS77D с объективом Sigma 100–400 F/5–6.3 DG DN OS

Contemporary. Прямой учет затрудняли плохая видимость, высокая плотность стай и непрерывное перестроение птиц (рис. 1). Подсчет птиц на снимках позволил оценить величину недоучета при визуальной оценке, которая оказалась весьма значительной — около 30% (табл. 1). Все птицы, которых удалось идентифицировать по снимкам, принадлежали европейско-сибирскому подвиду *B. b. bernicla* (Linnaeus, 1758).

Голоса одной стаи казарок, пролетевших на большой высоте за пределами видимости, были отмечены еще во второй половине дня 24 мая. Следующим утром передовая стая прошла также вне видимости около 10 часов утра, а спустя полчаса начался массовый пролет, который продолжался до 12 часов утра, после чего прошла лишь одна стая (табл. 1). Всего за утро в пределах видимости прошло 6.5 тыс. казарок в 14 стаях, самая крупная из которых включала 875 птиц. По-видимому, казарки летели довольно широким фронтом: этим же утром большая стая была замечена над пос. Великая Губа в 25 км к северо-западу от места наблюдений (устное сообщение А.А. Коросова).

Стаи казарок проходили на разной высоте, большинство — не ниже 100 м. Самая крупная из стай шла непосредственно под облаками, маленькая группа — не выше 50 м. Небольшая высота пролета указывала на то, что некоторые из них,



Рис. 1. Плотная стая черных казарок над Кижскими шхерами Онежского озера 25.05.2024

Fig. 1. A dense flock of the Brent Geese over the Kizhia skerries of Lake Onega 25.05.2024

Таблица 1. Динамика массового пролета черных казарок в Кижских шхерах Онежского озера 25.05.2024**Table 1.** Dynamics of the mass flight of Brent Geese over the Kizhi skerries of Lake Onega 25.05.2024

№ стаи	Время суток	Число птиц		Недоучет, %
		по снимку	визуально	
1	10:26	555	400	27.9
2	10:40	543	320	41.1
3	10:58	512	300	41.4
4	10:58	582	500	14.1
5	11:02	580	500	13.8
6	11:06	477	400–450	5.7–16.1
7	11:09	440	350	20.5
8	11:10	200	150	25.0
9	11:15	18	19	5.6
10	11:27	875	500	42.9
11	11:36	298	250	16.1
12	11:46	461	250–300	34.9–45.8
13	11:56	446	250–300	32.7–43.9
14	12:35	207	150–200	5.4–27.5
Всего	10:26–12:35	6476	4339–4539	29.9–33.0

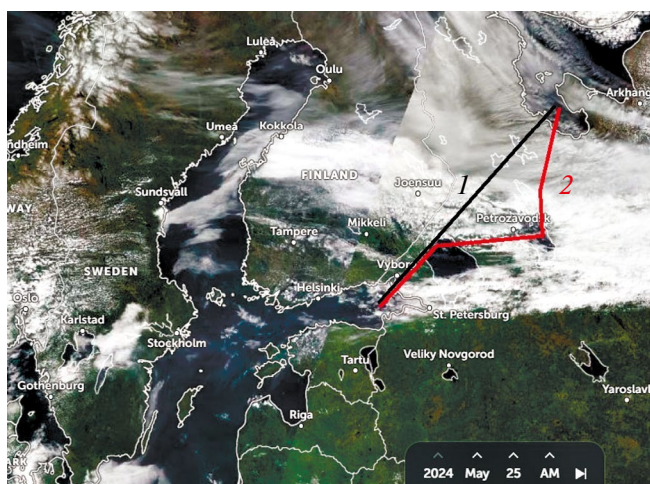


Рис. 2. Отклонение черных казарок от генерального пути пролета 25.05.2024 при экстремальных погодных условиях на юге Карелии: 1 – восточная граница трассы массового пролета, 2 – предполагаемый маршрут отклонившихся стаи. Основа – спутниковый снимок погоды в первой половине дня (AM) 25.05.2024 в Карелии (NASA's..., 2024)

Fig. 2. The Brent Geese deviating from the general flight way on May 25, 2024, under extreme weather conditions in southern Karelia: 1 – the eastern border of the mass flight route, 2 – the proposed route of the deviated flocks. The basis is a satellite image of the weather in the morning (AM) on May 25, 2024 in Karelia

вероятно, останавливались у юго-восточного побережья о-ва Большой Клименецкий, защищенного от юго-западного и западного ветра. Два случая остановки черных казарок в Кижских шхерах отмечены нами ранее 11.06.76 – 1 особь в Войгубе на восточном берегу о-ва Большой Клименецкий (Хохлова, 1998), 11.06.1999 – 4 особи на о-ве Бакенный в открытом озере.

Птицы, пролетавшие над пунктом наблюдения, появлялись из-за о-ва Большой Клименецкий, двигаясь в северном направлении или с небольшим отклонением от него к западу в сторону о-ва Кижы. И лишь две стаи начинали менять траекторию, подворачивая к северо-востоку. Направление пролета птиц над шхерами не соответствовало генеральному северо-восточному направлению миграций вида от мест предотлетных концентраций к местам гнездования (рис. 2). Весной перед преодолением Беломоро-Балтийского отрезка миграционного пути птицы, зимующие у побережий северной Атлантики, собираются в восточной части Балтийского моря (Андреев и др., 2016). Отсюда через Выборгский залив они летят на северо-восток к Белому морю, одним броском преодолевая более 600 км, где их регистрируют в пределах относительно узкого коридора в 200 км (Черенков и др., 2014). При этом птицы, летящие через Ладожское озеро, попадают в южную часть Онежского залива Белого моря и останавливаются здесь на отдых.

Отклонение черных казарок от обычного маршрута могло произойти из-за экстремальной

погодной обстановки на трассе пролета (NASA's..., 2024). В ночь с 24 на 25 мая небо над южной Карелией было закрыто плотными облаками, на большей части ее территории шли проливные дожди и дули сильные западные ветра. На Онежском озере разыгрался шторм, в шхерах в течение нескольких часов не прекращался ливень, а ветер с резкими порывами не раз менял направление (Архив погоды, 2024; прямые наблюдения). Пролет начался сразу после того, как дождь стих, и прошел уже при переменной облачности и умеренном западном

ветре, направление которого постепенно изменялось на северное.

Можно предполагать, что казарки, стартовавшие с Финского залива обычным маршрутом, столкнулись в Приладожье с погодным барьером и направились на восток по просвету, остававшемуся над Олонецкой равниной и Ивинским разливом (рис. 2). К тому времени, когда они достигли южной части Онежского озера, ситуация улучшилась и птицы получили возможность скорректировать направление движения.

ЛИТЕРАТУРА

1. Андреев В.А., Контиокорпи Я., Рымкевич Т.А., Антипин М.А., Рычкова А.Л., 2016. Черная казарка *Branta bernicla* // Миграции птиц Северо-Запада России. Неворобьиные. СПб.: АНОЛА "Профессионал". С. 83–88.
2. Архив погоды, 2024. <https://arhivpogodi.ru/arhiv/petrozavodsk/2024/05/24>
3. Зимин В.Б., Артемьев А.В., Лапшин Н.В., Тюлин А.Р., 2007. Олонецкие весенние скопления птиц: общая характеристика: гуси. Отв. ред. Ивантер Э.В.; Ин-т биологии КарНЦ РАН. М.: Наука. 299 с.
4. Зимин В.Б., Сазонов С.В., Лапшин Н.В., Хохлова Т.Ю., Артемьев А.В., Анненков В.Г., Яковлева М.В., 1993. Орнитофауна Карелии. Петрозаводск: КарНЦ РАН. 220 с.
5. Сазонов С.В., 2011. Птицы тайги Беломоро-Онежского водораздела. Петрозаводск: КарНЦ РАН. 502 с.
6. Хохлова Т.Ю., 1998. Орнитофауна Заонежья и тенденции ее изменений // Фауна и экология наземных позвоночных животных Республики Карелия. Петрозаводск: КарНЦ РАН. С. 86–128.
7. Черенков А.Е., Семашко В.Ю., Тертицкий Г.М., 2014. Птицы Соловецких островов и Онежского залива Белого моря: материалы и исследования (1983–2013 гг.). Архангельск. 384 с.
8. Яковлева М.В., Сухов А.В., 2020. Птицы заповедника "Кивач" и его окрестностей. Петрозаводск: Фореввер. 383 с.
9. Fox A.D., Leafloor J.O. (eds.), 2018. A Global Audit of the Status and Trends of Arctic and Northern Hemisphere Goose Populations (Component 2: Population accounts). Conservation of Arctic Flora and Fauna International Secretariat: Akureyri, Iceland. 173 p.
10. NASA's Global Imagery Browse Services, 2024. <https://worldview.earthdata.nasa.gov/> Дата обращения 29.05.2024
11. Scott D.A., Rose P.M., 1996. Atlas of Anatidae Populations in Africa and Western Eurasia. Wetlands International PUBLICATION41. 1996. Wageningen, The Netherlands. 336 p.

Сведения об авторах

Татьяна Юрьевна Хохлова — д-р биол. наук, ст.н.с. Института биологии — обособленного подразделения ФГБУН ФИЦ "Карельский научный центр РАН", Петрозаводск, Российская Федерация;
 E-mail: t.hokhlova@mail.ru;
<https://orcid.org/0009-0007-5167-8478>

Игнат Игоревич Горелов — аспирант, ФГБУН "Институт биологических проблем Севера ДВО РАН", Магадан, Российская Федерация;
 E-mail: gorelov.ignat@yandex.ru;
<https://ORCID0000-0003-4295-4788>

Поступила в редакцию 24.03.2025
 После доработки 17.12.2025
 Принята к публикации 21.12.2025

About the authors

Tatyana Yur'evna Khokhlova — Dr. of Sci. in Biology, Senior Researcher, Institute of Biology of the Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, Russian Federation;
 E-mail: t.hokhlova@mail.ru;
<https://orcid.org/0009-0007-5167-8478>

Ignat Igorevich Gorelov — graduate student, FSBIN "Institute of Biological Problems of the North, FEB RAS", Magadan, Russian Federation;
 E-mail: gorelov.ignat@yandex.ru;
<https://ORCID0000-0003-4295-4788>

Received March 24, 2025
 Revised December 17, 2025
 Accepted December 21, 2025

Становление и современное состояние московской городской популяции чомги (*Podiceps cristatus*, Podicipediformes, Aves)

К. В. Авилова*

Биологический факультет Московского государственного университета
имени М. В. Ломоносова, Москва, Российская Федерация

*e-mail: wildlife@inbox.ru

Аннотация. Исследовали структуру и численность популяции большой поганки, или чомги (*Podiceps cristatus*), в Москве с 1998 г., зимующих птиц подсчитывали с 1985 г. Учеты проводили на 150 прудах и 23 реках Москвы, отмечали число птенцов в каждом выводке. Методом обратного отсчета, исходя из возраста птенцов, определяли дату вылупления. Чомги гнездятся в Москве с конца 1990-х, их число к 2025 г. выросло до 86 пар и продолжает значимо расти ($r_s = 0.87$, $p < 0.05$, $n = 15$). Число выводков не связано с продолжительностью морозного периода и со средней суточной и минимальной температурами воздуха марта, апреля и мая. Сходство цикла размножения чомги с таковым у других видов водоплавающих птиц состоит в том, что срок начала размножения зависит от срока перехода среднесуточной температуры воздуха через 0°C . Чем раньше устанавливалась положительная температура воздуха, тем больше времени проходило с этого дня до начала кладки у самок ($r_s = -0.86$, $p < 0.05$, $n = 28$), однако длина предгнездового периода не коррелировала у чомги, в отличие от кряквы, с ростом числа гнездящихся птиц. В популяции чомги не проявлялись признаки переуплотнения, т.е. сокращения размера выводка с ростом числа самок, характерного для кряквы. Колонизации чомгой Московского мегаполиса предшествовали рост численности и расширение европейской части ареала вида в XX в., а также формирование сети искусственных водоемов и особо охраняемых природных территорий. Заселение города чомгой, как и многими другими видами птиц, очевидно начинается из пригородов и развивается по мере урбанизации региона. Уменьшение дистанции бегства, неофилия, гнездование на открытых участках водоемов и на искусственных субстратах свидетельствуют об углублении процесса освоения чомгой городской среды обитания.

Ключевые слова: большая поганка или чомга, *Podiceps cristatus*, городская популяция, структура популяции, динамика численности

Финансирование. Исследование проведено без дополнительного финансирования.

Соблюдение этических стандартов. Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы использования животных были соблюдены.

Конфликт интересов. Автор декларирует отсутствие явных и потенциальных конфликтов интересов, связанных с публикацией данной статьи.

Благодарности. Автор признателен В.А. Зубакину, Г.С. Ерёмкину и И.М. Панфиловой за консультации по численности и размещению колоний чайковых и местонахождениям водоплавающих птиц в Москве и Московской области, Н.А. Бондаревой – за фотографии птенцов чомги разного возраста, сотрудникам Метеорологической обсерватории МГУ за предоставленные метеоданные, всем наблюдателям, участвовавшим в мониторинге, за сбор полевых данных. Источник финансирования Госзадание № АААА-А16-116021660070-4.

Ссылка цитирования: Авилова К. В. Становление и современное состояние московской городской популяции чомги (*Podiceps cristatus*, Podicipediformes, Aves) // Зоологический журнал / Russian journal of zoology. 2026. Том. 105, № 1. С. 44–59 <https://doi.org/10.7868/S3034545626010067>

Formation and Current State of the Moscow Urban Population of the Great Crested Grebe (*Podiceps cristatus*, Podicipediformes, Aves)

K. V. Avilova*

Biological Faculty, Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russian Federation

*e-mail: wildlife@inbox.ru

Abstract. The structure and population size of the Great Crested Grebe (*Podiceps cristatus*) in Moscow have been studied since 1998, with wintering birds being counted since 1985. Surveys were conducted on 150 ponds and 23 rivers of Moscow, and the number of chicks in each brood was noted. The date of hatching was determined by the countdown method based on the age of the chicks. Great Crested Grebes have been nesting in Moscow since the late 1990s, their number increased to 86 pairs by 2025 and continues to grow significantly ($r_s = 0.87$, $p < 0.05$, $n = 15$). The number of wintering birds correlates with the number of birds nesting in the previous season ($r_s = 0.71$, $p < 0.05$, $n = 28$). The number of broods is related to neither the length of the frost period nor the average daily, nor the minimum air temperatures in March, April and May. The similarity of the Great Crested Grebe breeding cycle to other waterfowl species depends on the time it starts from the time of transition of the average daily air temperature through 0 °C. The earlier the positive air temperature was established, the more time has passed from that day to the beginning of egg-laying in females ($r_s = 0.86$, $p < 0.05$, $n = 28$). This, however, does not lead to an increase in the number of nesting birds. No effects of over-crowding have appeared in the Great Crested Grebe population. Brood size reduction with an increase in the number of females is likewise typical of other waterfowl, primarily mallards. The colonization of the Moscow metropolis was preceded by an increase in the number and expansion of the European distribution range in the 20th century, as well as the formation of a network of artificial reservoirs and specially protected natural areas. The spatial distribution of nesting Great Crested Grebes until 2004 was determined by the location of colonies of Black-headed Gulls (*Chroicocephalus ridibundus*), but now their relationship has weakened. The population of the Great Crested Grebes in Moscow obviously starts from the suburbs and develops as the region urbanizes as in many other birds. A decrease in the escape distance, neophilia, and nesting in open reservoirs and on artificial substrates indicate a deepening of the development of urban habitats.

Keywords: Great Crested Grebe, urban population, population structure, population dynamics

Funding. The study was conducted without additional funding.

Compliance with ethical standards. All applicable international, national and/or institutional principles of animal use have been followed.

Conflict of interests. The author declares the absence of obvious and potential conflicts of interest related to the publication of this article.

Acknowledgements. The author is grateful to V.A. Zubakin, G.S. Eremkin, and I.M. Panfilova for consultations on the number and location of gull colonies and the locations of waterfowl in Moscow and the Moscow Region, N.A. Bondareva for photographs of Great Crested Grebe's nestlings of different ages, the researches of the Moscow State University Meteorological Observatory for providing meteorological data, and all observers who participated in the monitoring for collecting field data.

For Citation: Avilova K.V. Formation and current state of the Moscow urban population of the Great Crested Grebe (*Podiceps cristatus*, Podicipediformes, Aves). *Zoologicheskii zhurnal / Russian journal of zoology*. 2026. Vol. 105, no. 1. pp. 44–59 (In Russ.) <https://doi.org/10.7868/S3034545626010067>

ВВЕДЕНИЕ

Городская среда обитания осваивается в настоящее время все новыми видами птиц, хотя и отличается от природной среды по структуре, уровню беспокойства, световому и шумовому режиму, микроклимату, составу и доступности пищевых ресурсов и т.д. Интерес орнитологов к явлению синурбизации птиц постоянно растет (Marzluff et al., 2012; Marzluff, 2016; Garcia et al., 2017; Hedblom, Murgui, 2017; Moller, Diaz, 2017; Isaksson, 2018; Patankar et al., 2021). Образ жизни и состав сообществ у большинства видов птиц в городе отличаются от таковых у конспецификов за его пределами (Avian Urban Ecology, 2014). Условия, которые определяют успешную колонизацию, различаются у специализированных видов и у видов с широкой амплитудой экологических требований, преадаптированных к неустойчивым и изменчивым условиям города (Patankar et al., 2021; MacGregor-Fors et al., 2022). Становление городских популяций птиц связано с глубиной преобразования среды обитания и подвижностью популяционной структуры видов с широкой экологической амплитудой (Фридман, Ерёмкин, 2009; Схилтхейзен, 2021). Синурбизация ряда видов водоплавающих птиц отрядов Anseriformes, Podicipediformes, Gruiformes в последние десятилетия проявляется очень широко (Luniak, 2004; Kelcey, Rheinwald, 2005; Hedblom, Murgui, 2017), но динамику городской популяции, начиная с первых случаев гнездования далеко не всегда удается проследить.

Колонизация города птицами часто начинается с использования привлекательных для них полигонов отходов или с зимовки на незамерзающих городских водоемах (Хохлов, 2006; Viksne et al., 2010), а также с образования скоплений птиц, привлеченных подкормкой (Avilova, Eremkin, 2001; Charman, Jones, 2009; Polakovskii et al., 2010). Основателями городских популяций также становятся птицы, намеренно или случайно интродуцированные людьми (Kelcey, Rheinwald, 2005; Hedblom, Murgui, 2017). Однако для большой поганки, или чомги, ни один из этих факторов не играет определяющей роли. Тем не менее она сравнительно недавно начала и продолжает быстро осваивать Московский мегаполис. Благодаря регулярным зимним и летним учетам водоплавающих птиц появилась возможность пронаблюдать за процессом колонизации чомгой территории Москвы с его начального этапа.

В задачи работы входило проследить динамику зимнего пребывания, территориального размещения и размножения чомги в границах Москвы с 1998 по 2025 г., оценить особенности колонизации и формы освоения городского пространства, сравнить эти показатели у чомги и у других видов водоплавающих птиц.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В основу работы положены данные, собранные в Москве в ходе ежегодных зимних (третья декада января 1985–2025 гг.) и летних (конец июня–июль 1998–2025 гг.) учетов водоплавающих птиц, проведенных по единой методике (Авилова и др., 2003) на всех городских водоемах в границах Москвы, до ее расширения с 01.07.2012. Определяли число и размещение зимующих и размножающихся чомг, число выводков, число птенцов и их возраст в каждом выводке. Число выводков корректировали с учетом того, что подросшие пуховики распределяются между родителями: часть их держится с самцом, а часть – с самкой (Курочкин, 1982). Если на водоеме видели двух взрослых птиц, при каждой из которых были птенцы одинакового возраста, их считали одним выводком. Примерные сроки вылупления птенцов с точностью до декады определяли методом обратного отсчета по возрастной стадии птенцов. Для поганок, в отличие от уток, шкала возрастов не разработана. Мы выделяли возрастные стадии по состоянию оперения: мелкие пуховые, крупные пуховые, оперяющиеся, оперенные нелетные. Поскольку чомги насиживают кладку с момента откладки 2-го яйца и в одном выводке птенцы могут различаться по возрасту, примерный срок вылупления определяли по возрасту старшего птенца. По имеющимся датированным фотографиям установили следующую примерную шкалу возрастов. Мелких пуховиков относили к 1-й категории до достижения возраста 10 дней, крупных пуховиков – ко 2-й категории (от 11 до 30 дней), оперяющихся птенцов – к 3-й категории (от 31 до 40 дней), оперенных нелетных молодых птиц – к 4-й категории (старше 41 дня). С момента вылупления до наступления периода самостоятельности проходит 71–79 дней (Cramp, Simmons, 1977). За период учета самостоятельные молодые не встречались. Дату откладки 1-го яйца методом обратного отсчета, как для уток, не определяли во избежание неточности, так как чомга, в отличие от уток, откладывает яйца не по одному в сутки, а с разными промежутками от 24 до 48 ч, иногда делая более длительные перерывы в кладке (Курочкин, 1982).

Статистическую значимость показателей оценивали методами непараметрического анализа (Statistica 10). Подбор наилучшей модели для многолетних учетных данных проводили в программе CurveExpert 1.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Со времени начала зимних учетов водоплавающих птиц в Москве с 1985 г. и в Московской области с 2004 г. (Зубакин и др., 2025) чомга была

и остается немногочисленной зимующей птицей. Впервые чомга была отмечена в январе 1986 г. на Кожуховском затоне р. Москвы, по одной птице зарегистрировано в 1989, 1992, 1995 и 1996 гг. по одной-две птицы – в 2002–2004 гг. Регулярные зимовки стали отмечать с 2011 г.: одиночных чомг наблюдали на Сходне, в Измайлове, на Царицынских прудах, небольшие группы – в нижнем течении р. Москвы. Суммарно за один зимний сезон встречали не более 10–12 птиц, чаще 2–5. Несмотря на малочисленность и значительные колебания их обилия (в 2014 г. чомги вообще не были отмечены), количество зимующих особей в течение последних 15 лет постепенно растет ($r_s = 0.58$, $p < 0.05$, $n = 15$). Чомги зимуют и ниже границы города по течению, размер зимующей группировки с 2004 г. медленно увеличивается ($r_s = 0.88$, $p < 0.05$, $n = 22$) (Зубакин и др., 2025), но не коррелирует с ростом их числа в Москве. Основная масса чомг появляется весной после освобождения ото льда замкнутых водоемов Москвы, пролет хорошо выражен на р. Москве и ее затонах (Резанов, 2017; Кузиков, 2020). Зимняя численность чомг с 1998 г. статистически значимо связана с числом отмеченных предыдущим летом выводков, взрослых птиц и птенцов ($r_s = 0.71$, 0.72 и 0.73 ; $p < 0.05$; $n = 28$).

В отличие от других видов водоплавающих птиц, чомги стали регулярно гнездиться в Москве относительно недавно. В первые годы наблюдений они были сосредоточены на западе Москвы на Большом Крылатском карьере (рис. 1): 12 взрослых особей в 1998 г. вблизи колонии озерных чаек, хотя очевидно, что чомги встречались в границах Московской кольцевой автодороги и до этого. До 1997 г. отмечали гнездование отдельных пар на Святом Косинском и Черном Люберецком озерах (Г.С. Ерёмкин, И.М. Панфилова, личные сообщения), а также – на Черном Косинском озере (Ерёмкин, 1997). В 1999 г. на Большом Крылатском карьере обитали до 5 выводков. В 2000 г. во время учета здесь встретили только пару взрослых птиц. По одному выводку на Большом Крылатском карьере отметили в 2001 и 2003 гг. В 2002 г. чомги не были обнаружены. 06.07.2004 г. Г.С. Ерёмкин впервые отметил выводок чомги в Южном округе Москвы на Нижнем Царицынском пруду. В 2005 г. здесь же отметили два выводка с начавшими оперяться птенцами и 2 гнезда, построенных в ходе подготовки ко второму циклу размножения. Три выводка и одно гнездо с насиживающей птицей были здесь обнаружены в 2006 г. В 2007 г. здесь же были найдены 2 гнезда и 2 выводка, еще 2 выводка – на Карамышевском рукаве р. Москвы, 1 – на Гребном канале в Крылатском. В 2008 г. на тех же водоемах было 4 выводка, в 2009 г. – 8 выводков, в 2010 г. – из девяти выводков 5 встречены на Нижнем Царицынском пруду, 3 – на Косинских озерах и 1 – в Кусково (рис. 1).

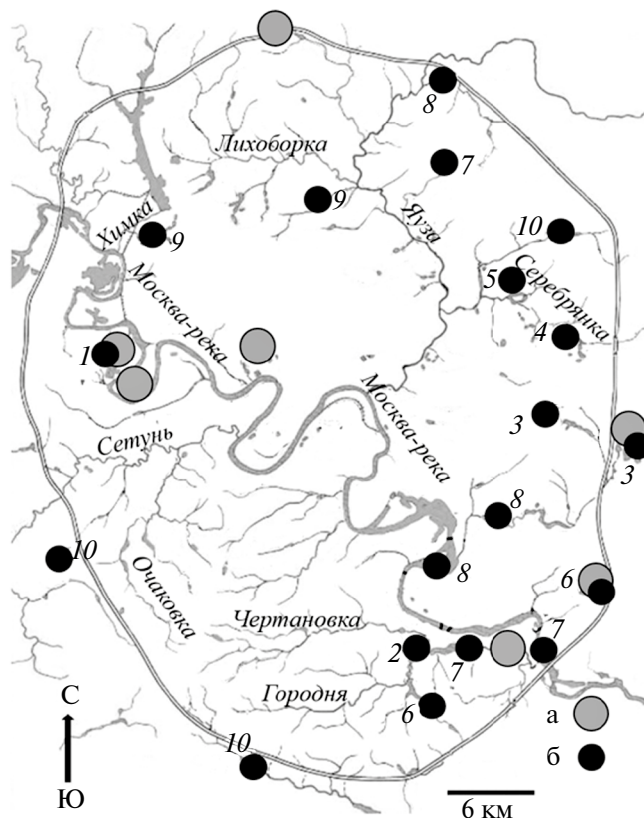


Рис. 1. Распространение выводков чомг по водоемам Москвы с 1998 по 2025 гг.:

а – колонии чаек, б – места регистрации выводков чомг; 1 – с 1999 г., 2 – с 2004, 3 – с 2010, 4 – с 2013, 5 – с 2018, 6 – с 2020, 7 – с 2021, 8 – с 2023, 9 – с 2024, 10 – с 2025 г.

Fig. 1. Distribution of the Great Crested Grebe's broods at Moscow ponds from 1998 to 2025. а – colonies of gulls, б – places of brood registration. 1 – from 1999, 2 – from 2004, 3 – from 2010, 4 – from 2013, 5 – from 2018, 6 – from 2020, 7 – from 2021, 8 – from 2023, 9 – from 2024, 10 – from 2025

В 2011 г. выводок отмечен на Большом Перовском пруду. В 2012 г. на Нижнецарицынском пруду были 8 выводков и 2 – в Кусково. В 2013 г. учтены 25 выводков, в том числе на Лебедянском пруду в Измайлове. В 2014 г. – 23 выводка на тех же водоемах. В 2015 г. на Нижнецарицынском пруду было 22 выводка, на Лебедянском пруду – 3, на Белом Косинском озере – 2. В 2016 г. – 33 выводка, в том числе 22 выводка и 3 насиживающие птицы на Нижнецарицынском пруду, остающемся главным центром расселения чомги. В 2017 г. отметили 43 выводка, из них – 28 на Нижнецарицынском пруду. В 2018 г. – 40 выводков, чомги впервые гнездились на Серебряно-Виноградном и Среднем Царицынском прудах. В 2019 г. было 50, а в 2020 г. – 64 выводка, впервые чомги гнездились на р. Язвенке, на Круглом пруду в Измайлове и на Мишкином

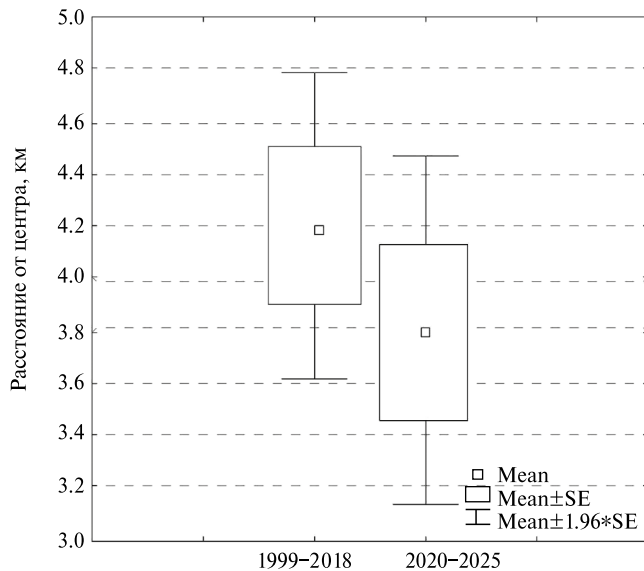


Рис. 2. Расстояние от места гнездования чомг до центра города в разные периоды учетов

Fig. 2. The distance from the nesting site of the Great Crested Grebes to the city center during different accounting periods

пруду на ул. Верхние поля. В 2021 г. учтены 68 выводков, появились выводки на Борисовском пруду и на р. Москве в Капотне и выше Коломенского.

В 2023 г. учтены 57 выводков: из них 4 – на Верхнем Царицынском пруду, 3 – на Терлецких прудах, по одному – на Нижнем Люблинском пруду, в Печатниках и на Кожуховском затоне р. Москвы, 1 – на Джамгаровском пруду, остальные – на Нижнем Царицынском пруду. В 2024 г. – 84 выводка, в том числе на старом русле р. Москвы от Крылатского моста до Филей, на 5-м Ивановском пруду, на прудах р. Каменки в ГЭС, в 2025 г. – минимум 85 выводков: на Борисовском пруду – 6, на Ивановских прудах – 2, на прудах зоны отдыха Битца – 2, на Большом Мещерском пруду – 6 (рис. 1). Обосновавшись на очередном водоеме, чомги обычно не перестают здесь гнездиться и впоследствии. До 2018 г. дистанция места гнездования от центра города в среднем составляла 4.2 ± 0.67 км, после 2020 г. – 3.8 ± 0.75 км (рис. 2).

Численность выводков и птенцов чомг с начала 2000-х гг. значительно растет, особенно с 2011 г. ($r_s = 0.87$, $p < 0.05$, $n = 28$). В освоении Москвы чомгой можно выделить три этапа: нерегулярное единичное гнездование с 1998 по 2005 г. при локализации вблизи колонии озерных чаек в Крылатском. Постепенное увеличение численности с 2004 по 2010 г. после вселения на Нижний Царицынский пруд. Быстрый рост численности с 2011 до настоящего времени при постоянном увеличении числа занятых водоемов и расширении области гнездования (рис. 3 и 4). Численность взрослых птиц также

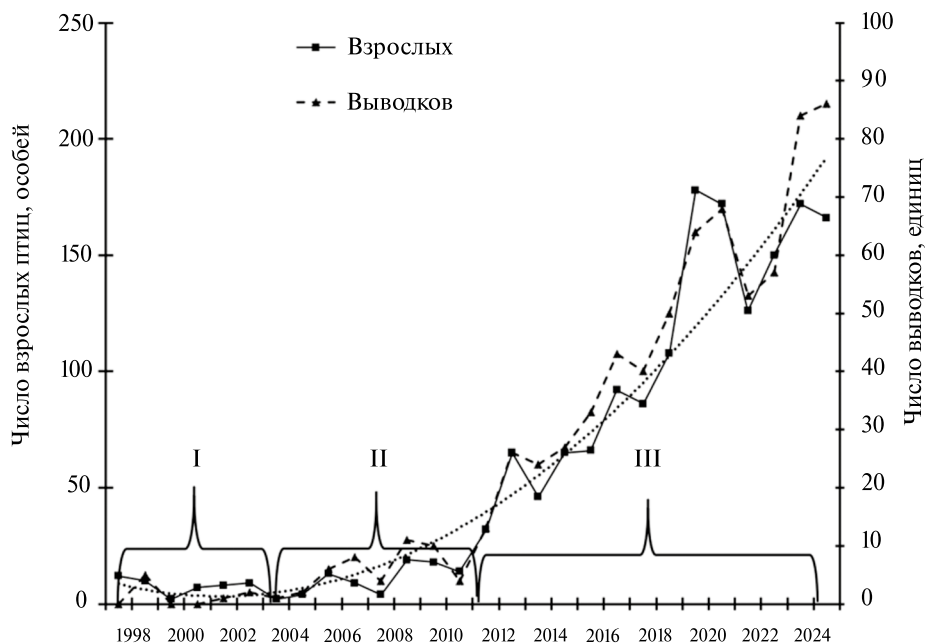


Рис. 3. Динамика числа выводков и взрослых чомг в Москве с 1998 по 2025 гг.: I – нерегулярное гнездование, II – постепенное увеличение численности, III – быстрый рост численности

Fig. 3. The dynamics of the number of broods and adults of the Great Crested Grebes in Moscow from 1998 to 2025: I – irregular nesting, II – gradual increase in numbers, III – rapid increase in numbers

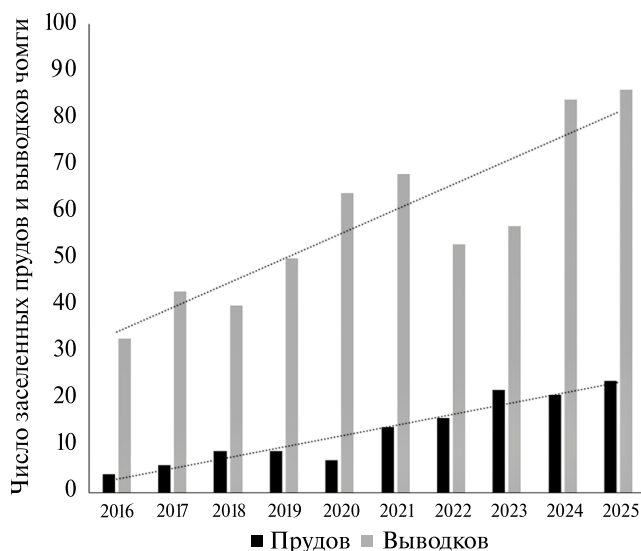


Рис. 4. Количество занятых чомгами и их выводками водоемов в период наиболее интенсивного роста с 2016 по 2025 г. ($r_s = 0.95$, $p < 0.05$, $n = 10$)

Fig. 4. The number of reservoirs occupied by the Great Crested Grebes broods during the period of the most intensive growth from 2016 to 2025 ($r_s = 0.95$, $p < 0.05$, $n = 10$)

растет ($r_s = 0.95$, $p < 0.05$, $n = 28$) и коррелирует с ростом числа выводков ($r_s = 0.95$, $p < 0.05$, $n = 28$).

Рост численности взрослых птиц, птенцов и выводков за 28 сезонов описывается многочленами 2-й степени:

$$Y = 0.3531x^2 - 3.4364x + 11.658$$

$$R^2 = 0.92$$

$$Y = 0.3833x^2 - 3.671x + 9.3752$$

$$R^2 = 0.94$$

$$Y = 0.1525x^2 - 1.3589x + 3.4823$$

$$R^2 = 0.95$$

где Y – число взрослых птиц, птенцов, выводков, x – год, R – коэффициент корреляции ожидаемого согласно формуле и наблюдаемого числа птиц. Кривые соответствуют полученным данным с высокой степенью значимости $p < 0.05$.

Появление основной массы выводков чомг с птенцами на прудах происходит во II и III декадах июня, в меньшей степени – в III декаде мая и I декаде июня. Распределение по срокам близко к нормальному (рис. 5). Значимых последовательных изменений в сроках вылупления птенцов и в увеличении длительности периода размножения за 28 лет не выявлено.

По нашим подсчетам за 28 сезонов, самое раннее появление выводков чомги на водоемах

в Москве – I декада мая в 2011 и 2018 гг. Самое позднее – III декада июля в 2023 и 2025 гг. Продолжительность всего периода – по меньшей мере 3 месяца, но возможно и больше. Так, уже по окончании периода учета поступила информация от А. Салтыковой об обнаружении 13.09.2025 г. в ГО Домодедово чомги с птенцом возрастом меньше месяца. То есть вылупление произошло не раньше середины августа. Второй цикл размножения чомг в Москве был зарегистрирован неоднократно. 15.07.2012 г. на Большом Кусковском пруду по сообщению И. М. Панфиловой чомга насиживала кладку при четверых старших птенцах. На Среднем Царицынском пруду 07.07.2021 автор данной статьи наблюдала за строительством самкой гнезда из материала, приносимого самцом, причем рядом находились три старших птенца.

За 28 лет с 1998 г., по нашим расчетам, в Москве было 13 ранних весен, когда среднесуточная температура принимала положительные значения в период со II декады февраля по II декаду марта, и 15 поздних весен, когда положительная температура устанавливалась с начала III декады марта по I декаду апреля. Срок перехода средней суточной температуры через 0°C в течение изучаемого периода достоверно не зависел от условий предыдущих сезонов, так как автокорреляция с аналогичными сроками один, два или три года назад не проявлялась. Число дней от начала устойчивого потепления до начала размножения (вылупления птенцов и откладки яиц) в годы с ранней весной было значимо больше, чем в годы с поздней весной ($Z = 2.13$, $p < 0.05$, $n = 28$).

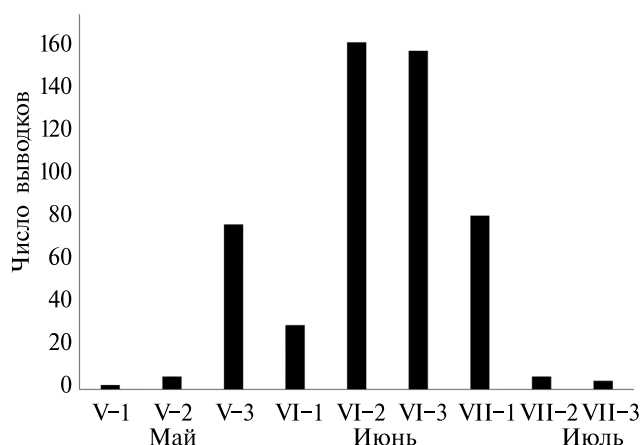


Рис. 5. Динамика появления выводков чомги по декадам (май–июль) суммарно за 28 сезонов

Fig. 5. Dynamics of the appearance of the Great Crested Grebe's broods by decade (May–July) for a total of 28 seasons

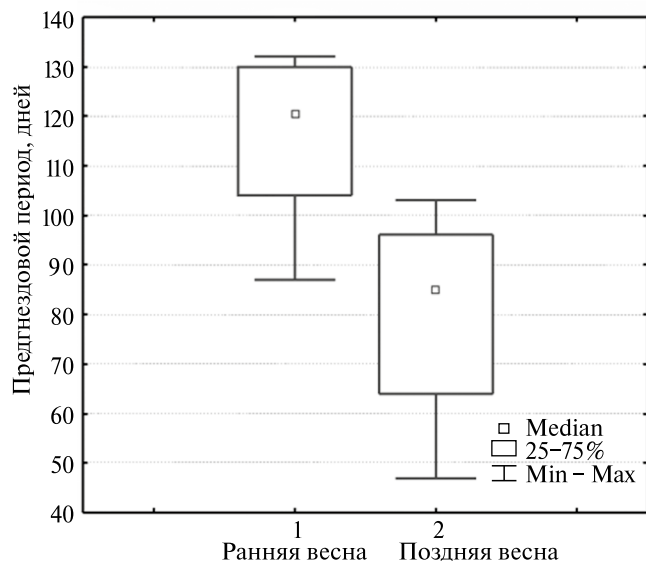


Рис. 6. Длина предгнездового периода чомги ранней и поздней весной с 2011 по 2025 г.

Fig. 6. The length of the pre-breeding season of the Great Crested Grebe in early and late spring from 2011 to 2025

Размножение начиналось более чем на декаду раньше в ранние весны по сравнению с поздними ($Z = 2.34$, $p < 0.05$, $n = 28$), рис. 6. Чем позже температура воздуха устойчиво переходила через 0°C и чем позже оттаивали замкнутые водоемы, тем короче был предгнездовой период, т.е. промежуток времени со дня перехода через 0°C до начала размножения чомги.

Число выводков в годы с ранней и поздней весной значимо не различалось. Рост числа выводков происходил как в годы с ранним, так и в годы

с поздним наступлением весны (рис. 7). Число выводков также не было связано с длительностью морозного периода и со средней суточной и минимальной температурами воздуха марта, апреля и мая.

Размер выводка независимо от возраста значимо не различался как за весь период наблюдений, так и в ранние и поздние весны, составляя в среднем от двух до трех птенцов (от одного до семи). Изменения размера выводка за период наблюдений, а также в течение лета по мере роста и развития птенцов не выявлено. Не выявлена и его связь с ростом числа гнездящихся пар.

Чомги устраивают гнезда в сильно подтопленных зарослях тростника, кустарниковых и в другой крупной надводной растительности, на плавающей ветоши или на окруженной водой кочке. Успешность размножения определяется, как и за пределами городской агломерации, стабильностью водного режима. Гнезда чомг нередко располагаются на мелководье в разреженных зарослях и хорошо видны с берега. Гнездо, найденное на Среднем Царицынском пруду 17.06.2018 г., находилось всего в 3 м от берега. Приближение людей к воде и, соответственно, к гнезду не вызывало у птиц никакой реакции (Василевская, 2018). Летом 2021–2024 гг. пара чомг, возможно, одна и та же, насиживала кладку совершенно открыто на островке вблизи “музыкального фонтана” на Среднем Царицынском пруду в присутствии множества людей. В 2025 г. чомги вывели птенцов в гнезде на открытой акватории Большого Путяевского пруда (сообщение Е. Евменчиковой). На Гольяновском пруду чомги впервые за все время наблюдений летом 2025 г. построили гнездо на искусственном сооружении – деревянном плоту с домиком для уток (сообщение Н.А. Бондаревой).

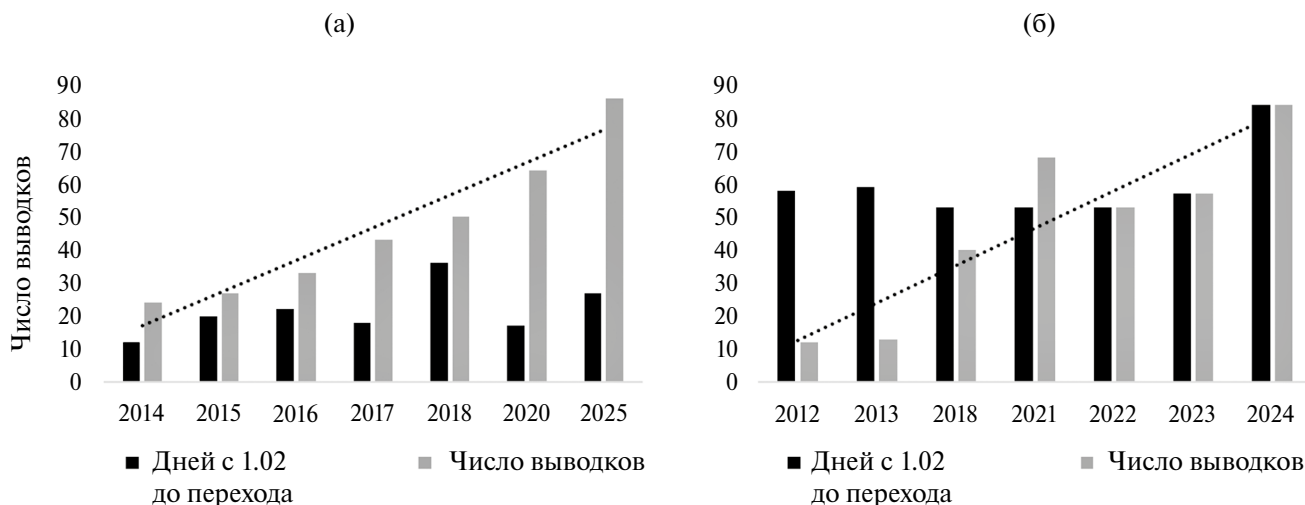


Рис. 7. Рост числа выводков чомги в годы с ранним (а) и поздним (б) наступлением весны

Fig. 7. The growth in the number of the Great Crested Grebe broods in years with early (a) and late (б) arrival of spring

В отличие от всеядных уток, чомги не пользуются широко распространенной в городе подкормкой водоплавающих птиц. Тем не менее они близко подпускают людей, что позволяет хорошо их рассмотреть. В городе снижается неophobia и растет исследовательская активность. Так, на Мосфильмовском пруду 20.09.2025 г. молодая чомга повсюду следовала за кряквами (*Anas platyrhynchos*), подплывавшими вплотную к берегу за подкормкой, и явно интересовалась происходящим (А.Б. Поповкина, личное сообщение), что говорит об углублении процесса адаптации чомги к городской среде обитания.

ОБСУЖДЕНИЕ

Согласно определению Анджеевского с соавторами (Andrzejewski et al., 1978), освобождение популяций от регулирующего влияния экосистемы, адаптация к жизни в специфических условиях города, формирование новых регулирующих механизмов может быть определено термином синурбизация, который означает тесное взаимодействие вида и очень специфической урбанистической среды. Этот процесс характерен для видов, приспособляющихся к обитанию в отличном от природного городском ландшафте, и его чаще всего называют синурбизацией (Годлевская и др., 2006; Luniak, 2004).

Чомга в Москве, в отличие от кряквы, хохлатой чернети (*Aythya fuligula*), остается регулярным мигрантом, хотя несколько птиц ежегодно зимуют на р. Москве и незамерзающих прудах. У водоплавающих птиц, начавших синурбизацию с концентрации на зимовке в городе, средняя зимняя численность превосходит летнюю в несколько раз (Авилова, 2018). В природе чомги задерживаются в местах гнездования надолго, часто до самого ледостава (Рябицев, 2020). Учитывая, что миграции у многих видов обратимы (Дольник, 1975), при благоприятных условиях птицы могут стать зимующими в городе, а затем — и оседлыми. Анализ населения птиц 16 крупных европейских городов (Kelcey, Rheinwald, 2005) показывает, что чомга в Бонне, Праге и Софии не только гнездится, но и зимует. Она входит в ядро гнездящихся городских водоплавающих птиц Берлина, гнездится в Вене и Варшаве. В Гамбурге чомга гнездится с 1970-х гг., в Брюсселе — с 1981 г., в Братиславе — с 1991 г., в Праге начала гнездиться до 1950 г. В Западной Европе кладки регистрируются преимущественно в мае—июне, хотя могут быть зарегистрированы с марта по октябрь, а до 11% пар имеют вторые выводки, что мы отмечали и в Москве. В СССР вторых выводков раньше не наблюдали, но они считались вполне возможными в южной части страны, в Приазовье, в низовьях Днестра

и Дуная (Курочкин, 1982). Растяннутость периода гнездования характерна для чомги в границах всего ареала (Cramp, Simmons, 1974). Начало размножения чомги в Москве близко по срокам к таковым во многих южных регионах России и сопредельных странах (табл. 1). Вторые выводки у чомги в Москве стали возможны благодаря раннему началу гнездования, сходному по срокам с гнездованием в южной части ареала.

В Западной Европе для чомги характерно уменьшение дистанции бегства с ростом посещаемости людьми водоема (Keller, 1989). Такая же тенденция наблюдается в Москве, как и у других водоплавающих птиц. В некоторых европейских странах чомги охотно гнездятся даже в центральных районах городов (Knightley et al., 1998 цит. по: Василевская, 2018). Использование чомгой искусственных субстратов для размещения гнезд, отмеченное нами в Москве, характерно для урбанизированных популяций многих птиц (Liu, Li, 2024).

Предгнездовой период с начала устойчивого потепления до начала кладки у чомги, как и у исследованных нами видов уток (Авилова, 2016, 2019, 2022), в Москве удлиняется при раннем наступлении весны и укорачивается при позднем. Сходное явление отмечено в природе для кряквы (Ларионов, 1956) и других видов птиц. Это отражает сбалансированность физиологической готовности птиц к размножению с состоянием кормовой базы и в целом местообитаний. Увеличение числа выводков при раннем наступлении весны, отчетливо проявляющееся у кряквы, у чомги не выражено. Адаптации, компенсирующие потери кладок и выводков, такие, как рост продолжительности сезона размножения и сокращение размера выводка с ростом числа самок (Авилова, 2016), в городской популяции чомги не проявляются.

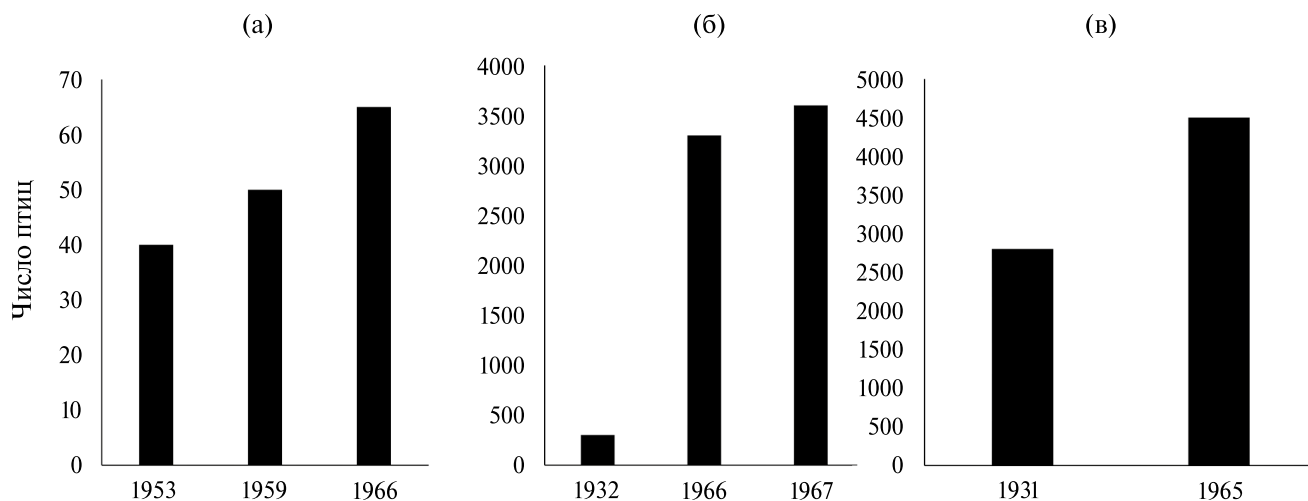
В первой половине прошлого века численность чомг на гнездовании (Adriaensen et al., 1993), зимовке (Camphuysen, Derks, 1989 цит. по: Adriaensen et al., 1993) и линьке (Piersma et al., 1986 цит. по: Adriaensen et al., 1993) в Западной Европе стала быстро возрастать (Курочкин, 1982, рис. 8).

Ареал неуклонно расширился к северу до широты Финляндии и Норвегии. Группы до 20 000 линяющих птиц собирались на водоемах Нидерландов, Польши и Германии (Vlug, 1976 цит. по: Adriaensen et al., 1993). Численность росла в Австрии, Испании, странах Балтии и др. Вывод о бурном росте численности чомги был сделан на основе анализа возврата колец из Европы (Adriaensen et al., 1993, рис. 9). Большинство чомг зимовало в местах размножения (Van der Poel, 1984 цит. по: Adriaensen et al., 1993).

Оседлость росла пропорционально росту площади незамерзающих водоемов. Оседлые чомги производят до трех выводков в сезон, у них выше

Таблица 1. Сроки начала размножения чомги на разных географических широтах**Table 1.** The timing of the beginning of grebes breeding at different geographical latitudes

Стадия гнездового периода	Регион	Координаты: северная широта	Даты	Автор, год
Начало откладки яиц	Ладожское оз.	60°35′	Середина июня	Червонный, 1971
	Матсалуский заповедник, Западная Эстония	58°45′	Начало мая – начало июня	Онно, 1975
	Удмуртия	57°4′	Первая декада мая	Тюлькин и др., 2008
	Белоруссия	54°46′	Первая половина июня	Федюшин, Долбик, 1967
	Оз. Жувинтас, Литва	54°47′	Вторая половина апреля (40%)	Stanevichus, 2001
	Юг Красноярского края	53°43′	с 17 мая по 6 июня	Налобин, Федоров, 1979
	Москва	55°45′	Со 2–3 декады апреля, основная масса птиц с 1–2 декады мая	Наши данные
	Низовья Днестра	46°18′	Конец апреля	Смогоржевский, 1979
	оз. Сон-Куль, Северный Кыргызстан	41°50′	Первая декада мая	Кыдыралиев, Султанбаева, 1977
	Этрек, Туркменистан	37°66′	Апрель–июнь	Караваяев, 1979
	Румыния, р. Бырзава	45°17′	5–15 апреля	Konter, 2010
Начало вылупления птенцов	Ленинградская область	59°57′	Конец июня–начало июля	Мальчевский, Пукинский, 1983
	Оз. Минзелинское, Западная Сибирь	55°33′	Первая декада июня	Блинов и др., 1981
	Москва	55°45′	Конец мая–июнь	Наши данные

**Рис. 8.** Рост численности чомги в Западной Европе в первой половине и середине XX века (по: Курочкин, 1982): а – Бельгия б – Нидерланды, в – Великобритания**Fig. 8.** The increase in the number of the Great Crested Grebes in Western Europe in the first half and the middle of the 20th century (according to: Kurochkin, 1982): а – Belgium, б – Netherlands, в – United Kingdom

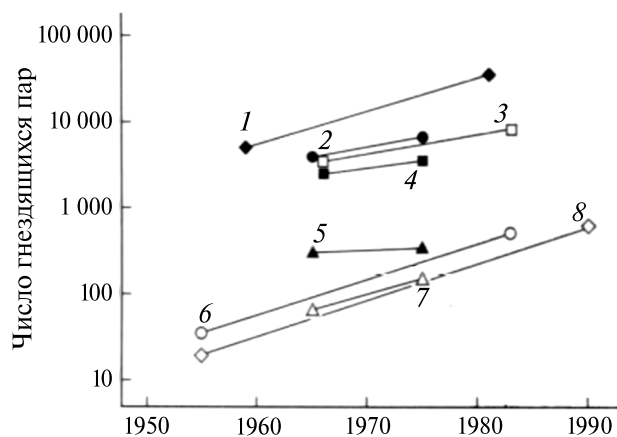


Рис. 9. Рост гнездовой численности чомги в Западной Европе во второй половине XX века (по: Adriaensen et al., 1993): 1 – Финляндия, 2 – Англия, 3 – Нидерланды, 4 – Дания, 5 – Шотландия, 6 – Бельгия без Фландрии, 7 – Уэльс, 8 – Фландрия (Фламандский регион Бельгии)

Fig. 9. The growth of the breeding population of the Great Crested Grebes in Western Europe in the second half of the 20th century (according to: Adriaensen et al., 1993): 1 – Finland, 2 – England, 3 – Netherlands, 4 – Denmark, 5 – Scotland, 6 – Belgium without Flanders, 7 – Wales, 8 – Flanders (Flemish region of Belgium)

успех размножения, чем у мигрирующих. То есть рост численности в Европе отчасти вызван переходом чомг к оседлости. В заливе Эйсселмёр плотность поселений чомги в начале XXI в. составляла до 14.3 выводка на 100 м² (Konter, 2005), что было обусловлено отсутствием достаточного места для гнездования. Затем началось размножение в местах, плотно населенных людьми, и “снижение осторожности” (Van der Poel, 1985 цит. по: Adriaensen et al., 1993). Все это облегчило переход чомги к заселению урбанизированных местообитаний. Необходимо принять во внимание истребление чомг в конце XIX – начале XX в. из-за “птичьего меха” вплоть до катастрофического снижения их числа, в Англии – до 42 пар (Курочкин, 1982). После снятия пресса охоты произошло восстановление численности на фоне развития водного хозяйства в Европе (водохранилища и польдеры), эвтрофикации водоемов, общего потепления с 1970-х гг. и организации особо охраняемых объектов (Курочкин, 1982; Adriaensen et al., 1993). Последнему способствовало вступление в силу в 1975 г. международной Рамсарской конвенции по сохранению водно-болотных угодий, имеющих международное значение главным образом в качестве местообитаний водоплавающих птиц, к которой Россия присоединилась в 1977 г. (Водно-болотные угодья России ..., Электронный ресурс) и из которой,

к сожалению, вышла в 2025 г. (О прекращении участия..., 2025).

В Московской области в начале прошлого века чомга была распространена спорадично на глухих заросших озерах Полесском, Тростенском, Сенежском, но впоследствии перестала здесь гнездиться из-за возросшего антропогенного пресса, к которому она была крайне чувствительна (Птушенко, Иноземцев, 1968). Во второй половине XX в. она стала обычной в средней полосе благодаря развитию сети рыбопродуктивных прудов (Мищенко, 1983; Мищенко, Суханова, 1986, 1988, рис. 10), где чомги гнездились благодаря оптимальному сочетанию условий – эвтрофикации, мелководности, изобилию кормов, соседству с колониальными птицами (Шведко, Еремкин, 2024).

На прудах рыбхоза Бисерово в Ногинском районе, ныне ГО, в 1981–1983 гг. ежегодно отмечали по 20–25 выводков на 1 км² акватории (Птицы Москвы и Подмосковья. Электронный ресурс). В 1981 г. на прудах одиннадцати обследованных рыбхозов (рис. 10) гнездились примерно 480 пар чомги, что составляло не менее 80% всей подмосковной популяции (Мищенко, 1983, рис. 11).

Формирование системы рыбхозов и других искусственных водоемов при общем росте численности и расширении ареала стало одной из главных предпосылок гнездования чомги в Москве и других российских городах. В отличие от чомги, кряквы с середины прошлого века концентрировались в Москве на зимовке, несколько десятков птиц содержались в Московском зоопарке на полной свободе и участвовали в основании городской популяции. Гоголи (*Bucephala clangula*) были интродуцированы в Москву для обогащения городской среды во время проведения Всемирного фестиваля молодежи и студентов 1957 года (Кудрявцев, 1967). Городская популяция хохлатой чернети, в отличие от чомги, сформировалась в основном из птиц, гнездившихся на очистных сооружениях юго-востока Москвы под защитой колоний озерных чаек (Авилова, 2022). Связь с чайками наблюдалась на начальном этапе и у чомги. Триггером, послужившим причиной быстрого роста численности с 2011–2012 гг., стала, по нашему мнению, быстрая застройка местообитаний водоплавающих птиц, в том числе поганок, прилегающих с востока к МКАД (Авилова и др., 2018) в границах жилого района «Люберецкие поля», вошедшего в состав Москвы с 2011 г. (Москва планирует построить..., Электронный ресурс).

В Санкт-Петербурге чомга обычна, она гнездится по побережью Невской губы, в Лахтинском разливе, на Дудергофском озере, Шуваловском карьере, Сестрорецком разливе (Храбрый, 2012). В 2018 г. отмечено гнездование в Екатерининском парке города

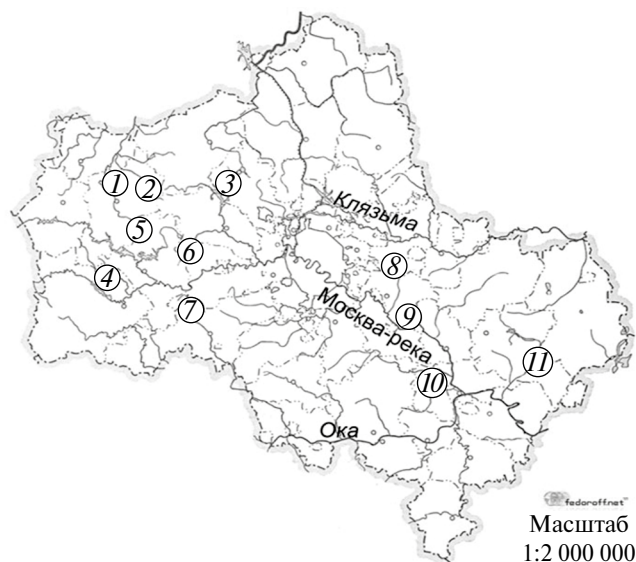


Рис. 10. Рыбхозы Московской области, на которых чомга гнездилась в 1980-х гг. (по: Мищенко, 1983): 1 – Лотошинский, 2 – Клинский, 3 – Сенеж, 4 – Осташевский, 5 – Таболово, 6 – Малая Истра, 7 – Нара, 8 – Бисерово, 9 – Гжелка, 10 – Осенка, 11 – Егорьевский

Fig. 10. The fish farms of the Moscow region where Great Crested Grebes nested in the 1980s (according to Mishchenko, 1983): 1 – Lotoshinsky, 2 – Klinsky, 3 – Senezh, 4 – Ostashevsky, 5 – Tabolovo, 6 – Malaya Istra, 7 – Nara, 8 – Biserovo, 9 – Gzhelka, 10 – Osenka, 11 – Yegoryevsky

Пушкина (Столярова, Бардин, 2018). В 2015 г. чомга гнездилась в Архангельске на оз. Корзиха (Андреев, 2015). В Калининграде размножается 10–12 пар (Лыков, Гришанов, 2018), в Твери (Зиновьев и др., 2012) – 1–2 пары чомг. В Воронеже чомга гнездится с 1972–1974 гг. и достигла к 2010 гг. численности в 30–40 пар (Нумеров и др., 2013). Процесс освоения чомгой водоемов Казани начался примерно в то же время, что и Москвы (Латыпова, Рахимов, 2014; Рахимов, Аринина, 2017).

В популяционной системе любого вида, по выражению Москвитина (2001), присутствует “пространственно-динамический компонент”, который реализуется у разных видов в форме изменения численности и ареала при определенном сочетании климатической, экологической и антропогенной ситуаций. В качестве примера автор приводит данные о межзональных перемещениях с перераспределением численности географических популяций у чомги, лысухи (*Fulica atra*), болотных крачек (*Chlidonias*), озерной чайки и некоторых других видов. Динамизм, связанный с освоением антропогенного ландшафта, у этих видов

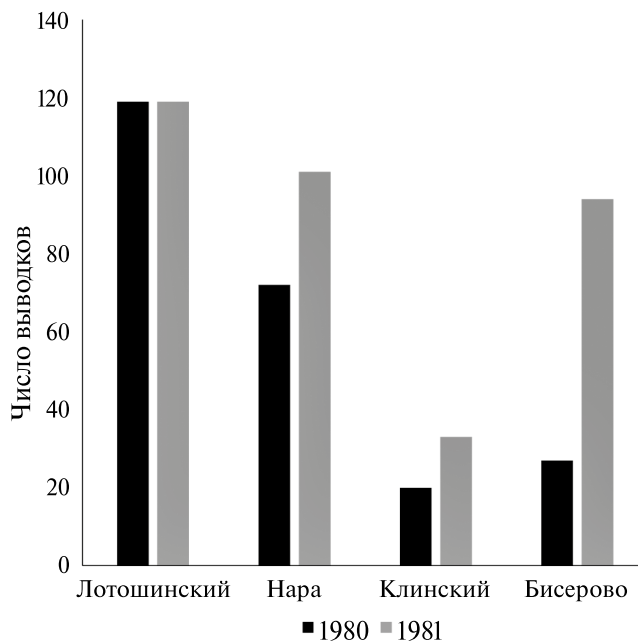


Рис. 11. Рост численности чомги в 1980-х гг. на подмосковных рыбхозах (по: Мищенко, 1983)

Fig. 11. The increase in the number of the Great Crested Grebes in the 1980s on fish farms near Moscow (according to: Mishchenko, 1983)

отличается “суммой новых свойств”, прежде всего скоростью роста численности и направлением расселения. Такое ускоренное заселение пригодных местообитаний мегаполиса мы наблюдаем у чомги в настоящее время. После внедрения в город этот вид демонстрирует типичную последовательность становления городской популяции (Moller, 2014) от нерегулярного размножения через закрепление к быстрой экспансии (рис. 3).

Главные предпосылки синурбизации – экологическая, демографическая и поведенческая пластичность, особенно широкий спектр потенциальных пищевых и пространственных возможностей (Luniak, 2004). Этот исследователь выделил несколько основных экологических показателей синурбизации: ослабление миграционной активности, возрастание плотности популяции, агрессивность особей в группировках, удлинение периода размножения и другие. У чомги проявляется большинство, но у таких водоплавающих птиц Москвы, как кряква, гоголь и хохлатая чернеть, их отмечено больше (Авилова, 2016, 2019, 2022) (табл. 2).

Таблица 2. Показатели синурбизации и степень их проявления у водоплавающих птиц Москвы (по: Луняк, 2004 с некоторыми изменениями)

Table 2. Indicators of synurbization and the degree of their display in waterfowl in Moscow (according to: Lunyak, 2004 with some changes)

Показатель	Чомга	Другие водоплавающие птицы Москвы (кряква, гоголь, хохлатая черныш)
Уменьшение дистанции вспугивания	Проявляется	Проявляется
Высокая плотность населения	Проявляется	Проявляется у кряквы
Неофилия, исследовательская активность	Проявляется у некоторых птиц	Проявляется
Изменение состава корма	Требует проверки	Проявляется
Размещение гнезд на антропогенных субстратах или в искусственных укрытиях	Проявляется у некоторых птиц	Проявляется у кряквы и гоголя
Снижение миграционного поведения	Проявляется у некоторых птиц	Проявляется
Удлинение периода размножения	Проявляется	Проявляется
Повышенная внутривидовая агрессия	Требует проверки	Проявляется

Освоение города на первом этапе у кряквы началось с использования городских водоемов для зимовки, которого мы не отмечали у чомги. Это говорит об иных предпосылках интеграции кряквы в город по сравнению с чомгой, перешедшей к синурбизации, минуя стадию зимовки. Второй этап, попытки гнездования отдельных пар, у чомги, видимо, начался незадолго до и в начале 1990-х гг. Переход городской группировки к росту численности на третьем этапе состоялся относительно недавно, в первом десятилетии XXI в. Для следующего этапа успешного обособления городской группировки, вероятно, будут характерны различия динамики населения чомги в регионе и в городе.

В контексте происхождения городских популяций птиц обсуждаются две модели колонизации города: “скачкообразное расселение”, когда городские птицы происходят от особей, ранее уже закрепившихся в другом городе (Tomiałojć, 1976), и “урбанизация местных особей”, когда каждая городская популяция формируется независимо на базе локализованной поблизости природной (Evans et al., 2009; Partecke et al., 2006). Для второй модели характерны: использование территории города на зимовке, кормежке или ночевке до начала гнездования в нем, высокая плотность населения вблизи города, последовательность освоения территории от менее к более урбанизированной, расселение внутри города с периферии к центру и некоторые другие факторы. Если реализуется вторая модель, то генетические различия между популяциями удаленных друг от друга городов становятся более выраженными,

чем различия между городскими и соседними природными популяциями, что было показано на примере черного дрозда (*Turdus merula*) (Evans et al., 2009; Partecke et al., 2006).

Географическая последовательность колонизации крупных городов чомгой с запада на восток не всегда соблюдается. Так, сначала чомга начала гнездиться в Праге, а затем — в городах, расположенных западнее (Kelcey, Reinwald, 2005), что противоречит “скачкообразному” освоению города. При этом зимовку, ночевку или массовую кормежку у чомги, характерные для освоения города местными птицами, в Москве и других городах не отмечали. Характерны высокая плотность гнездования на подмосковных водоемах в конце XX в. (Мищенко, 1983), распространение от периферии города к центру, постепенное освоение подходящих местобитаний, долгое время остававшихся не занятыми. В заселении чомгой Москвы преобладают признаки “урбанизации местных особей”, как и у многих других птиц (Фридман, 2014; Лыков, 2021). Более конкретно это можно установить только на основе сравнительного генетического анализа особей из разных городов и их окрестностей.

Водоемы, как интразональные биотопы, меньше других подвержены антропогенной трансформации и не образуют непреодолимых барьеров между природными и преобразованными территориями. Они чаще служат “экологическими коридорами”, по которым население животных распространяется из одной природной зоны в другую

(Дубинин, Торопанова, 1956; Максимов, 1974) и проникает из менее нарушенной в более нарушенную, например из природных местообитаний в урбанизированные. Это облегчает заселение городов водоплавающими птицами, в том числе чомгой, особенно в условиях современного изменения климата и усиления урбанизации, когда многие водотоки перестают замерзать.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Из немногочисленной зимующей и нерегулярно гнездящейся в Москве птицы чомга в течение последних 28 лет наращивала численность, расширяла область обитания и стала постоянным компонентом сообщества городских водоплавающих. Раннее начало размножения, сроки которого сходны со сроками в более южных широтах, обуславливают появление до двух выводков за сезон. Длина предгнездового периода, с начала устойчивого потепления до начала размножения, у чомги, как и у других водоплавающих птиц, зависит от даты наступления метеорологической весны, но тем не менее не коррелирует с продуктивностью и числом гнездящихся пар.

У чомги в Москве проявляются такие характерные для видов-синурбистов черты, как уменьшение дистанции вспугивания, неофилия, гнездование на открытых участках водоемов и на искусственных субстратах. Ряд признаков свидетельствует об освоении чомгой города по модели “синурбизации местных особей”. Этому предшествовало восстановление численности чомги в Европе после ее истребления в XIX – начале XX в., которое происходило одновременно со смягчением климата, строительством сети искусственных водоемов, созданием системы особо охраняемых природных территорий с пригодными для гнездования местообитаниями.

Чомга была занесена в категорию 1 первого издания Красной книги города Москвы как угрожаемый

вид (Авилова, Самойлов, 2001), но впоследствии, по мере роста численности, переведена в категорию 3 как вид, уязвимый в условиях города (Авилова, 2021). Ее гнездование на городских прудах может служить индикатором сохранения благоприятной среды обитания и биологической продуктивности водоема. Лимитирующими население чомги факторами служат весенние палы тростника, благоустройство прудов с уничтожением околотовной растительности и вертикальным укреплением берегов, рост рекреационной нагрузки и использования прогулочных лодок, катамаранов и водных лыж, распугивающих выводки. Росту численности способствовала организация в Москве системы особо охраняемых природных территорий регионального значения, включающих подходящие для чомги водоемы природно-исторических парков (Москворецкого, Царицына, Косинского, Измайлова и других) с выделением заповедных участков в местах гнездования птиц (Авилова, 2021).

С принятием Московской городской думой 13.11.2024 г. Закона “Об охране и использовании зеленого фонда города Москвы” и на его основе – Постановления Правительства Москвы от 27.12.2024 г. № 3160-ПП “О преобразовании особо охраняемых природных территорий регионального значения города Москвы в особо охраняемые зелёные территории города Москвы” последовало ослабление режима охраны и допустимого использования природных территорий и акваторий всех 146 природно-исторических парков, заказников и памятников природы, что неминуемо наносит ущерб местообитаниям водоплавающих птиц, как и в целом выход России в 2025 г. из Рамсарской конвенции по сохранению водно-болотных угодий, имеющих международное значение главным образом в качестве местообитаний водоплавающих птиц. Таким образом, последние изменения нормативно-правовой базы будут негативно влиять на среду обитания водоплавающих птиц и на состояние биологического разнообразия в целом.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Авилова К.В. Жизненный цикл и динамика численности городской популяции кряквы (*Anas platyrhynchos*) в Москве // Зоологический журнал. 2016. Т. 95. № 12. С. 1427–1440.
2. Авилова К.В. Структура и динамика численности городской популяции гоголя (*Bucephala clangula*, Anseriformes, Anatidae) в Москве // Зоологический журнал. 2019. Т. 98. № 3. С. 1–13.
3. Авилова К.В. Большая поганка или чомга // Красная книга города Москвы. 3-е издание. Отв. ред. Н.А. Соболев. 2021. М.: Департамент природопользования и охраны окружающей среды г. Москвы. С. 92–93.
4. Авилова К.В. Структура и динамика численности городской популяции хохлатой чернети (*Aythya fuligula*, Anseriformes, Anatidae) в Москве // Зоологический журнал. 2022. Т. 101. № 11. С. 1255–1267.
5. Авилова К.В., Зубакин В.А., Ерёмкин Г.С., Лыков Е.Л., Панфилова И.М. Пути освоения водоплавающими птицами городской среды обитания // Актуальные проблемы охраны птиц. Материалы Всероссийской научно-практической конференции, посвященной 25-летию Союза охраны птиц России (Москва, 10–11 февраля 2018 г.) / Отв. ред. А.В. Салтыков. 2018. Москва – Махачкала. С. 170–176.

6. Авилова К.В., Поповкина А.Б., Ерёмкин Г.С. Учет водоплавающих птиц в городе // Методическое пособие по проведению учета водоплавающих птиц в городе. 2003. М.: Союз охраны птиц России. 17 с.
7. Авилова К.В., Самойлов Б.Л. Большая поганка или чомга *Podiceps cristatus* // Красная книга города Москвы. Отв. ред. Г.В. Морозова, Б.Л. Самойлов. 2001. М.: АБФ. С. 97–99.
8. Андреев В.А. Гнездование чомги (*Podiceps cristatus*) в Архангельске в 2015 году // Русский орнитологический журнал. 2015. Т. 24. Экспресс-выпуск № 1181. С. 3043.
9. Блинов В.И., Кошелев А.И., Яновский А.Л. Структура колоний, успех размножения и поведение большой поганки на оз. Минзелинское (Западная Сибирь) // Экология и биоценологические связи перелетных птиц Западной Сибири. 1981. Новосибирск: Наука. С. 30–48.
10. Василевская А.А. Особенности поведения чомги на Среднем Царицынском пруду в период гнездования // Процессы урбанизации и синантропизации птиц. Материалы Междунар. орнитол. конф. 2018. Иваново, 39–42.
11. Водно-болотные угодья России [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://www.fesk.ru> Дата обновления 02.12.2025 г.
12. Годлевская Е., Вишневецкий Д., Атамась Н. Синантропизация фауны: вопросы терминологии // Фауна в антропогенном средовищі / Праці Теріологічної Школи. 2006. Вип. 8. С. 6–13.
13. Дольник В.Р. Миграционное состояние птиц. 1975. М.: Наука. 399 с.
14. Дубинин Н.П., Торопанова Т.А. Птицы долины реки Урал // Труды Института леса АН СССР. Отв. ред. В.Н. Сукачев, Н.А. Гладков. 1956. Т. 32. 308 с.
15. Ерёмкин Г.С. Об особенностях орнитофауны Люберецких полей фильтрации (Московская область) // Птицы техногенных водоёмов Центральной России. 1997. М.: МГУ. С. 25–30.
16. Зиновьев А.В., Виноградов А.А., Логинов С.Б., Емельянова А.А. Тверь // Птицы городов России. 2012. СПб. — М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 462–478.
17. Зубакин В.А., Анисимова М.А., Ерёмкин Г.С., Шведко М.А., Бондарева Н.А. и др. Итоги учёта водоплавающих и околоводных птиц, зимовавших в сезон 2024/2025 гг. на реках Москве и Оке в Московском регионе // Московка. 2025. № 41. С. 7–38.
18. Караваев А.А. Значение Гасан-Кулийского отделения Красноводского заповедника в охране водоплавающих птиц на зимовке // 50 лет Кызыл-Агачскому заповеднику. 1979. Ленкорань. С. 10–12.
19. Кудрявцев С.М. Утки Московского зоопарка, живущие на полной свободе // Животное население Москвы и Подмосковья, его изучение, охрана и рациональное преобразование. 1967. М.: Изд-во МГУ. С. 86–89.
20. Кузиков И.В. Водоплавающие и околоводные птицы Большого Строгинского залива реки Москвы и его окрестностей // Русский орнитологический журнал. 2020. Т. 29. Вып. 1915. С. 1839–1869.
21. Курочкин Е.Н. Чомга // Птицы СССР / История изучения. Гагары, поганки, трубконосые. 1982. М.: Наука. С. 333–351.
22. Кыдыралиев А.К., Султанбаева З.Б. Наблюдения над малоизвестными птицами Киргизии // Миграции птиц в Азии. 1977. Новосибирск: Наука. С. 218–222.
23. Ларионов В.Ф. О годовых колебаниях в сроках размножения кряквы // Зоологический журнал. 1956. Т. 35. № 1. С. 89–95.
24. Латыпова Л.И., Рахимов И.И. Большая поганка (*Podiceps cristatus*) и другие водоплавающие на водоёмах г. Казани // Успехи современного естествознания. 2014. Вып. 8. С. 40–41.
25. Лыков Е.Л. Происхождение городских популяций птиц: географическая экспансия или независимое формирование (на примере четырех видов)? // Орнитология. 2021. Т. 45. С. 36–53.
26. Лыков Е.Л., Гришанов Г.В. Атлас гнездящихся птиц Калининграда. 2018. Калининград: Смартбукс. 320 с.
27. Мальчевский А.С., Пукинский Ю.Б. Чомга // Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий: история, биология, охрана. 1983. Т. 1. Л.: Изд-во Ленинградского университета. С. 29–33.
28. Максимов А.А. Структура и динамика биоценозов речных долин. 1974. Новосибирск: Наука. 259 с.
29. Мищенко А.Л. Значение рыбопродуктивных прудов для сохранения орнитофауны в условиях антропогенного ландшафта Московской области // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. 1983. Т. 88. № 4. С. 15–25.
30. Мищенко А.Л., Суханова О.В. Пути направленного формирования орнитофауны искусственных водоёмов Подмосковья // Изучение птиц СССР, их охрана и рациональное использование. 1986. Л.: Изд-во ЛГУ. Т. 2. С. 76–77.
31. Мищенко А.Л., Суханова О.В. Рыборазводные пруды Подмосковья — перспективные угодья для водоплавающих птиц // Охрана угодий и использование охотничьих птиц / Сб. трудов ЦНИЛ Главохоты РСФСР. 1988. М. № 8. С. 22–36.
32. Москва планирует построить 4 млн квадратных метров жилья на Люберецких полях [Электронный ресурс] Режим доступа: <https://ria.ru/20110204/330385942.html> Дата обновления 30.01.2025 г.
33. Налобин Б.С., Федоров А.А. К гнездовой жизни чомги на юге Красноярского края // Гнездовая жизнь птиц. 1979. Пермь. С. 70–72.
34. Нумеров А.Д., Венгеров П.Д., Киселёв О.Г. и др. Атлас гнездящихся птиц города Воронежа. 2013. Воронеж: Издательство «Научная книга». 360 с.

35. Онно С.Х. Время гнездования у водоплавающих и прибрежных птиц в Матсалуском заповеднике (ЭстСРР) // Сообщения Прибалтийской комиссии по изучению миграций птиц. 1975. № 8. С. 107–155.
36. О прекращении участия Российской Федерации в Конвенции о водно-болотных угодьях, имеющих международное значение, главным образом, в качестве местобитаний водоплавающих птиц (Рамсарская конвенция) // Министерство иностранных дел Российской Федерации / Сообщение для СМИ 25.07.2025 г. [Электронный ресурс] Режим доступа: https://mid.ru/ru/foreign_policy/news/2038062/ Дата обновления 30.11.2025 г.
37. Птицы Москвы и Подмосковья // Чомга / [Электронный ресурс] Режим доступа: <https://worldbirds.ru/chomga> Дата обновления 22.11.2025 г.
38. Птушенко Е.С., Иноземцев А.А. Биология и хозяйственное значение птиц Московской области и сопредельных территорий. 1968. М.: Изд-во МГУ. 461 с.
39. Рахимов И.И., Аринина А.В. Освоение водоёмов и формирование городских популяций большой поганки (*Podiceps cristatus* L.), лысухи (*Fulica atra* L.) и камышницы (*Gallinula chloropus* L.) в г. Казани // Биоэкологическое краеведение: мировые, российские и региональные проблемы. 2017. Самара. С. 155–160.
40. Резанов А.Г. Охотничьи тактики пролётных чомг *Podiceps cristatus* на реке Москве в Коломенском // Русский орнитологический журнал. 2017. Т. 26. Вып. 1533. С. 5074–5079.
41. Рябицев В.К. Чомга // Птицы Европейской части России. Т. 1. 2020. Москва – Екатеринбург: Кабинетный ученый. С. 422.
42. Схилтхёйзен М. Дарвин в городе: как эволюция продолжается в городских джунглях. 2021. М.: ЭКСМО. 352 с.
43. Смогоржевський Л.О. Гагари, норці, трубноносі, веслоногі, голінасті, фламінго // Фауна України. 1979. Київ: Наукова думка. Т. 5. С. 69–71.
44. Столярова И.В., Бардин А.В. Гнездование чомги (*Podiceps cristatus*) и красношейной поганки (*P. auritus*) в Екатерининском парке города Пушкина // Русский орнитологический журнал. 2018. Т. 27. Вып. 1646. С. 3597–3609.
45. Тюлькин Ю.А., Ходырев Д.А., Ложкин В.Е. Экология гнездования чомги *Podiceps cristatus* в условиях рыбноводного хозяйства «Пихтовка» (Воткинский район Удмуртии) // Волжско-Камский орнитологический вестник. 2008. Т. 1. С. 82–86.
46. Федюшин А.В., Долбик М.С. Птицы Белоруссии. 1967. Минск.: Изд-во Наука и техника. 520 с.
47. Фридман В.С. Модели урбанизации «диких» видов птиц. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://www.academia.edu/12003243/>. Дата обновления 02.12.2025 г.
48. Фридман В.С., Ерёмкин Г.С. Урбанизация “диких” видов птиц в контексте эволюции урболандшафта. 2009. М.: Книжный дом «Либроком». 209 с.
49. Хохлов Н.А. Зимующие птицы свалок городов Северного Кавказа. Автореф. дис. канд. биол. наук. 2006. Ставрополь: Ставропольский государственный университет. 24 с.
50. Храбрый В.М. (отв. ред.). Птицы городов России. 2012. СПб. – М. 513 с.
51. Червонный В.В. Гнездование большой поганки на Ладожском озере // Труды Окского заповедника. 1971. Вып. 8. С. 235.
52. Шведко М.А., Ерёмкин Г.С. Распространение и тенденции изменения численности поганок Podicipidae в Московском регионе // Птицы трансформированных территорий. 2024. Иваново. С. 348–355.
53. Adriaensen F., Ulenaers P., Dhondt A.A. Ringing recoveries and the increase in numbers of European Great Crested Grebes *Podiceps cristatus* // Ardea. 1993. № 81. P. 59–70.
54. Andrzejewski R., Babińska-Werka J., Gliwicz J., Goszczyński J. Synurbization processes in population of *Apodemus agrarius*. I. Characteristics of populations in an urbanization gradient // Acta Theriologica. 1978. Vol. 23. № 20. P. 341–358.
55. Avian Urban Ecology, Behavioral and physiological adaptations. Gil D., Brumm H., ed. 2014. Oxford University Press. 217 p.
56. Avilova K.V., Eremkin G.S. Waterfowl wintering in Moscow (1985–1999): dependence on air temperature and the prosperity of the human population // Acta Ornithologica. 2001. Vol. 36. № 1. P. 65–71.
57. Camphuysen C.J., Derks P.J.T. Voorkomen en sterfte van de fuut (*Podiceps cristatus*) voor de Nederlandse kust, 1974–1986. Limosa. 1989. Vol. 62. P. 57–62. Цит. по: Adriaensen et al., 1993.
58. Charman R., Jones D. Just feeding the ducks: quantifying a common wildlife-human interaction // The sunbird. Journal of the Queensland Ornithological Society. 2009. Vol. 39. № 2. P. 19–28.
59. Cramp S., Simmons K.E.L. The Birds of the Western Palearctic. Oxford Univ. Press. 1974. Vol. 1. 724 p.
60. Evans K.L., Gaston K.J., Frantz A.C., Simeoni M., Sharp S.P., McGowan A., Dawson D.A., Walasz K., Partecke J., Burke T., Hatchwell B.J. Independent colonization of multiple urban centres by a formerly forests specialist bird species // Proceedings of the Royal Society of London. Series B. 2009. Vol. 276. P. 2403–2410.
61. Garcia C.M., Suárez-Rodríguez M., López-Rull I. Becoming citizens: avian adaptations to urban life // Ecology and Conservation of Birds in Urban Environments. 2017. Cham: Springer International Publishing. С. 91–112.
62. Hedblom M., Murgui E. Urban bird research in a global perspective // Ecology and Conservation of Birds in Urban Environments. 2017. Springer International Publishing. P. 3–10.

63. Isaksson C. Impact of urbanization on birds // *Bird Species*. 2018. Vol. 235. P. 257.
64. Keller V. Variations in the response of Great Crested Grebes *Podiceps cristatus* to human disturbance – a sign of adaptation? // *Biol. Conservation*. 1989. Vol. 49. P. 31–45.
65. Kelcey J.G., Rheinwald G. (eds). *Birds in European Cities*. 2005. St. Katharinen: GINSTER Verlag. 486 p.
66. Knightley C., Madge S., Nurney D. *Pocket Guide to the Birds of Britain and North-west Europe*. 1998. Yale University Press. New Haven, Connecticut. 215 p.
67. Konter A. Annual Building-up of Great Crested Grebe Colonies: An Example from the Dutch IJsselmeer // *Waterbirds*. 2005. Vol. 28. № 3. P. 351–358.
68. Konter A. Platform Initiation, Clutch Initiation and Clutch Size in Colonial Great Crested Grebes (*Podiceps cristatus*) // *Studia Universitatis Babeş-Bolyai Biologia*. 2010. Vol. 55. № 1. P. 45–59.
69. Liu Xiao-Ru, Li Zhong-Qiu. Urban bird nest building on man-made structures: A review *Zool. Res. Divers. Conserv.* 2024. Vol. 1. № 4. P. 273–281.
70. Luniak M. Synurbization – adaptation of animal wildlife to urban development // *Urban wildlife conservation. Proceedings of the 4-th Int. Symp.* 2004. Arizona. P. 50–55.
71. MacGregor-Fors I., García-Arroyo M., Quesada J. Keys to the city: an integrative conceptual framework on avian urban filtering // *Journal of Urban Ecology*. 2022. Vol. 8. № 1. C. juac026.
72. Marzluff J.M., Bowman R., Donnelly R. (Eds.). *Avian ecology and conservation in an urbanizing world*. 2012. Kluwer Academic Publishers. Norwell, Massachusetts. 570 p.
73. Marzluff J.M. A decadal review of urban ornithology and a prospectus for the future // *Ibis*. 2016. Vol. 159. P. 1–13.
74. Moller A.P. Behavioural and ecological predictors of urbanization // *Avian Urban Ecology*. Gil D., Brumm H., ed. 2014. Oxford University Press. P. 54–68.
75. Møller A.P., Diaz M. Avian preference for close proximity to human habitation and its ecological consequences // *Current Zoology*. 2017. Vol. 64. № 5. P. 623–630.
76. Partecke J., Gwinner E., Bensch S. Is urbanisation of European blackbirds (*Turdus merula*) associated with genetic differentiation? // *J. Ornithol.* 2006. Vol. 147. P. 549–552.
77. Patankar S., Jambhekar R., Suryawanshi K.R., Nagendra H. Which traits influence bird survival in the city? A review // *Land*. 2021. Vol. 10. № 2. 22 p.
78. Polakowski M., Skierczyński M., Broniszewska M. Effect of urbanization and feeding intensity on the distribution of wintering Mallards *Anas platyrhynchos* in NE Poland // *Ornis Svecica*. 2010. Vol. 20. P. 76–80.
79. Piersma T., Vlug J.J., Westhof J.H.P. Twintig jaar ruiende futen bij de Mokkebank, 1966–1985 // *J. Vanellus*. 1986. Vol. 39. P. 27–37. Цит. по: *Adriaensen F., Ulenaers P., Dhondt A.A. Ringing recoveries and the increase in numbers of European Great Crested Grebes Podiceps cristatus* // *Ardea*. 1993. Vol. 81. P. 59–70.
80. Stanevičius V. Impact of air temperature and breeding habitat quality on the beginning of the breeding season in Great Crested Grebe (*Podiceps cristatus*) // *Acta Zoologica Lituanica*. 2001. Vol. 11. № 2. P. 183–193.
81. Tomiałojć L. The urban population of the Woodpigeon *Columba palumbus* Linnaeus, 1758, in Europe its origin, increase and distribution // *Acta Zoologica Cracoviensia*. 1976. Vol. 21. P. 585–632.
82. Van der Poel A.M. Overwinteringsgebieden, plaatstrouw en levensverwachting van Nederlandse futen (*Podiceps cristatus*) // *Limosa*. 1984. Vol. 57. P. 43–46. Цит. по: *Adriaensen F., Ulenaers P., Dhondt A.A. Ringing recoveries and the increase in numbers of European Great Crested Grebes Podiceps cristatus* // *Ardea*. 1993. Vol. 81. P. 59–70.
83. Van der Poel A.M. Is de stadsfuut echt anders? // *Vogeljaar*. 1985. Vol. 33. P. 97–106. Цит. по: *Adriaensen F., Ulenaers P., Dhondt A.A., Ringing recoveries and the increase in numbers of European Great Crested Grebes Podiceps cristatus* // *Ardea*. 1993. Vol. 81. P. 59–70.
84. Viksne J., Svazas S., Czajkowski A., Janaus M., Mischenko A. et al. *Atlas of Duck population In Eastern Europe*. 2010. Vilnius: “Akstis”. 199 p.
85. Vlug J.J. Zomerconcentraties van de Fuut (*Pocliceps cristatus*) // *Natura*. 1976. № 73. P. 121–132. Цит. по: *Adriaensen F., Ulenaers P., Dhondt A.A. Ringing recoveries and the increase in numbers of European Great Crested Grebes Podiceps cristatus* // *Ardea*. 1993. Vol. 81. P. 59–70.

Информация об авторе

Ксения Всеволодовна Авилова – ведущий научный сотрудник кафедры зоологии позвоночных биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова, доцент, канд. биол. наук, Москва, Российская Федерация;
E-mail: wildlife@inbox.ru;
ORCID

Поступила в редакцию 08.12.2025
После доработки 12.01.2026
Принята к публикации 19.01.2026

About the authors

Kseniya Vsevolodovna Avilova – leading Researcher, Department of Vertebrate Zoology, Faculty of Biology, Lomonosov Moscow State University, Associate Professor. PhD (Candidate of Biological Sciences), Moscow, Russian Federation
E-mail: wildlife@inbox.ru;
ORCID

Received December 8, 2025
Revised January 12, 2026
Accepted January 19, 2026

Влияние возраста и смены партнера на дуэты японского журавля (*Grus japonensis*, Gruidae, Gruiformes)

Е.М. Славина¹*, А.В. Клёнова¹, Т.А. Кашенцева², О.В. Сибирякова^{1,3}

¹Биологический факультет Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, Москва, Российская Федерация

²Окский государственный природный биосферный заповедник, Питомник редких видов журавлей, Брыкин Бор, Лакашский район, Рязанская область, Российская Федерация

³Национальный исследовательский университет “Высшая школа экономики”, Москва, Российская Федерация

* e-mail: slavina.liza@mail.ru

Аннотация. Японский журавль (*Grus japonensis*, Gruidae) – один из наиболее редких видов журавлей в мире. Динамика численности японского журавля вызывает серьезные опасения, а о демографическом составе его популяций практически ничего не известно. При этом для взрослых особей характерны яркие акустические демонстрации, которые можно фиксировать даже на большом расстоянии. Если в звуках, издаваемых этими птицами, существуют ключи к определению возраста, мы могли бы получить удобный инструмент для неинвазивного анализа состава популяций в природе. Поэтому мы протестировали зависимость параметров дуэтов журавлей от их возраста. Дуэт – это синхронизированная последовательность криков определенной структуры, исполняемая партнерами уже сформированной или формирующейся пары. Ранее было показано, что дуэт может служить индивидуальным маркером пары, а акустические параметры дуэта достаточно стабильны, что позволяет идентифицировать конкретную пару в течение нескольких лет. Однако зависимость структуры дуэтов от возраста ни для одного вида журавлей не была исследована. Мы проанализировали структуру и параметры 360 дуэтов 26 особей (15 пар) журавлей, записанных в возрасте от 2 до 38 лет. Дисперсионный (GLM ANOVA) и регрессионный анализы параметров дуэтов японского журавля показали, что индивидуальные различия проявляются значительно сильнее, чем возрастные или связанные со сменой партнера. Тем не менее в дуэтных партиях самок японского журавля с возрастом постепенно снижалась основная частота криков. У некоторых самцов эта тенденция также прослеживалась, но при включении в анализ всех особей – размывалась. Возрастное влияние такого характера было до этого обнаружено лишь у некоторых воробьиных птиц и млекопитающих. Таким образом, дуэты японских журавлей, вероятно, наиболее адаптированы для индивидуального распознавания между соседями по территории и формирования долговременных социальных связей в популяциях. Но в то же время некоторое влияние возраста на них также присутствует, что, возможно, связано с физиологическими изменениями в организме при старении.

Ключевые слова: акустическая коммуникация, поведение, звуки животных, синхронизированные вокализации, старение, долговременный мониторинг, неворобьиные птицы

Финансирование работы. Исследование проведено без дополнительного финансирования.

Соблюдение этических стандартов. Методы сбора данных от взрослых журавлей носили исключительно наблюдательный характер в соответствии с режимом, установленным для посетителей Питомника редких видов журавлей, и не требовали дополнительных этических разрешений.

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

Вклад авторов. Все авторы внесли существенный вклад в разработку концепции, проведение исследования и подготовку статьи.

Благодарности. Мы выражаем искреннюю признательность Кириллу Алексеевичу Постельных, а также сотрудникам и волонтерам Питомника редких видов журавлей ОГПБЗ за предоставление условий для проведения работы, ценные советы и помощь в сборе материала. Также благодарим Илью Александровича Володина, Елену Владимировну Володину, Марию Владимировну Гончарову, Оксану Алексеевну Лукьянчук и Юлию Дмитриевну Кожевникову за предоставленные записи дуэтов журавлей, которые мы использовали в данном исследовании.

Ссылка цитирования: Славина Е. М., Клёнова А. В., Кашенцева Т. А., Сибирякова О. В. Влияние возраста и смены партнера на дуэты японского журавля (*Grus japonensis*, Gruidae, Gruiformes) // Зоологический журнал / Zoological Journal. 2026. Т. 105, № 1. С. 60–80 <https://doi.org/10.7868/S3034545626010071>

DOI: 10.7868/S3034545626010071

Original Article

The Effect of Age and Pair-mate Change on Duets of Red-crowned Cranes (*Grus japonensis*, Gruidae, Gruiformes)

E.M. Slavina^{1,*}, A.V. Klenova¹, T.A. Kashentseva², O.V. Sibiryakova^{1,3}

¹Faculty of Biology, Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russian Federation

²Oka State Nature Biosphere Reserve, Oka Crane Breeding Centre, Brykin Bor, Lakash District, Ryazan Region, Russian Federation

³National Research University Higher School of Economics, Moscow, Russian Federation

* e-mail: slavina.liza@mail.ru

Abstract. The Red-crowned crane (*Grus japonensis*) is one of the rarest crane species in the world. The population dynamics of the Red-crowned crane raises serious concerns, and its demographic composition is poorly known. However, adult cranes perform loud acoustic demonstrations which can be recorded in natural habitat even from a long distance. If there are acoustic keys to determine the age of these birds, we could get a useful method for non-invasive analysis of their demographic structure. We examined the effect of age on crane duets which represent a series of male and female calls performed with certain coordination by pair mates. We analyzed the structure and acoustic parameters of 360 duets from 26 individuals (15 pairs) of red-crowned cranes recorded in the ages of 2–38 years. GLM ANOVA and regression analysis showed that the effect of individuality on duet structure and almost all parameters is significantly stronger than the effect of both age and pair-mate change. However, the fundamental frequency of female calls gradually decreased with age. This trend was also observed in particular males, although it was not noticeable in the analysis of all individuals. Thus, we suggest that individual acoustic features in red-crowned crane duets are expressed most clearly and can be necessary to form and support long-term social bonds in populations. At the same time, weak age-related effects are also present and can be a consequence of physiological changes caused by aging.

Keywords: acoustic communication, behavior, animal sounds, synchronized vocalizations, aging, long-term monitoring, non-passerine birds

Funding. The study was conducted without additional funding.

Ethics declarations. The methods of collecting data from adult cranes were exclusively observational and in accord with the regime established for visitors to the Oka Crane Breeding Center. Thus, they did not require additional ethical permits.

Conflict of interests. All authors declare that they have no conflicts of interest.

Authors contribution. All authors have made a significant contribution to the development of the concept, research and preparation of the article.

Acknowledgements. We thank Kirill A. Postelnykh and the staff of the Oka Crane Breeding Centre for providing environment for the study, their valuable advises and help in collecting data. We also thank Ilya A. Volodin, Elena V. Volodina, Maria V. Goncharova, Oksana A. Lukyanchuk and Yulia D. Kozhevnikova for sharing their duet recordings, which we used in the study as well.

For Citation: Slavina E.M., Klenova A.V., Kashentseva T.A., Sibiryakova O.V. The Effect of Age and Pair-mate Change on Duets of Red-crowned Cranes (*Grus japonensis*, Gruidae, Gruiformes). *Zoologicheskij journal / Zoological Journal*. 2026. Vol. 105, no. 1. pp. 60–80 (In Russ.) <https://doi.org/10.7868/S3034545626010071>

ВВЕДЕНИЕ

Акустический мониторинг популяций редких видов млекопитающих и птиц широко применяется в современной зоологии. Для ряда видов показано, что по голосу можно отслеживать судьбу конкретных особей (к примеру, Falls, 1982; Budka et al., 2015), определять пол кричащего животного (Volodin et al., 2015), его принадлежность к конкретной популяции (Laiolo et al., 2008; Campbell et al., 2010), а также физиологические потребности (Leonard, Horn, 2001), готовность к размножению (Venev, Wade, 2005) и многое другое. Существует и возрастная изменчивость параметров звуков, которая лучше всего изучена у млекопитающих и воробьиных птиц. В частности, были описаны различные сценарии возрастной динамики акустических параметров вокализаций (Kipper, Kiefer, 2010), такие как отсутствие изменений после наступления половой зрелости (например, Immelman, 1969), изменения в ограниченный промежуток времени после достижения половой зрелости и дальнейшая стабилизация параметров (например, Nelson, Poesel, 2009; Klenova et al., 2024), а также продолжение изменений параметров в течение всей жизни (например, Гашков и др., 2022; Reby, McComb, 2003). Однако исследования возрастной динамики звуков зрелых особей в целом довольно редки, поскольку собрать необходимый материал на протяжении всей жизни животного достаточно сложно. Между тем использование неинвазивных маркеров возраста могло бы помочь в решении многих прикладных задач, например, в изучении демографической динамики редких и долгоживущих видов.

Хорошими объектами для таких исследований являются все виды из семейства Журавлиных (Gruidae), которые обладают долгим сроком жизни, формируют устойчивые пары и занимают один и тот же гнездовой участок в течение нескольких или даже многих лет (Meine, Archibald, 1996). Для журавлей характерен такой тип вокализации, как дуэт – последовательность синхронизированных криков определенной структуры, исполняемых самцом и самкой. В природе журавли часто исполняют дуэты для маркировки своего гнездового участка, и их громкие крики могут быть качественно записаны с большого расстояния, вплоть до одного километра. При этом дуэты многих видов журавлей могут быть использованы для индивидуального распознавания особей, в том числе в дикой природе (Weekly, 1985; Budde, 2001; Klenova et al., 2008, 2009, 2020; Bragina, Veme, 2010,

2013; Policht, Ticháčková, 2010). Было также показано, что индивидуальные характеристики дуэта относительно стабильны, по крайней мере, в течение 5–10 лет (Klenova et al., 2009, 2020; Bragina, Veme, 2010, 2013). Однако до сих пор не было исследовано, как меняются параметры дуэтов журавлей на более продолжительных отрезках времени. Также непонятно, можно ли по дуэту приблизительно определить возраст кричащих птиц.

Поскольку журавли могут менять партнера в течение жизни (Ильяшенко и др., 2023; Hayes, 2007; Henne, Blahu-Henne, 2013), необходимо также рассмотреть влияние этого фактора и отделить его от возможного влияния возрастной изменчивости. Свидетельства изменения параметров звуков при смене партнера были получены ранее как для птиц (Hile et al., 2000), так и для млекопитающих (Snowdon, Elowson, 1999). У журавлей подобное явление практически не изучено, хотя для трех особей стерха было показано, что смена партнера не вызывает значимых изменений в параметрах дуэтных партий (Klenova et al., 2020). Таким образом, целью нашей работы было оценить влияние возраста и смены партнера на дуэты японского журавля (*Grus japonensis* (Statius Müller, 1776)), одного из самых угрожаемых видов семейства Gruidae.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Места и сроки сбора материала

Записи звуков, использованных в данной работе, собраны несколькими исследователями с 2003 по 2023 г. Большая часть дуэтов японских журавлей записана в Питомнике редких видов журавлей Окского государственного природного биосферного заповедника (ОГПБЗ), дополнительные записи проведены в отдельные годы на Станции реинтродукции редких видов птиц Хинганского заповедника (2005–2006 г.), Московском зоопарке (2019 г.), Парке птиц “Воробьи” (2012, 2018, 2023 г.) и в зоопарке Берлина (Tierpark Berlin, 2018 г.).

Запись звуков

Ранние записи дуэтов журавлей (2003–2004 г.) сделаны на профессиональный кассетный магнитофон Marantz PMD-222 и конденсаторный направленный микрофон Sennheizer K6-ME67. Для записи в 2003–2004 г. использовали магнитные кассеты, и в дальнейшем записи оцифровали с помощью программы Avisoft SASLab Pro v. 4.2

(© R. Specht) с частотой дискретизации 48 кГц. С 2005 по 2023 г. дуэты записывали при помощи профессионального цифрового рекордера Marantz PMD-660 и конденсаторного ненаправленного микрофона AKG C1000S, либо – цифрового рекордера Zoom H5 и направленного микрофона Zoom SGH-6. В 2023 г. для записи дуэтов также использовали автоматический цифровой рекордер Song Meter SM4. Записи 2005–2023 гг. производили на карты памяти формата Compact Flash или SDXC с частотой дискретизации 48 кГц.

Запись дуэтов журавлей производили в уличной части вольеры в течение всех четырех сезонов года, преимущественно в светлое время суток. Расстояние до птиц во время записи варьировало от 4 до 60 м. Журавли исполняли дуэты в ответ на приближение человека, проигрывание записей дуэтов или акустическую активность соседних пар, а также во время утреннего кормления и уборки в вольерном блоке. Для данной работы мы отобрали записи 360 дуэтов 15 пар японских журавлей, состоявших из 26 особей различного возраста. В четырех случаях, после гибели одного из журавлей в паре, второму подбирали другого партнера, формируя новую пару. Длительность формирования пары составляла от двух до шести лет. Все 26 японских журавлей, участвовавших в исследовании, происходили из материковой популяции, почти все регулярно размножались. Восемь особей получены из природы, остальные 18 родились в неволе. От каждой пары записано по 2–12 дуэтов за каждый возрастной период в два года. Дуэты пяти пар записаны лишь в течение 1–2 лет жизни, для остальных 10 пар записи покрывают период от 6 до 20 лет.

Акустический анализ

Для просмотра и измерения звуков использовали программу Avisoft SASLab Pro v.5.3.1. Перед началом измерений частоту дискретизации снижали с 48 кГц до 11.025 кГц, чтобы увеличить разрешение по частоте в окне спектрограммы. Для построения спектрограмм использовали окно Хэмминга (Hamming), длину Быстрого Преобразования Фурье (FFT-length) 1024 точек, перекрывание по частотной оси (frame) 25% и перекрывание по временной оси (overlap) 98.43%. Эти установки обеспечивали разрешение по частоте в 11 Гц и разрешение по времени в 1.45 мс. Для анализа отобраны дуэты максимально хорошего качества, без перекрывания с дуэтами других пар и постороннего шума.

Дуэт японского журавля включает вступление и основную часть, состоящую из двух или более слогов (рис. 1). Ранее (Klenova et al., 2008) были описаны слоги пяти типов: слог 1_1, включающий один крик самца и один крик самки; слог 1_2, включающий один крик самца и два крика самки; слог 1_3, включающий один крик самца и три крика самки; слог 1_4, включающий один крик самца и четыре крика самки; слог 2_x, включающий два крика самца и от одного до четырех криков самки. Мы также использовали данную классификацию (рис. 2). Анализ структуры дуэта производили визуально, путем подсчета общего числа слогов и определения их типа – соотношения числа криков самца и самки. Затем вычисляли процент встречаемости слогов каждого типа в дуэте.

Для анализа частотных и временных параметров из каждого дуэта взято от двух до четырех слогов, содержащих один крик самца и 2–3 крика

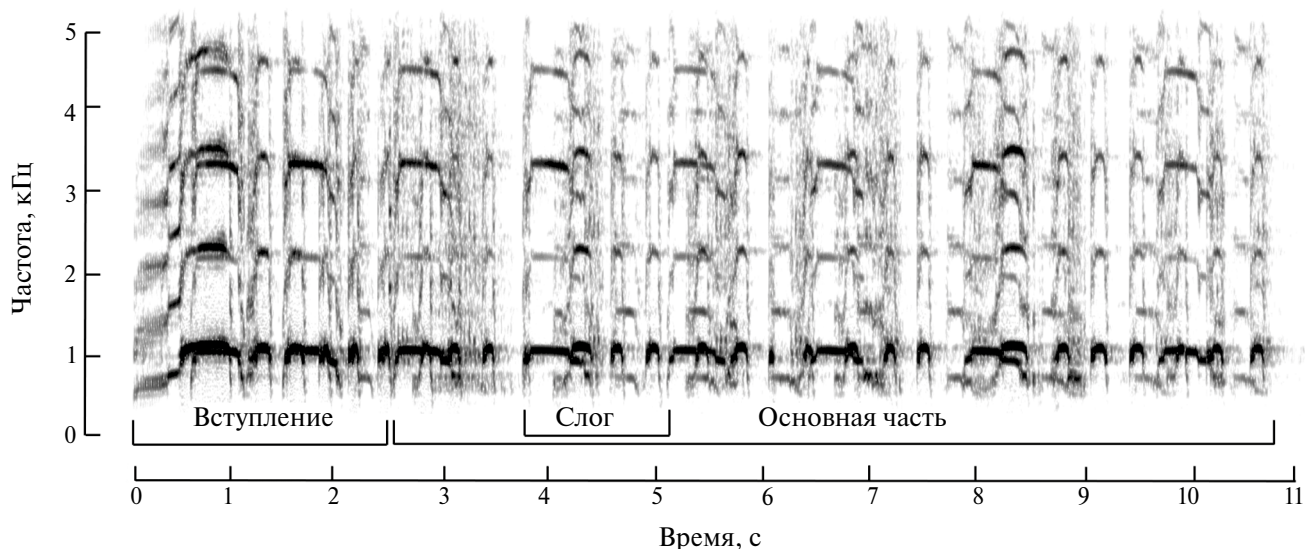


Рис. 1. Спектрограмма дуэта японского журавля
 Fig. 1. Spectrogram of the red-crowned crane duet

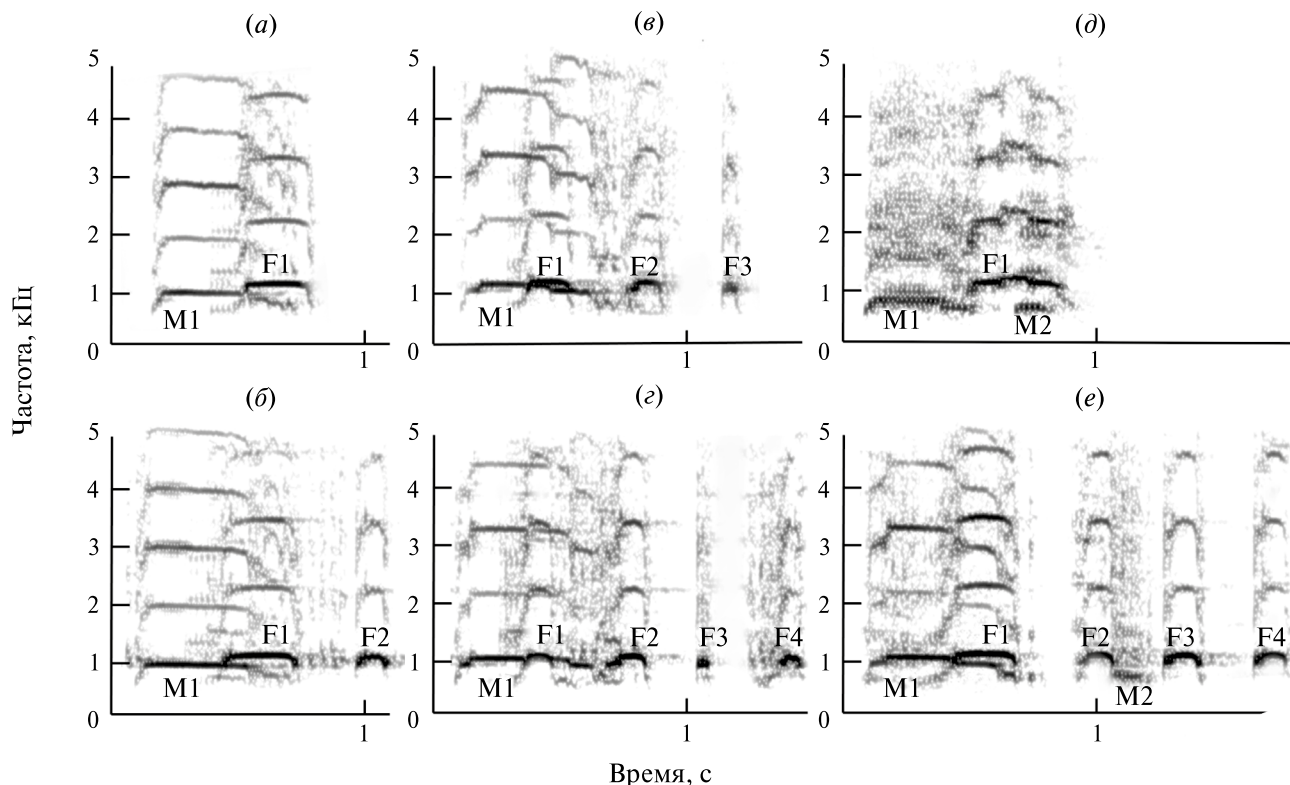


Рис. 2. Типы слогов в дуэтах японского журавля: *a* – слог 1_1; *b* – слог 1_2; *c* – слог 1_3; *d* – слог 1_4; *e* – слоги 2_x с одним (*d*) или четырьмя (*e*) криками самки (описания типов слогов приведены в тексте). Обозначения: M1, M2 – крики самца; F1–F4 – крики самки

Fig. 2. Types of syllables in red-crowned crane duets: *a* – syllable 1_1; *b* – syllable 1_2; *c* – syllable 1_3; *d* – syllable 1_4; *e* – syllables 2_x with one (*d*) or four (*e*) female calls (descriptions of syllable types are given in the text). Designations: M1, M2 – male calls; F1–F4 – female calls

самки. В анализ старались включать слоги наилучшего качества, случайным образом выбирая их из дуэта (кроме первого и последнего слога). Значения частотных и временных параметров криков измеряли с помощью стандартного и крестообразного курсора в окне спектрограммы, а также в окне энергетического спектра программы AviSoft SASLab Pro v.5.3.1. Измерения автоматически экспортировали в базу данных Excel. Для каждого отобранного слога измеряли пять параметров для самцов и пять параметров для самок (один из них был общим, рис. 3): длительность слога от начала первого в слоге крика самца/самки до начала первого в следующем слоге крика самца/самки (Dur_Syll_M/F), длительность первого крика самца/самки (Dur_M1/F1), длительность от начала первого в слоге крика самца до начала первого в слоге крика самки (длительность ответа самки – общий параметр для самца и самки, Dur_MF), пиковую основную частоту первого в слоге крика самца/самки (Fpeak_M1/F1), максимальную основную частоту первого в слоге крика самца/самки (Fmax_M1/F1). В дальнейшем анализе использовали средние

значения по каждому параметру, рассчитанные для всех измеренных слогов дуэтной партии.

Для каждого дуэта также измеряли длительность основной части дуэта (Dur_MP) и период следования слогов (Duet_rate) – отношение длительности основной части к количеству слогов в дуэте ($Duet_rate = Dur_MP / N$ слогов в дуэте). Таким образом, данный параметр обратно пропорционален частоте следования слогов. Значения параметров Dur_MP и Duet_rate для партий самца и самки в каждом дуэте были одинаковыми.

Формирование выборок

Для статистического анализа сформировали четыре отдельные выборки дуэтов. При помощи первой выборки оценивали различия между дуэтами молодых и старых журавлей. Выделили две возрастные группы: молодые половозрелые (2–13 лет) и старые (16–38 лет) птицы. Согласно большинству источников, в природе японские журавли живут около 30 лет, поэтому мы провели границу на уровне 15 лет, т.е. половины данного срока. Однако возрастной отрезок 14–15 лет

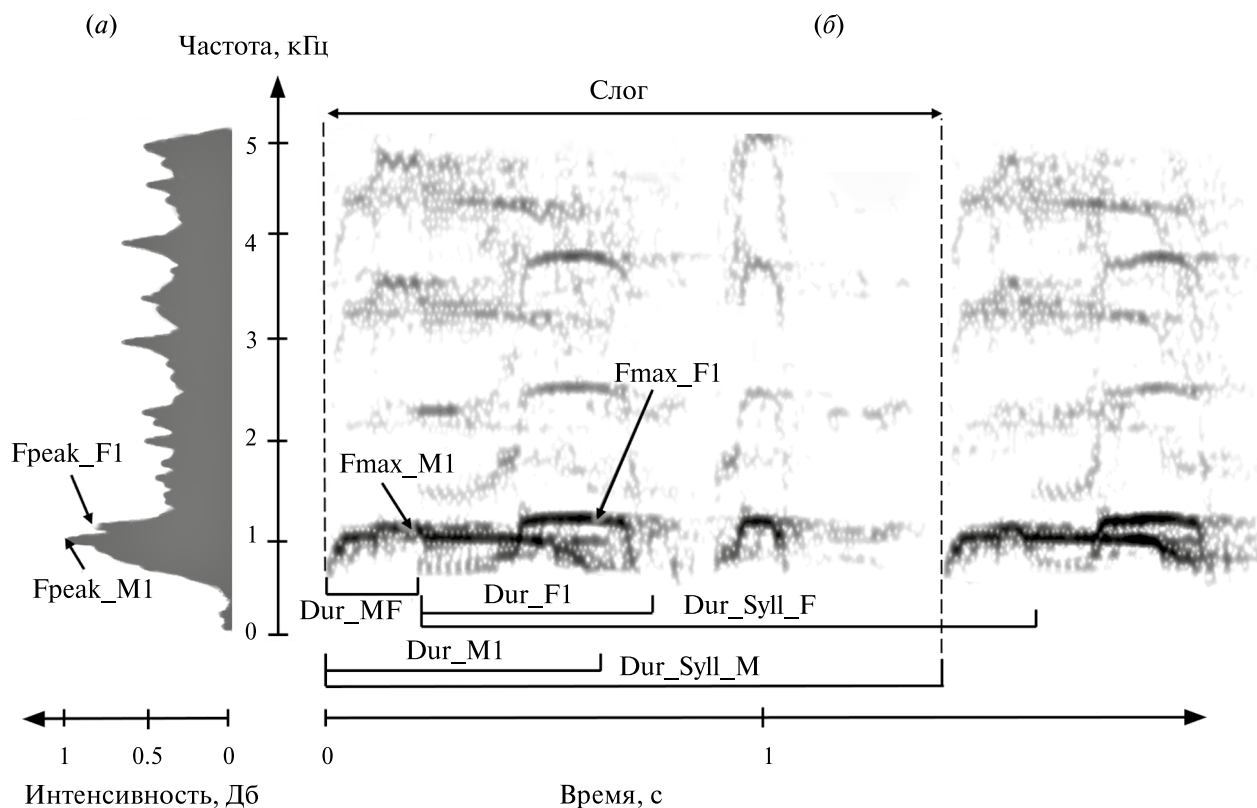


Рис. 3. Частотный спектр (а) и спектрограмма (б) слога из дуэта японского журавля с отмеченными на ней измеряемыми акустическими параметрами: $F_{peak_M1/F1}$ – пиковая основная частота первого в слоге крика самца/самки; Dur_Syll_M/F – длительность слога от начала первого в слоге крика самца/самки до начала первого в следующем слоге крика самца/самки; $Dur_M1/F1$ – длительность первого в слоге крика самца/самки; Dur_MF – длительность от начала первого в слоге крика самца до начала первого в слоге крика самки (длительность ответа самки – общий параметр для самца и самки); $F_{max_M1/F1}$ – максимальная основная частота первого в слоге крика самца/самки

Fig. 3. Frequency spectrum (a) and spectrogram (b) of a syllable from the red-crowned crane duet with measured acoustic parameters: $F_{peak_M1/F1}$ – the peak fundamental frequency of the first male/female call in a syllable; Dur_Syll_M/F – the duration of a syllable from the beginning of the first male/female call in a syllable to the beginning of the first male/female call in the next syllable; $Dur_M1/F1$ – duration of the first male/female call in a syllable; Dur_MF – duration from the beginning of the first male call in a syllable to the beginning of the first female call in a syllable (duration of the female's response is the same parameter for males and females); $F_{max_M1/F1}$ – the maximum fundamental frequency of the first male/female call in a syllable

в данной выборке не рассматривали, чтобы создать некоторую полярность между сравниваемыми возрастными группами. Было отобрано по 2–12 дуэтных партий от каждой птицы, записанной в одной или другой возрастной группе. Большинство птиц были отнесены только к одной из возрастных групп, но четыре особи (два самца – № 8 и 10, две самки – № 9 и 11) были записаны в обеих возрастных группах (младше 13 и старше 16 лет), поэтому мы включили их в выборку дважды. Таким образом, первая выборка включала 78/53 дуэтные партии от молодых самцов ($N = 8$) и самок ($N = 6$) и 74/71 партии от старых самцов ($N = 7$) и самок ($N = 7$) соответственно (всего 276 дуэтных партий).

С помощью второй выборки исследовали долговременную возрастную динамику параметров

дуэта. Использовали 243 дуэтные партии от 26 журавлей в возрасте от 2 до 38 лет. Этот возрастной промежуток разделили на 6 периодов по шесть лет каждый (2–7, 8–13, 14–19, 20–25, 26–31 и 32–38 лет). От каждой птицы отобрали по 2–12 дуэтных партий, записанных в течение одного года или в течение двух соседних лет внутри одного из выделенных периодов так, чтобы разные возрастные периоды были представлены сопоставимым количеством особей. В данную выборку каждая птица включена лишь в один из периодов для исключения влияния индивидуальных особенностей. Каждый период включал дуэты двух–четырех птиц каждого пола.

Третью выборку сформировали для изучения долговременных индивидуальных изменений

параметров дуэтной партии. Для этого отобрали партии от двух самцов и пяти самок, которые записаны наиболее продолжительное время — в течение 10–20 лет их жизни. Для каждого журавля сравнивали параметры дуэтных партий, записанных в самом юном и самом старшем возрасте. Всего использовано 145 партий от семи особей, по 9–24 партии от каждой птицы.

С помощью четвертой выборки изучали влияние смены партнера на параметры дуэтной партии. В данную выборку вошли партии четырех особей — одного самца и трех самок, записанных с разными партнерами. Сравнивали записи дуэтных партий последнего года проживания с первым партнером и первого года проживания с новым партнером после окончания периода формирования пары. Промежутки между записями до и после смены партнера составлял от трех до восьми лет. Всего использовали для данного сравнения 54 дуэтных партии, по 7–22 партии от каждой птицы.

Статистический анализ

Статистическую обработку данных проводили в программе STATISTICA 8.0 (StatSoft, Inc, Tulsa, OK, USA). Выборки проверяли на нормальность критерием Колмогорова—Смирнова, принимая уровень значимости $p < 0.05$. В выборках самцов и самок в каждом возрастном классе, а также в выборках дуэтов от каждой особи за каждый год практически все акустические параметры дуэтов оказались распределены нормально. Поэтому для анализа различий в акустических параметрах пользовались параметрическими критериями.

Для множественных сравнений к значению уровня значимости p применяли поправку Бонферрони (учитывая, что сравнивали семь параметров, различия считались достоверными при $p < 0.0071$). Сравнение акустических параметров дуэтных партий между возрастными группами (выборка 1) проводили при помощи дисперсионного анализа по общей линейной модели с факторами “индивидуальность” и “возрастной класс”. “Индивидуальность” была включена в анализ как случайный фактор. Для изучения долговременной динамики акустических параметров (выборка 2) использовали метод линейной регрессии, а также рассчитывали коэффициенты корреляции Пирсона для выявления связи акустических параметров с возрастом особи. Чтобы проанализировать индивидуальные изменения параметров за 10–20 лет (выборка 3), использовали дисперсионный анализ для повторных измерений. Для попарного сравнения параметров дуэтов у отдельных особей до и после смены партнера (выборка 4) пользовались критерием Стьюдента.

Доли слогов каждого типа во всех выборках имели распределение, достоверно отличное от нормального. Поэтому для попарного сравнения предпочтений слогов разных типов в двух возрастных классах, а также у отдельных особей до и после смены партнера использовали непараметрический критерий Манна—Уитни. Проверку различия доли слогов разных типов в дуэтах разных пар производили с помощью критерия Краскела—Уоллиса. Уровень значимости, с учетом поправки Бонферрони, для пяти типов слогов приняли как $p < 0.01$.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Влияние возраста и индивидуальности на структуру и акустические параметры дуэтов японского журавля

Структура дуэта

Выявлены четкие межпарные различия в использовании разных типов слогов в дуэтах японского журавля (критерий Краскела—Уоллиса, $p < 0.01$ для всех типов слогов). Так, в дуэтах пар № 5, 8, 11, 12, 13 и 14 наиболее часто встречались слоги 1_3, у пары № 3 — слоги 1_1, а в дуэтах остальных восьми пар — слоги 1_2 (рис. 4). При этом различий в структуре дуэта между молодыми и старыми журавлями практически не обнаружено. Тест Манна—Уитни показал значимые различия только среди самцов: в дуэтах с молодыми самцами чаще встречались слоги 1_3 и реже — слоги 1_1 (табл. 1).

Акустические параметры

Дисперсионный анализ по общей линейной модели (GLM ANOVA) показал, что влияние индивидуальности на изменчивость акустических параметров дуэтных партий японского журавля также было гораздо более выраженным, чем влияние возраста. Так, у самцов индивидуальность оказывала значимое влияние на шесть параметров из семи (все, кроме Dur_MF), тогда как возраст — только на один из семи (Dur_MP). Дуэтные партии старых самцов были немного продолжительнее, чем молодых (табл. 2). У самок индивидуальность значимо влияла на все семь измеренных параметров, тогда как возраст — только на три из них (Dur_F1, Fmax_F1 и Fpeak_F1). Крики старых самок были чуть более долгими и заметно более низкими по основной частоте, чем крики молодых самок (табл. 2).

Долговременная динамика акустических параметров

Динамика внутри групп самцов и самок

При помощи корреляции Пирсона и линейной регрессии рассмотрели общие тенденции изменения параметров дуэтной партии с возрастом в группах самцов и самок японского журавля. Поскольку для этого сравнения от каждой особи отобрали дуэты лишь за один или два соседних года записи,

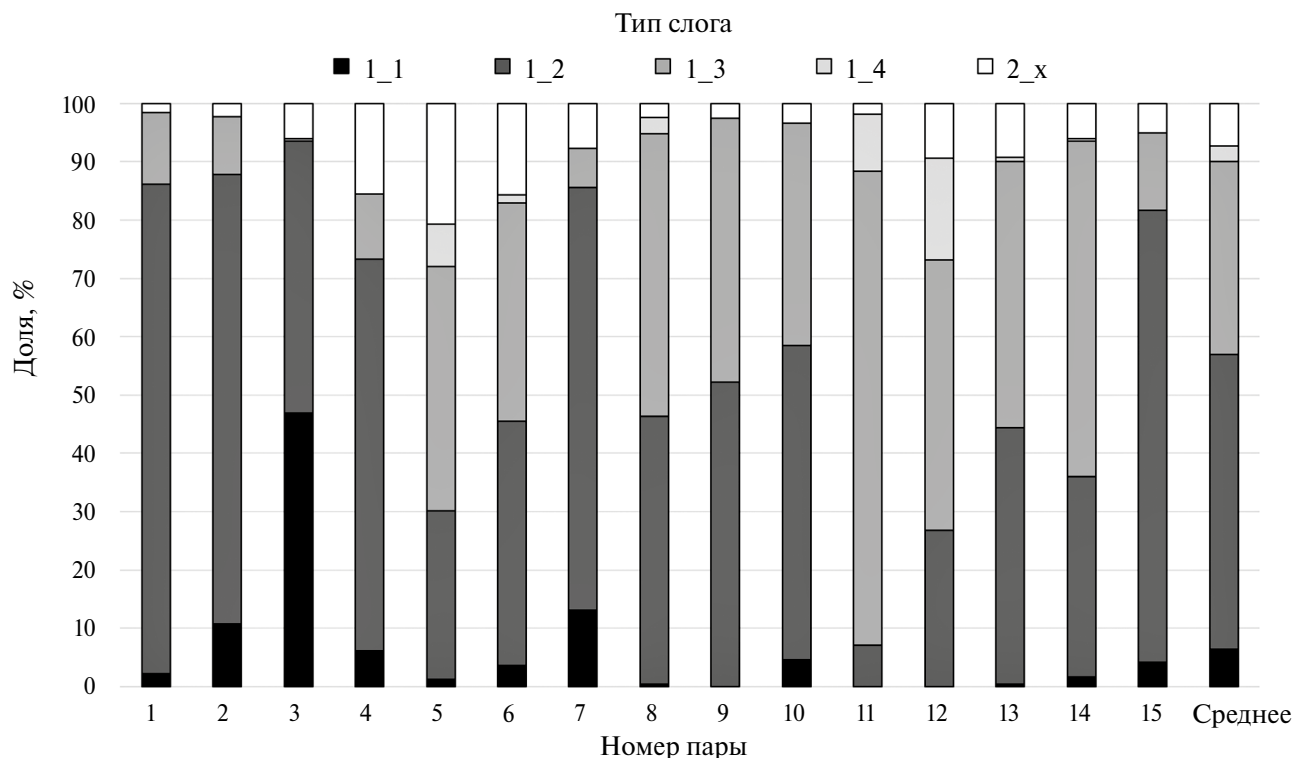


Рис. 4. Частота встречаемости пяти типов слогов в дуэтах 15 пар японского журавля, а также в среднем для всех пар. $N = 360$ дуэтов (от 2 до 91 дуэта на каждую пару)

Fig. 4. Proportion of five syllable types in duets of 15 red-crowned crane pairs and mean proportion for all pairs. $N = 360$ duets (2–91 duets for each pair)

Таблица 1. Результаты сравнения (Z , p -значение) частоты встречаемости пяти типов слогов в дуэтах молодых и старых японских журавлей при помощи критерия Манна–Уитни (Mann–Whitney U Test)

Table 1. Results of comparison (Z , p -value) of the frequency of occurrence of five types of syllables in duets of young and old red-crowned cranes using the Mann–Whitney U Test

Тип слога Syllable type	Самцы ($N = 78/74$) Males ($N = 78/74$)		Самки ($N = 53/71$) Females ($N = 53/71$)	
	Z	p	Z	p
1_1	-2.69	< 0.01	1.49	0.136
1_2	-2.37	0.018	0.51	0.607
1_3	4.01	< 0.01	-2.50	0.013
1_4	0.28	0.778	-0.86	0.388
2_x	-1.05	0.291	1.14	0.254

Примечания. Жирным шрифтом выделены достоверные различия ($p < 0.01$), N – число дуэтных партий молодых / старых особей.

Notes. Significant differences ($p < 0.01$) are highlighted in bold, N – number of duets from young / old individuals.

индивидуальный вклад каждой птицы в групповую динамику был одинаковым. Оба анализа показали достоверную отрицательную корреляцию с возрастом для обоих частотных параметров крика самки (Fmax_F1 и Fpeak_F1; табл. 3). Таким образом,

чем старше самки, тем ниже основная и пиковая частота их криков (рис. 5). Для всех остальных параметров, включая оба частотных параметра крика самца, значимой корреляции с возрастом не обнаружено.

Таблица 2. Средние ($\pm SD$) значения частотно-временных параметров дуэтов молодых и старых самцов/самок японского журавля и результаты сравнения (F -отношение, p -значение) индивидуальной и возрастной изменчивости с использованием дисперсионного анализа (GLM ANOVA)

Table 2. Mean ($\pm SD$) values of time-frequency duet parameters of young and old male/female red-crowned cranes and the results of comparison (F -ratio, p -value) of individual and age-related variability using analysis of variance (GLM ANOVA)

Пол Sex	Параметр Parameter	Среднее $\pm SD$ Mean $\pm SD$		Фактор Factor	
		Молодые Young ($N = 78/53$)	Старые Old ($N = 74/71$)	Индивидуальность Individuality	Возрастной класс Age class
Самцы Males	Dur_MP (c/s)	13.11 \pm 8.35	14.45 \pm 7.81	$F = 7.12, p < 0.007$	$F = 12.26, p < 0.007$
	Dur_M1(c/s)	0.58 \pm 0.10	0.57 \pm 0.09	$F = 27.41, p < 0.007$	$F = 5.41, p = 0.022$
	Dur_Syll_M (c/s)	1.05 \pm 0.14	0.99 \pm 0.16	$F = 28.72, p < 0.007$	$F = 0.21, p = 0.645$
	Dur_MF (c/s)	0.19 \pm 0.03	0.20 \pm 0.03	$F = 1.36, p = 0.191$	$F = 5.29, p = 0.023$
	Duet_rate	1.07 \pm 0.15	1.04 \pm 0.22	$F = 16.00, p < 0.007$	$F = 3.65, p = 0.058$
	Fmax_M1 (Гц/Hz)	994 \pm 56	1046 \pm 71	$F = 37.86, p < 0.007$	$F = 4.46, p = 0.036$
	Fpeak_M1 (Гц/Hz)	957 \pm 49	1016 \pm 80	$F = 31.59, p < 0.007$	$F = 2.9, p = 0.091$
Самки Females	Dur_MP (c/s)	15.19 \pm 7.56	12.83 \pm 6.74	$F = 3.39, p < 0.007$	$F = 1.86, p = 0.175$
	Dur_F1(c/s)	0.256 \pm 0.05	0.263 \pm 0.06	$F = 14.71, p < 0.007$	$F = 16.69, p < 0.007$
	Dur_Syll_F (c/s)	1.09 \pm 0.16	1.05 \pm 0.18	$F = 19.24, p < 0.007$	$F = 5.05, p = 0.027$
	Dur_MF (c/s)	0.19 \pm 0.03	0.20 \pm 0.04	$F = 2.88, p < 0.007$	$F = 0.38, p = 0.540$
	Duet_rate	1.13 \pm 0.22	1.07 \pm 0.21	$F = 10.84, p < 0.007$	$F = 0.55, p = 0.460$
	Fmax_F1 (Гц/Hz)	1192 \pm 88	1077 \pm 85	$F = 21.67, p < 0.007$	$F = 25.15, p < 0.007$
	Fpeak_F1 (Гц/Hz)	1151 \pm 86	1047 \pm 87	$F = 19.13, p < 0.007$	$F = 17.21, p < 0.007$

Примечания. Жирным шрифтом выделены достоверные различия ($p < 0.007$) с учетом поправки Бонферрони. N – число включенных в анализ дуэтных партий от самцов/самок.

Notes. Significant differences ($p < 0.007$) with the Bonferroni correction are highlighted in bold. N – the number of male/female duet parts included in the analysis.

Таблица 3. Коэффициенты корреляции Пирсона (r) между значениями акустических параметров дуэтных партий и возрастом у японского журавля

Table 3. Pearson correlation coefficients (r) between the values of acoustic parameters of duet parts and age in the red-crowned crane

Параметр Parameter	Самцы ($N = 171/14$) Males ($N = 171/14$)		Самки ($N = 171/12$) Females ($N = 171/12$)	
	r	p	r	p
Dur_MP	0.128	0.662	-0.249	0.435
Dur_M1/F1	-0.265	0.359	0.144	0.656
Dur_Syll	-0.422	0.132	-0.299	0.346
Dur_MF	0.614	0.019	0.202	0.529
Duet_rate	-0.357	0.210	-0.375	0.230
Fmax_M1/F1	-0.013	0.965	-0.767	< 0.007
Fpeak_M1/F1	0.012	0.967	-0.770	< 0.007

Примечания. Жирным шрифтом выделены достоверные различия ($p < 0.007$) с учетом поправки Бонферрони, N – число включенных в анализ дуэтных партий / число особей.

Notes. Significant differences ($p < 0.007$) with the Bonferroni correction are highlighted in bold. N – the number of duets / individuals included in the analysis.

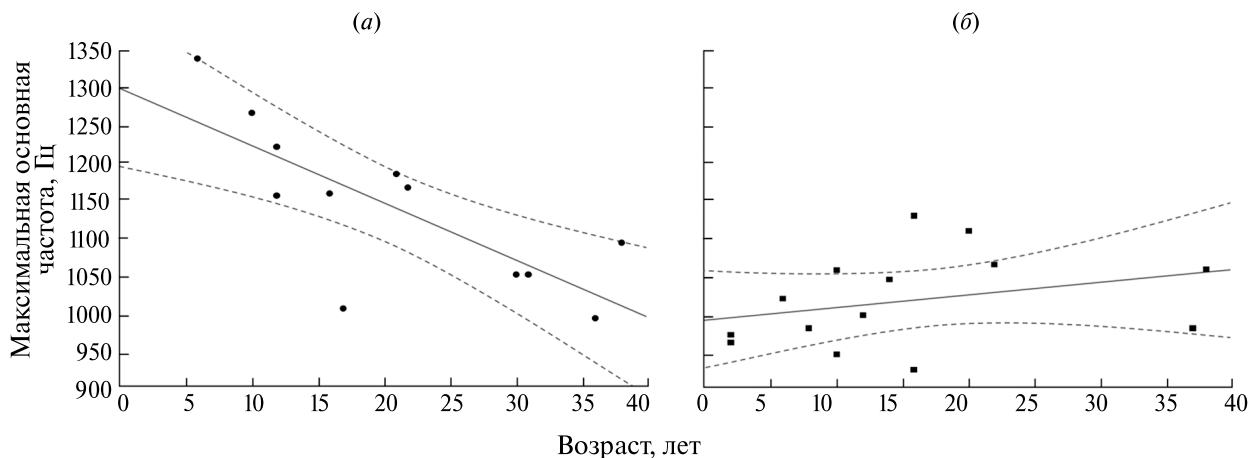


Рис. 5. Изменение максимальной основной частоты ($F_{max_M1/F1}$) с возрастом у самок (а) и самцов (б) японского журавля. Точки отражают средние значения, серым цветом показана линия регрессии, пунктиром обозначен доверительный интервал 95%

Fig. 5. Correlation between age and maximum fundamental frequency ($F_{max_M1/F1}$) in female (а) and male (б) red-crowned cranes. Points represent mean values, grey line shows the regression, dashed lines enclose confidence interval 95%

Индивидуальные изменения

Используя анализ повторных измерений (repeated measures ANOVA), отдельно проследили индивидуальные изменения в дуэтных партиях семи птиц за временной промежуток от 10 до 20 лет. Возрастные изменения, обнаруженные на уровне группы самок, подтвердились и на индивидуальном уровне. Так, основная частота крика ($F_{max_M1/F1}$ и $F_{peak_M1/F1}$) значительно снизилась у четырех из пяти самок, а также у одного из двух самцов (№ 6; табл. 4, рис. 6). У второго самца и пятой самки основная частота значительно не изменилась (№ 1 и № 10; табл. 4, рис. 6).

Влияние смены партнера

Попарное сравнение предпочитаемых типов слогов в дуэтах японских журавлей до и после смены партнера (критерий Манна–Уитни) не выявило почти никаких существенных различий. Из четырех птиц только одна (самка № 9) с новым партнером использовала меньше слогов типа 1_2, чем со старым (табл. 5). При этом на доле других типов слогов в дуэтах этой самки такое изменение значительно не отразилось. Таким образом, индивидуальные предпочтения журавлей по типу исполняемых слогов практически не изменялись после смены партнера.

Тем не менее общая картина обнаруженных изменений в акустических параметрах дуэтных партий японского журавля после смены партнера различалась у четырех особей (табл. 6). У одной из самок (№ 5) критерий Стьюдента не показал значимых различий в ее партиях со старым

и новым партнером. У единственного самца, сменившего партнершу (№ 7), обнаружено небольшое снижение максимальной основной частоты (F_{max_M1}), однако пиковая основная частота (F_{peak_M1}) не изменилась. У второй самки (№ 11) значительно увеличились длина слога (Dur_Syll_F) и период следования слогов ($Duet_rate$), в результате чего слоги стали более продолжительными и редкими. У третьей самки (№ 9) уменьшилась длительность дуэта (Dur_MP), а также значительно снизилась основная частота криков (F_{max_F1} и F_{peak_F1}). Однако необходимо учитывать, что между записью криков самки № 9 с первым и вторым партнером существует разрыв в восемь лет, поэтому снижение основной частоты у данной самки можно объяснить и возрастными изменениями. Результаты приведенных индивидуальных сравнений акустических параметров дуэтных партий с возрастом показывают, что основная частота крика у самок снижается с возрастом независимо от смены партнера (рис. 5, 6; табл. 4). Таким образом, изменения акустических параметров после смены партнера у трех из четырех исследованных птиц (№ 5, 7 и 9) были достаточно слабыми, и у всех четырех особей картина изменений различалась. Однако сравнение индивидуальных изменений параметров дуэтных партий по прошествии 10–20 лет (см. предыдущий раздел) показало, что у самок № 5, 9 и 11, сменивших партнера, значительно изменилась длина и частота исполнения слогов, тогда как у самок № 1 и 2, у которых были постоянные партнеры, эти параметры остались стабильными (рис. 7, табл. 4).

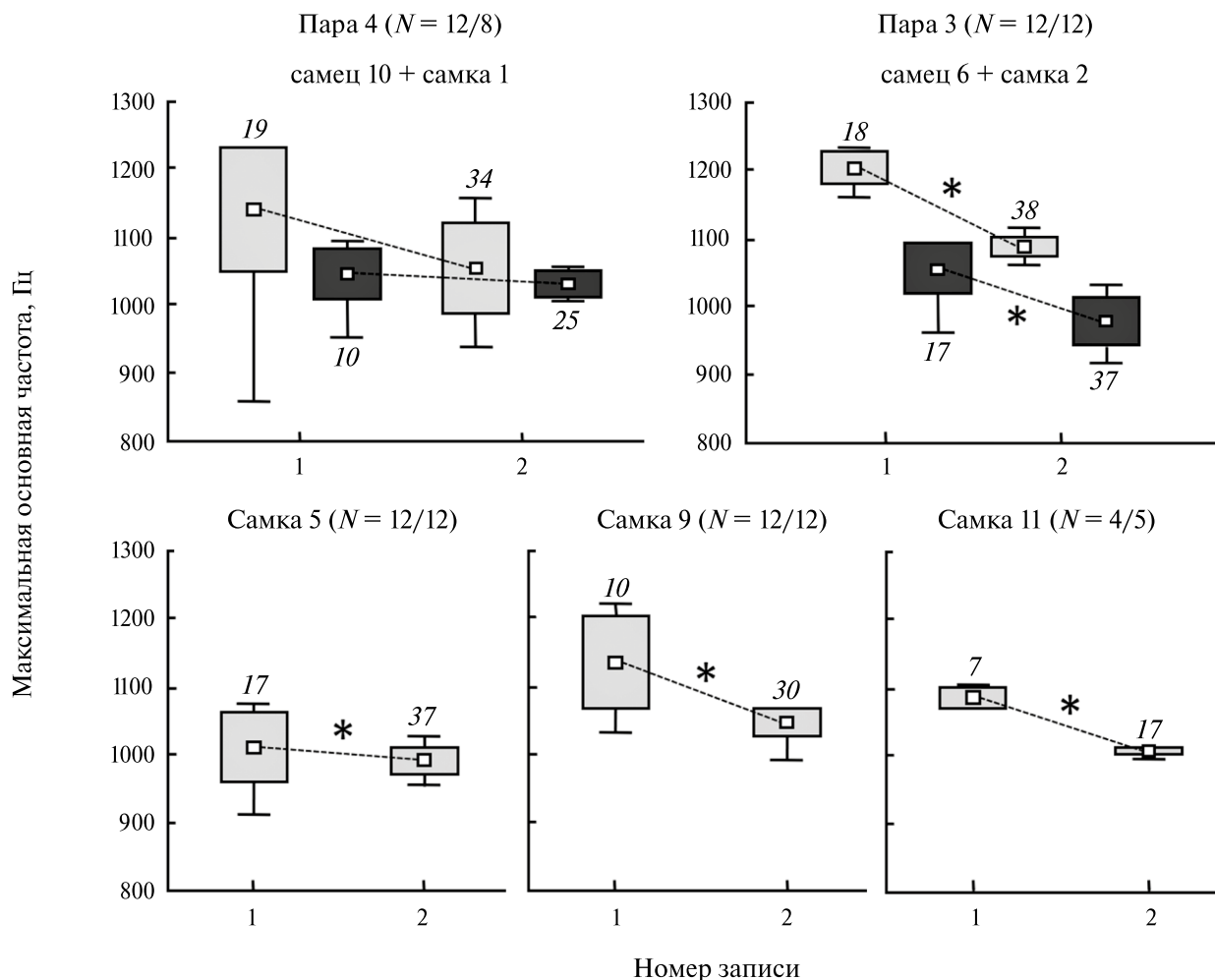


Рис. 6. Изменения максимальной основной частоты ($F_{\max_M1/F1}$) в течение 10–20 лет в постоянных парах (№ 3 и 4) и у самок (№ 5, 9 и 11) после смены партнера. Серые прямоугольники показывают значения для самок, черные – для самцов. Точки отражают средние значения, прямоугольники – стандартное отклонение (SD), усы – Min–Max. Возраст самок указан над графиками, возраст самцов – под графиками. Звездочка * – значимые различия (repeated measures ANOVA, $p < 0.007$). N – количество дуэтов в первый год записи (запись 1) / количество дуэтов в последний год записи (запись 2)

Fig. 6. Changes of the maximum fundamental frequency ($F_{\max_M1/F1}$) over 10–12 years in stable pairs (no. 3, 4) and in females (no. 5, 9, 11) after mate change. Grey boxes represent females, black boxes represent males. Points indicate means, boxes – SD , whiskers – Min–Max, numbers below boxes represent male age, numbers above the boxes – female age, * – significant differences (repeated measures ANOVA, $p < 0.007$). N – number of duets in the earliest record (record 1) / number of duets in the latest record (record 2)

ОБСУЖДЕНИЕ

Соотношение влияния индивидуальности и возраста на дуэты японского журавля

Индивидуальная изменчивость в дуэтах японского журавля в нашей выборке оказалась выражена значительно сильнее, чем возрастная. Как акустические параметры дуэтной партии, так и предпочитаемые типы слогов различались у разных особей, в то время как с возрастом достоверно

изменялась лишь одна характеристика – основная частота крика, причем только у самок. Смена партнера также крайне слабо влияла на дуэты японского журавля. Эти результаты хорошо согласуются с более ранними исследованиями. В частности, уже было показано, что разные пары японских журавлей предпочитают использовать слоги разных типов (Klenova et al., 2008). Ярко выраженная индивидуальная изменчивость акустических параметров дуэтов была обнаружена ранее как у этого вида, так и у других представителей данного

Таблица 4. Результаты анализа повторных измерений (repeated measures ANOVA) акустических параметров дуэтных партий у отдельных особей японского журавля, прослеженных на протяжении 10–20 лет (*p*-значение, характер изменений)

Table 4. Results of repeated measures ANOVA of acoustic parameters of duet parts in individual red-crowned cranes tracked over 10–20 years (*p*-value, pattern of change)

Параметр Parameter	Самец 6 Male 6 17–37 лет 17–37 years (<i>N</i> = 12/12)	Самец 10 Male 10 10–25 лет 10–25 years (<i>N</i> = 12/8)	Самка 1 Female 1 19–34 года 19–34 years (<i>N</i> = 12/8)	Самка 2 Female 2 18–38 лет 18–38 years (<i>N</i> = 12/12)	Самка 5 Female 5 17–37 лет 17–37 years (<i>N</i> = 12/12)	Самка 9 Female 9 10–30 лет 10–30 years (<i>N</i> = 12/12)	Самка 11 Female 11 7–17 лет 7–17 years (<i>N</i> = 4/5)
Dur_MP	<i>p</i> = 0.380	<i>p</i> = 0.285	<i>p</i> = 0.285	<i>p</i> = 0.380	<i>p</i> = 0.649	<i>p</i> = 0.040	<i>p</i> = 0.752
Dur_M1/F1	<i>p</i> = 0.011	Увеличение Increase <i>p</i> < 0.007	<i>p</i> = 0.617	Увеличение Increase <i>p</i> < 0.007	<i>p</i> = 0.910	<i>p</i> = 0.046	<i>p</i> = 0.324
Dur_Syll	<i>p</i> = 0.101	<i>p</i> = 0.251	<i>p</i> = 0.317	<i>p</i> = 0.116	Увеличение Increase <i>p</i> < 0.007	Увеличение Increase <i>p</i> < 0.007	Снижение Decrease <i>p</i> < 0.007
Dur_MF	<i>p</i> = 0.090	<i>p</i> = 0.018	<i>p</i> = 0.018	<i>p</i> = 0.090	<i>p</i> = 0.971	<i>p</i> = 0.198	<i>p</i> = 0.273
Duet_rate	<i>p</i> = 0.061	<i>p</i> = 0.349	<i>p</i> = 0.349	<i>p</i> = 0.061	Увеличение Increase <i>p</i> < 0.007	Увеличение Increase <i>p</i> < 0.007	Снижение Decrease <i>p</i> < 0.007
Fmax_M1/F1	Снижение Decrease <i>p</i> < 0.007	<i>p</i> = 0.556	<i>p</i> = 0.038	Снижение Decrease <i>p</i> < 0.007	Снижение Decrease <i>p</i> < 0.007	Снижение Decrease <i>p</i> < 0.007	Снижение Decrease <i>p</i> < 0.007
Fpeak_M1/F1	Снижение Decrease <i>p</i> < 0.007	<i>p</i> = 0.384	<i>p</i> = 0.028	Снижение Decrease <i>p</i> < 0.007	<i>p</i> = 0.017	Снижение Decrease <i>p</i> < 0.007	Снижение Decrease <i>p</i> < 0.007

Примечания. Жирным шрифтом выделены достоверные различия (*p* < 0.007) с учетом поправки Бонферрони, *N* – число дуэтов в первый год записи / число дуэтов в последний год записи от каждой птицы, включенной в анализ.

Notes. Significant differences (*p* < 0.007) with the Bonferroni correction are highlighted in bold, *N* – number of duets in the earliest year of recording / number of duets in the latest year of recording from the each bird included in the analysis.

Таблица 5. Результаты сравнения (*Z*, *p*-значение) частоты встречаемости разных типов слогов в дуэтах у пар японского журавля до и после смены партнера, при помощи критерия Манна–Уитни (Mann–Whitney U Test)

Table 5. Results of the Mann–Whitney U Test (*Z*, *p*-value) for comparison of the frequency of occurrence of different syllable types in duets of red-crowned crane pairs before and after mate change

Тип слога Syllable type	Самка 5 Female 5 <i>N</i> = 4/4		Самец 7 Male 7 <i>N</i> = 12/4		Самка 9 Female 9 <i>N</i> = 12/10		Самка 11 Female 11 <i>N</i> = 4/3	
	<i>Z</i>	<i>p</i>	<i>Z</i>	<i>p</i>	<i>Z</i>	<i>p</i>	<i>Z</i>	<i>p</i>
1_1	1.73	0.083	–1.46	0.146	0.99	0.323	0.00	1.000
1_2	2.31	0.021	–1.46	0.146	3.00	< 0.01	–1.94	0.052
1_3	–2.31	0.021	1.03	0.303	–2.51	0.012	1.94	0.052
1_4	0.00	1.000	1.82	0.069	–0.79	0.429	0.53	0.596
2_x	0.00	1.000	0.00	1.000	0.33	0.742	0.00	1.000

Примечания. Жирным шрифтом выделены достоверные различия (*p* < 0.01) с учетом поправки Бонферрони, *N* – число дуэтов с первым партнером / число дуэтов со вторым партнером.

Notes. Significant differences (*p* < 0.01) with the Bonferroni correction are highlighted in bold, *N* – number of duets with the first mate / number of duets with the second mate.

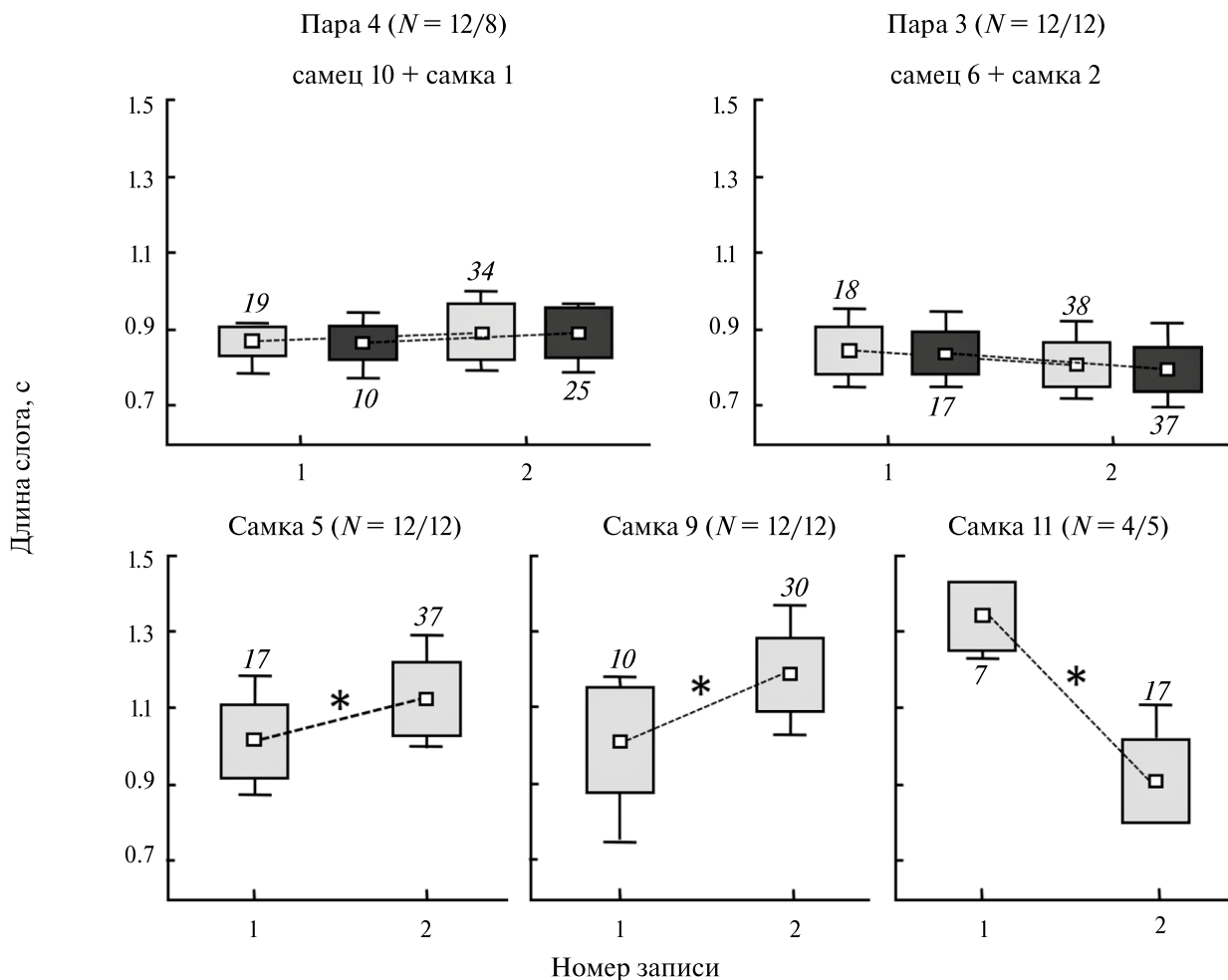


Рис. 7. Изменения длины слога (Dur_Syll_M/F) в течение 10–20 лет в постоянных парах (№ 3 и 4) и у самок (№ 5, 9 и 11) после смены партнера. Серые прямоугольники показывают значения для самок, черные – для самцов, точки отражают средние значения, прямоугольники – стандартное отклонение (SD), усы – Min–Max. Возраст самок указан над графиками, возраст самцов – под графиками. Звездочка – значимые различия (repeated measures ANOVA, $p < 0.007$). N – количество дуэтов в первый год записи (запись 1) / количество дуэтов в последний год записи (запись 2)

Fig. 7. Changes of syllable duration (Dur_Syll_M/F) over 10–12 years in stable pairs (no. 3 and 4) and in females (no. 5, 9 and 11) after mate change. Grey boxes represent female values, black boxes represent male values, points indicate means, boxes – SD, whiskers – Min–Max. Numbers below boxes represent male age, numbers above the boxes – female age, * – significant differences (repeated measures ANOVA, $p < 0.007$). N – number of duets in the earliest record (record 1) / number of duets in the latest record (record 2)

семейства: у серого журавля (*Grus grus*; Policht, Tichackova, 2010), стерха (*Leucogeranus leucogeranus*; Bragina, Veme, 2010), даурского журавля (*Antigone vipio*; Bragina, Veme, 2013) и западного венценосного журавля (*Balearica pavonina*; Budde, 2001), а также у других видов птиц, исполняющих дуэты (Wiley, Wiley, 1977; van den Heuvel et al., 2013; Villain et al., 2017; Clink et al., 2020). Известно также, что индивидуальные характеристики дуэтов некоторых видов журавлей остаются стабильными в течение нескольких месяцев и даже лет (Klenova et al.,

2009, 2020; Policht, Tichackova, 2010). Кроме того, у журавлей обнаружена способность отличать контактные крики незнакомых особей от криков соседей по территории (Fitch, Kelly, 2000). Опираясь на эти исследования, можно предположить, что дуэты журавлей играют важную роль в поддержании долговременных социальных связей на занятой ими территории. Поскольку журавлиные пары, как правило, занимают одни и те же гнездовые участки каждый год (Meine, Archibald, 1996), способность опознавать соседей по территории может быть

Таблица 6. Средние значения ($\pm SD$) акустических параметров дуэтных партий четырех особей японского журавля до и после смены партнера и результаты их сравнения (t , p -значение) при помощи критерия Стьюдента

Table 6. Mean values ($\pm SD$) of acoustic parameters of duet parts of four red-crowned crane individuals before and after mate change and the results of their comparison (t , p -value) using the Student's t-test

	Параметр Parameter	Среднее $\pm SD$ Mean $\pm SD$		t	p
		С партнером 1 With mate 1	С партнером 2 With mate 2		
Самка 5 Female 5 $N = 4/4$	Dur_MP (c/s)	11.20 \pm 5.57	14.46 \pm 3.36	-1.00	0.355
	Dur_F1(c/s)	0.22 \pm 0.03	0.25 \pm 0.03	-1.11	0.308
	Dur_Syll_F (c/s)	1.13 \pm 0.07	1.00 \pm 0.09	2.29	0.062
	Dur_MF (c/s)	0.18 \pm 0.03	0.21 \pm 0.07	-0.68	0.524
	Duet_rate	1.13 \pm 0.18	1.04 \pm 0.08	0.93	0.388
	Fmax_F1 (Гц/Hz)	996 \pm 24	1052.50 \pm 80.16	-1.34	0.227
	Fpeak_F1 (Гц/Hz)	969 \pm 28	975.63 \pm 50.10	-0.22	0.834
Самец 7 Male 7 $N = 12/4$	Dur_MP (c/s)	22.52 \pm 10.21	15.08 \pm 7.78	1.32	0.207
	Dur_M1(c/s)	0.76 \pm 0.02	0.71 \pm 0.06	2.16	0.048
	Dur_Syll_M (c/s)	1.30 \pm 0.04	1.33 \pm 0.09	-0.85	0.410
	Dur_MF (c/s)	0.21 \pm 0.01	0.20 \pm 0.01	1.95	0.072
	Duet_rate	1.47 \pm 0.18	1.44 \pm 0.19	0.33	0.749
	Fmax_M1 (Гц/Hz)	1109.38 \pm 9.18	1074.17 \pm 34.18	3.43	< 0.007
	Fpeak_M1 (Гц/Hz)	1075.00 \pm 30.53	1030.21 \pm 42.95	2.90	0.091
Самка 9 Female 9 $N = 12/10$	Dur_MP (c/s)	20.82 \pm 10.82	7.78 \pm 4.33	3.57	< 0.007
	Dur_F1(c/s)	0.27 \pm 0.06	0.24 \pm 0.04	1.71	0.102
	Dur_Syll_F (c/s)	1.00 \pm 0.06	1.12 \pm 0.17	-2.25	0.036
	Dur_MF (c/s)	0.21 \pm 0.04	0.20 \pm 0.05	0.73	0.474
	Duet_rate	1.11 \pm 0.06	1.16 \pm 0.23	-0.76	0.455
	Fmax_F1 (Гц/Hz)	1151.88 \pm 44.20	1036.58 \pm 34.27	6.73	< 0.007
	Fpeak_F1 (Гц/Hz)	1092.71 \pm 34.34	1005.67 \pm 38.03	5.64	< 0.007
Самка 11 Female 11 $N = 4/4$	Dur_MP (c/s)	13.13 \pm 7.24	15.08 \pm 7.78	-0.37	0.727
	Dur_F1(c/s)	0.22 \pm 0.02	0.28 \pm 0.02	-3.44	0.014
	Dur_Syll_F (c/s)	0.90 \pm 0.06	1.34 \pm 0.09	-8.09	0.000
	Dur_MF (c/s)	0.17 \pm 0.03	0.20 \pm 0.01	-1.80	0.122
	Duet_rate	0.92 \pm 0.13	1.44 \pm 0.19	-4.49	0.004
	Fmax_F1 (Гц/Hz)	1068.13 \pm 8.26	1083.96 \pm 13.13	-2.04	0.087
	Fpeak_F1 (Гц/Hz)	1036.25 \pm 25.94	1062.92 \pm 13.51	-1.82	0.118

Примечания. Жирным шрифтом выделены достоверные различия ($p < 0.007$) с учетом поправки Бонферрони; N – число дуэтов с первым партнером / число дуэтов со вторым партнером.

Notes. Significant differences ($p < 0.007$) with the Bonferroni correction are highlighted in bold; N – number of duets with the first mate / number of duets with the second mate.

более важна для них, чем определение физиологических качеств (таких как возраст) конспецификов.

Возрастные изменения акустических параметров дуэтов японского журавля

Несмотря на преобладающий эффект индивидуальности, мы обнаружили небольшие возрастные изменения в дуэтах японского журавля. Увеличение

с возрастом длительности дуэта (Dur_MP) у самцов и длительности первого крика (Dur_F1) у самок было значимым лишь в одной выборке из трех (выборка 1 для возрастных групп), поэтому мы считаем эти результаты статистически слабыми и не можем подтвердить эту закономерность. Однако возрастное снижение основной частоты криков (Fmax и Fpeak) у самок выявлено во всех трех выборках

и подтверждено всеми проведенными нами анализами. Таким образом, эту тенденцию можно отделить от индивидуальной изменчивости и считать достоверной. Возможно, отсутствие значимых возрастных корреляций в группе самцов связано с недостаточной представленностью особей самого старшего возраста.

Обнаруженная тенденция соответствует одному из сценариев возрастной изменчивости, а именно постепенному изменению частотных параметров на протяжении всей жизни животного, описанному ранее для некоторых воробьиных птиц (обзор: Kirper, Kiefer, 2010). Было показано, что основная частота пения и его отдельных элементов у разных видов может снижаться (Garamszegi et al., 2005; Cooper et al., 2012) или повышаться с возрастом (Cucco, Malacarne, 1999). У млекопитающих также обнаружены постепенные возрастные изменения основной частоты вокализаций, а в некоторых случаях – формантных частот. Например, звуки пятнистой гиены (*Crocuta crocuta*) с возрастом становились ниже у обоих полов (Mathevon et al., 2010). У большой панды (*Ailuropoda melanoleuca*) основная частота немного снижалась с возрастом только у самок (Charlton et al., 2009). Подобное же явление обнаружено у самок двух подвидов благородного оленя (*Cervus elaphus elaphus* и *C. e. hispanicus*; Volodin et al., 2018, 2018a). У самцов благородного оленя зафиксировано возрастное снижение формантных частот звуков (Reby, McComb, 2003). Но существуют и обратные примеры: так, у самцов европейской лани (*Dama dama*) основная частота звуков с возрастом становилась выше (Briefer et al., 2010).

Возрастные изменения основных или формантных частот у млекопитающих могут быть связаны с различными факторами. Одним из возможных объяснений является удлинение вокального тракта с возрастом, которое характерно для самцов копытных (Reby, McComb, 2003). Повышение основной частоты с возрастом у самцов лани связывали также со снижением уровня тестостерона (Briefer et al., 2010). Косвенное подтверждение – при обретенном самцом более доминантного статуса основная частота его криков снижалась. Однако снижение уровня тестостерона обнаружено в группе самцов, среди которых было мало доминантных и много самцов, не участвовавших в размножении (Rolf, Fisher, 1990). Для одного из подвидов вапити (*Cervus canadensis nelsoni*) было показано, что с возрастом голосовые связи становятся длиннее у особей обоих полов, однако у самок связи удлиняются в большей степени. Подобный эффект связывали с влиянием половых гормонов на соотношение коллагена и эластина в голосовых связках – так, у самцов благородного оленя в брачный период это соотношение было выше, и связи

показывали большую устойчивость к растяжению, чем у самок (Riede, Titze, 2008). Однако у пятнистых гиен введение блокаторов половых гормонов во время внутриутробного развития и стерилизация не оказали значимого влияния на частоту вокализаций во взрослом возрасте у обоих полов (Mathevon et al., 2010). У самок большой панды более низкую частоту звуков в старости связывали как с возрастным опусканием гортани, так и с увеличением длины голосовых связок (Charlton et al., 2009). Кроме того, возрастные изменения в вокализациях панды также выражались в увеличении количества нелинейных феноменов, что, вероятно, связано с ослаблением контроля голосовых связок, которое наблюдалось по мере старения животного.

Среди журавлей достоверное снижение основной частоты через десять лет после первой записи было обнаружено у стерхов обоих полов в возрасте 18 лет и старше, но не обнаружено у более молодых птиц (Klenova et al., 2020). У японских журавлей возрастное снижение основной частоты криков мы четко зафиксировали у самок. При этом единственный в этой выборке самец, записанный в возрасте старше 30 лет, также следовал этой тенденции.

Объяснение снижения основной частоты криков с возрастом, предложенное для оленей, нельзя применить к журавлям, поскольку у них не происходит дополнительное опускание гортани с возрастом, характерное именно для самцов копытных. Журавли, как и другие птицы, обладают нижней гортанью, расположенной в месте разделения трахеи на два бронха; при этом длина трахеи не изменяется после наступления половой зрелости (Niemeier, 1980; Fitch, 1999). А вот влияние изменения гормонального фона с возрастом (такое предположение было сделано для лани (Briefer et al., 2010)) у журавлей может иметь место, поскольку ранее уже была отмечена связь ломки голоса с повышением уровня тестостерона как минимум у одного вида данного семейства, у стерха (Klenova et al., 2020a). Следует также учесть, что у воробьиных птиц уровень тестостерона тесно связан с регуляцией пения. Он влияет как на выучивание песен, так и на размер репертуара, и в том числе на размер вокальных ядер в мозге птиц (обзор: Горецкая, Бёме, 2020). Однако песни воробьиных птиц во многих аспектах отличаются от журавлиных дуэтов, и механизмы регуляции этих вокализаций также могут быть разными.

Можно предположить, что на голосовой аппарат журавлей влияет снижение уровня половых гормонов, которое часто сопровождает процесс старения у млекопитающих (к примеру, у самцов лани: Rolf, Fisher, 1990, у человека: Gray et al., 1991; Chahal, Drake, 2007) и птиц (например, Weil et al., 1999; Nisbet et al., 1999). Сходным образом,

как и у самок млекопитающих (Charlton et al., 2009; Mathevon et al., 2010; Volodin et al., 2018, 2018a), у самок японского журавля, возможно, происходит постепенное снижение основной частоты криков с возрастом. Однако чтобы подтвердить или опровергнуть эту гипотезу, необходимы дополнительные исследования изменения гормонального фона журавлей на протяжении их жизни.

Вокальная пластичность и влияние смены партнера

Смена партнера не оказала существенного влияния на предпочтения японских журавлей по типу используемых в дуэте слогов. Изменения акустических параметров дуэтных партий после смены партнера так же оказались крайне слабыми у трех из четырех исследованных особей.

Вокальной пластичности у птиц и млекопитающих, не обладающих способностью к вокальному обучению, ранее было посвящено лишь небольшое количество публикаций. В этих публикациях есть примеры как наличия (Snowdon, Elowson, 1999; Hile et al., 2000), так и отсутствия (Walcott et al., 2006; Klenova et al., 2012) изменения акустических параметров после смены партнера. Среди журавлей такое исследование было проведено только для стерхов. У трех особей, сменивших партнера, различия в параметрах дуэта были небольшими и не совпадали у разных особей (Klenova et al., 2020). Считается, что журавли не обладают способностью к вокальному обучению, поскольку формирование их вокального репертуара в онтогенезе не зависит от способа воспитания птенца – родителями классическим способом или человеком

ручным методом (Swengel, Carpenter, 1996). Кроме того, параметры и структура дуэтов выращенных в неволе журавлей не отличаются от тех же характеристик у диких птиц (Клёнова и др., 2008).

Наблюдения за журавлями в природе показывают, что после распада пары один из партнеров часто остается на своем гнездовом участке (Ильяшенко и др., 2023; Henne, Vlahy-Henne, 2013). В этом случае оставшемуся журавлю может быть важно сохранить индивидуальные характеристики своих вокализаций, чтобы обеспечить узнавание со стороны соседей и подтвердить свои права на территорию. Данное явление крайне интересно и нуждается в дальнейшем изучении на большем числе особей.

Наша работа может иметь определенное значение для разработки методики акустического мониторинга редких видов журавлей в природе. В частности, мы показали, что дуэтные партии журавлей сохраняются достаточно стабильными на протяжении всей жизни птиц, даже в тех случаях, когда происходит смена партнера. Таким образом, индивидуальный мониторинг (то есть отслеживание отдельных особей по их дуэтным партиям на протяжении многих лет) вполне применим для данной группы, как это и предполагалось ранее (Klenova et al., 2009, 2020; Bragina, Veme, 2010, 2013). В то же время для разработки метода оценки возраста журавлей по их дуэтным партиям данных пока недостаточно. Увеличение выборки, а также привлечение данных по другим видам позволят определить возможности применения такого метода в будущем.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Гашков С.И., Бастрикова А.Е., Москвитина Н.С., 2022. Структура песенных репертуаров томской популяции мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*) и их возрастная изменчивость // Вестник Томского государственного университета. Биология. № 57. С. 46–66.
2. Горецкая М.Я., Бёме И.Р., 2020. Тестостерон в регуляции различных аспектов поведения и физиологии птиц // Зоологический журнал. Т. 99. № 12. С. 1415–1423.
3. Ильяшенко Е.И., Маркин Ю.М., Кондракова К.Д., Ильяшенко В.Ю., 2023. О непостоянстве пар у журавлей // Орнитология. № 47. С. 69–77.
4. Клёнова А.В., Весслинг Б., Володина Е.В., Володин И.А., 2008. Межпопуляционные различия в структуре дуэтов японского журавля // В сб. Журавли Евразии (биология, распространение, миграции). Вып. 3. М. Московский зоопарк. С. 82–95.
5. Bragina E.V., Veme I.R., 2010. Siberian crane duet as an individual signature of a pair: comparison of visual and statistical classification techniques // Acta Ethologica. Vol. 13. P. 39–48.
6. Bragina E.V., Veme I.R., 2013. Sexual and individual features in the long-range and short-range calls of the white-naped crane // The Condor. Vol. 115. № 3. P. 501–507.
7. Briefer E., Vannoni E., McElligott A.G., 2010. Quality prevails over identity in the sexually selected vocalisations of an ageing mammal // BMC biology. Vol. 8. P. 1–15.
8. Budde C., 2001. Individual features in the calls of the Grey Crowned Crane, *Balearica regulorum gibbericeps* // Ostrich-Journal of African Ornithology. Vol. 72. № 3–4. P. 134–139.
9. Budka M., Wójcik L., Osiejuk T.S., 2015. Is it possible to acoustically identify individuals within a population? // Journal of Ornithology. Vol. 156. P. 481–488.

10. Campbell P., Pasch B., Pino J.L., Crino O.L., Phillips M., Phelps S.M., 2010. Geographic variation in the songs of neotropical singing mice: testing the relative importance of drift and local adaptation // *Evolution*. Vol. 64. № 7. P. 1955–1972.
11. Chahal H., Drake W., 2007. The endocrine system and ageing // *The Journal of Pathology*. Vol. 211. P. 173–180.
12. Charlton B.D., Zhihe Z., Snyder R.J., 2009. The information content of giant panda, *Ailuropoda melanoleuca*, bleats: acoustic cues to sex, age and size // *Animal Behaviour*. Vol. 78. № 4. P. 893–898.
13. Clink D.J., Tasirin J.S., Klinck H., 2020. Vocal individuality and rhythm in male and female duet contributions of a nonhuman primate // *Current Zoology*. Vol. 66. № 2. P. 173–186.
14. Cooper B.G., Méndez J.M., Saar S., Whetstone A.G., Goller F., 2012. Age-related changes in the Bengalese finch song motor program // *Neurobiology of Aging*. Vol. 33. № 3. P. 564–568.
15. Cucco M., Malacarne G., 1999. Is the song of black redstart males an honest signal of status? // *The Condor*. Vol. 101. № 3. P. 689–694.
16. Falls J.B., 1982. Individual recognition by sounds in birds // In: Kroodsma D.H., Miller E.H. (eds). *Acoustic communication in birds*. New York: Academic Press. Vol. 2. P. 237–278.
17. Fitch W.T., 1999. Acoustic exaggeration of size in birds via tracheal elongation: comparative and theoretical analyses // *Journal of Zoology*. Vol. 248. № 1. P. 31–48.
18. Fitch W.T., Kelley J.P., 2000. Perception of vocal tract resonances by whooping cranes *Grus americana* // *Ethology*. Vol. 106. № 6. P. 559–574.
19. Garamszegi L.Z., Heylen D., Möller A.P., Eens M., de Lope F., 2005. Age-dependent health status and song characteristics in the barn swallow // *Behavioral Ecology*. Vol. 16. № 3. P. 580–591.
20. Gray A., Feldman H., Mckinlay J., Longcope C., 1991. Age, disease, and changing sex hormone levels in middle-aged men: results of the Massachusetts Male Aging Study // *The Journal of Clinical Endocrinology & Metabolism*. Vol. 73. № 5. P. 1016–1025.
21. Hayes M.A., 2007. Observation of an extra-pair copulation by Sandhill Cranes // *The Wilson Journal of Ornithology*. Vol. 119. № 1. P. 113–116.
22. Henne E., Blahy-Henne B., 2013. The lifelong partnership of cranes – truth or myth // *Proceedings of the 7th European crane Conference*. Kranichschutz Deutschland, GroßMohrdorf. P. 114–116.
23. Hile A.G., Plummer T.K., Striedter G.F., 2000. Male vocal imitation produces call convergence during pair bonding in budgerigars, *Melopsittacus undulatus* // *Animal Behaviour*. Vol. 59. № 6. P. 1209–1218.
24. Immelmann K., 1969. Song development in the zebra finch and other estrildid finches // In: Hinde R.A. (Ed.). *Bird Vocalisation*. Cambridge: Cambridge University Press. P. 61–74.
25. Kipper S., Kiefer S., 2010. Age-related changes in birds' singing styles: on fresh tunes and fading voices? // *Advances in the Study of Behavior*. Academic Press. Vol. 41. P. 77–118.
26. Klenova A.V., Volodin I.A., Volodina E.V., 2008. Duet structure provides information about pair identity in the red-crowned crane (*Grus japonensis*) // *Journal of Ethology*. Vol. 26. P. 317–325.
27. Klenova A.V., Volodin I.A., Volodina E.V., 2009. Examination of pair-duet stability to promote long-term monitoring of the endangered red-crowned crane (*Grus japonensis*) // *Journal of Ethology*. Vol. 27. P. 401–406.
28. Klenova A.V., Zubakin V.A., Zubakina E.V., 2012. Inter- and intra-season stability of vocal individual signatures in a social seabird, the crested auklet // *Acta Ethologica*. Vol. 15. P. 141–152.
29. Klenova A.V., Goncharova M.V., Kashentseva T.A., 2020. Long-term stability in the vocal duets of the endangered Siberian Crane *Leucogeranus leucogeranus* // *Polar Biology*. Vol. 43. № 7. P. 813–823.
30. Klenova A.V., Goncharova M.V., Kashentseva T.A., Naidenko S.V., 2020a. Voice breaking and its relation to body mass and testosterone level in the Siberian Crane (*Leucogeranus leucogeranus*) // *Journal of Ornithology*. Vol. 161. P. 859–871.
31. Klenova A.V., Chelysheva E.V., Vasilieva N.A., Volodin I.A., Volodina E.V., 2024. Acoustic features of long-distance calls of wild cheetahs (*Acinonyx jubatus*) are linked to the caller age from newborns to adults // *Ethology*. Vol. 130. № 1. P. e13406
32. Laiolo P., Vögeli M., Serrano D., Tella J.L., 2008. Song diversity predicts the viability of fragmented bird populations // *PLoS One*. Vol. 3. № 3. P. e1822.
33. Leonard M.L., Horn A.G., 2001. Begging in the absence of parents by nestling tree swallows // *Behavioral Ecology*. Vol. 12. № 4. P. 501–505.
34. Mathevon N., Koralek A., Weldele M., Glickman S.E., Theunissen F.E., 2010. What the hyena's laugh tells: Sex, age, dominance and individual signature in the giggling call of *Crocuta crocuta* // *BMC ecology*. Vol. 10. № 1. P. 1–16.
35. Meine C., Archibald G. (ed.), 1996. *The cranes: status survey and conservation action plan*. IUCN.
36. Nelson D.A., Poesel A., 2009. Does learning produce song conformity or novelty in white-crowned sparrows, *Zonotrichia leucophrys*? // *Animal Behaviour*. Vol. 78. № 2. P. 433–440.
37. Niemeier M., 1980. Structural and functional aspects of vocal ontogeny in *Grus canadensis* (Gruidae: Aves). The University of Nebraska–Lincoln.
38. Nisbet I., Finch C., Thompson N., Russek-Cohen E., Proudman J., Ottinger M., 1999. Endocrine patterns during aging in the common tern (*Sterna hirundo*) // *General and Comparative Endocrinology*. Vol. 114. P. 279–286.

39. Policht R., Ticháčková M., 2010. Acoustic monitoring of breeding common cranes (*Grus grus*) in the Czech Republic // *Aquila*. Vol. 116. № 117. P. 181–186.
40. Reby D., McComb K., 2003. Anatomical constraints generate honesty: acoustic cues to age and weight in the roars of red deer stags // *Animal Behaviour*. Vol. 65. № 3. P. 519–530.
41. Riede T., Titze I.R., 2008. Vocal fold elasticity of the Rocky Mountain elk (*Cervus elaphus nelsoni*) – producing high fundamental frequency vocalization with a very long vocal fold // *Journal of Experimental Biology*. Vol. 211. № 13. P. 2144–2154.
42. Rolf H.J., Fischer K., 1990. Serum testosterone (T) and 5- α -dihydrotestosterone (DHT) in male fallow deer (*Dama dama* L.): seasonality and age dependence // *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*. Vol. 95. № 3. P. 445–452.
43. Snowdon C.T., Elowson A.M., 1999. Pygmy marmosets modify call structure when paired // *Ethology*. Vol. 105. № 10. P. 893–908.
44. Swengel S.R., Carpenter J.W., 1996. *Cranes: Their Biology, Husbandry, and Conservation*. Washington, DC and Baraboo, Wisconsin. National Biological Service and International Crane Foundation.
45. van den Heuvel I.M., Cherry M.I., Klump G.M., 2013. Individual identity, song repertoire and duet function in the Crimson-breasted Shrike (*Laniarius atrococcineus*) // *Bioacoustics*. Vol. 22. № 1. P. 1–15.
46. Veney S.L., Wade J., 2005. Post-hatching syrinx development in the zebra finch: an analysis of androgen receptor, aromatase, estrogen receptor α and estrogen receptor β mRNAs // *Journal of Comparative Physiology A*. Vol. 191. P. 97–104.
47. Villain A.S., Mahamoud-Issa M., Doligez B., Vignal C., 2017. Vocal behaviour of mates at the nest in the White-throated Dipper *Cinclus cinclus*: contexts and structure of vocal interactions, pair-specific acoustic signature // *Journal of Ornithology*. Vol. 158. P. 897–910.
48. Volodin I.A., Volodina E.V., Klenova A.V., Matrosova V.A., 2015. Gender identification using acoustic analysis in birds without external sexual dimorphism // *Avian Research*. Vol. 6. P. 1–17.
49. Volodin I.A., Sibiryakova O.V., Vasilieva N.A., Volodina E.V., Matrosova V.A., Garcia A.J., Pérez-Barbería F.J., Gallego L., Landete-Castillejos T., 2018. Between-year vocal aging in female red deer (*Cervus elaphus*) // *BMC Research Notes*. Vol. 11. № 1. P. 1–6.
50. Volodin I.A., Sibiryakova O.V., Vasilieva N.A., Volodina E.V., Matrosova V.A., Garcia A.J., Pérez-Barbería F.J., Gallego L., Landete-Castillejos T., 2018a. Old and young female voices: effects of body weight, condition and social discomfort on the vocal aging in red deer hinds (*Cervus elaphus*) // *Behaviour*. Vol. 155. P. 915–939.
51. Walcott C., Mager J.N., Piper W., 2006. Changing territories, changing tunes: male loons, *Gavia immer*, change their vocalizations when they change territories // *Animal Behaviour*. Vol. 71. № 3. P. 673–683.
52. Weekley F.L., 1985. Individual and regional variation in calls of the greater sandhill crane. Doctoral dissertation. University of Wisconsin-Stevens Point, College of Natural Resources.
53. Weil S., Rozenboim I., Degen A., Dawson A., Friedländer M., Rosenstrauch A., 1999. Fertility decline in aging roosters is related to increased testicular and plasma levels of estradiol // *General and Comparative Endocrinology*. Vol. 115. P. 23–28
54. Wiley R.H., Wiley M.S., 1977. Recognition of Neighbors' Duets by Stripe-Backed Wrens *Campylorhynchus nuchalis* // *Behaviour*. Vol. 62. № 1/2. P. 10–34.

REFERENCES

1. Gashkov S.I., Batrikova A.E., Moskvitina N.S., 2022. The structure of song repertoires of the Tomsk population of the spotted flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) and their age variability. *Bulletin of Tomsk State University. Biology*. No. 57. P. 46–66. (In Russ.)
2. Goretskaya M. Ya., Boehme I.R., 2020. Testosterone in the regulation of various aspects of behavior and physiology of birds. *Zoological Journal*, V. 99, No. 12, P. 1415–1423. (In Russ.)
3. Ilyashenko E.I., Markin Yu.M., Kondrakova K.D., Ilyashenko V. Yu., 2023. On the inconstancy of pairs in cranes. *Ornithology*. No. 47. P. 69–77. (In Russ.)
4. Klenova A.V., Wessling B., Volodina E.V., Volodin I.A., 2008. Interpopulation differences in the duet structure of the Red-crowned crane. *Cranes of Eurasia (biology, distribution, migration)*. Issue 3. Moscow, Moscow Zoo, P. 82–95.
5. Bragina E.V., Beme I.R., 2010. Siberian crane duet as an individual signature of a pair: comparison of visual and statistical classification techniques. *Acta Ethologica*. V. 13. P. 39–48.
6. Bragina E.V., Beme I.R., 2013. Sexual and individual features in the long-range and short-range calls of the white-naped crane. *The Condor*. V. 115. № 3. P. 501–507.
7. Briefer E., Vannoni E., McElligott A.G., 2010. Quality prevails over identity in the sexually selected vocalisations of an ageing mammal. *BMC biology*. V. 8. P. 1–15.
8. Budde C., 2001. Individual features in the calls of the Grey Crowned Crane, *Balearica regulorum gibbericeps*. *Ostrich-Journal of African Ornithology*. V. 72. № 3–4. P. 134–139.

9. Budka M., Wojas L., Osiejuk T.S., 2015. Is it possible to acoustically identify individuals within a population? *Journal of Ornithology*. V. 156. P. 481–488.
10. Campbell P., Pasch B., Pino J.L., Crino O.L., Phillips M., Phelps S.M., 2010. Geographic variation in the songs of neotropical singing mice: testing the relative importance of drift and local adaptation. *Evolution*. V. 64. № 7. P. 1955–1972.
11. Chahal H., Drake W., 2007. The endocrine system and ageing. *The Journal of Pathology*. V. 211. P. 173–180.
12. Charlton B.D., Zhihe Z., Snyder R.J., 2009. The information content of giant panda, *Ailuropoda melanoleuca*, bleats: acoustic cues to sex, age and size. *Animal Behaviour*. V. 78. № 4. P. 893–898.
13. Clink D.J., Tasirin J.S., Klinck H., 2020. Vocal individuality and rhythm in male and female duet contributions of a nonhuman primate. *Current Zoology*. V. 66. № 2. P. 173–186.
14. Cooper B.G., Méndez J.M., Saar S., Whetstone A.G., Goller F., 2012. Age-related changes in the Bengalese finch song motor program. *Neurobiology of Aging*. V. 33. № 3. P. 564–568.
15. Cucco M., Malacarne G., 1999. Is the song of black redstart males an honest signal of status? *The Condor*. V. 101. № 3. P. 689–694.
16. Falls J.B., 1982. Individual recognition by sounds in birds. In: Kroodsma D.H., Miller E.H. (eds). *Acoustic communication in birds*. New York: Academic Press. V. 2. P. 237–278.
17. Fitch W.T., 1999. Acoustic exaggeration of size in birds via tracheal elongation: comparative and theoretical analyses. *Journal of Zoology*. V. 248. № 1. P. 31–48.
18. Fitch W.T., Kelley J.P., 2000. Perception of vocal tract resonances by whooping cranes *Grus americana*. *Ethology*. V. 106. № 6. P. 559–574.
19. Garamszegi L.Z., Heylen D., Møller A.P., Eens M., de Lope F., 2005. Age-dependent health status and song characteristics in the barn swallow. *Behavioral Ecology*. V. 16. № 3. P. 580–591.
20. Gray A., Feldman H., Mckinlay J., Longcope C., 1991. Age, disease, and changing sex hormone levels in middle-aged men: results of the Massachusetts Male Aging Study. *The Journal of Clinical Endocrinology & Metabolism*. V. 73. № 5. P. 1016–1025.
21. Hayes M.A., 2007. Observation of an extra-pair copulation by Sandhill Cranes. *The Wilson Journal of Ornithology*. V. 119. № 1. P. 113–116.
22. Henne E., Blahy-Henne B., 2013. The lifelong partnership of cranes – truth or myth? *Proceedings of the 7th European crane Conference*. Kranichschutz Deutschland, GroßMohrdorf. P. 114–116.
23. Hile A.G., Plummer T.K., Striedter G.F., 2000. Male vocal imitation produces call convergence during pair bonding in budgerigars, *Melopsittacus undulatus*. *Animal Behaviour*. V. 59. № 6. P. 1209–1218.
24. Immelmann K., 1969. Song development in the zebra finch and other estrildid finches. In: Hinde R.A. (Ed.). *Bird Vocalisation*. Cambridge: Cambridge University Press. P. 61–74.
25. Kipper S., Kiefer S., 2010. Age-related changes in birds' singing styles: on fresh tunes and fading voices? *Advances in the Study of Behavior*. Academic Press. V. 41. P. 77–118.
26. Klenova A.V., Volodin I.A., Volodina E.V., 2008. Duet structure provides information about pair identity in the red-crowned crane (*Grus japonensis*). *Journal of Ethology*. V. 26. P. 317–325.
27. Klenova A.V., Volodin I.A., Volodina E.V., 2009. Examination of pair-duet stability to promote long-term monitoring of the endangered red-crowned crane (*Grus japonensis*). *Journal of Ethology*. V. 27. P. 401–406.
28. Klenova A.V., Zubakin V.A., Zubakina E.V., 2012. Inter- and intra-season stability of vocal individual signatures in a social seabird, the crested auklet. *Acta ethologica*. V. 15. P. 141–152.
29. Klenova A.V., Goncharova M.V., Kashentseva T.A., 2020. Long-term stability in the vocal duets of the endangered Siberian Crane *Leucogeranus leucogeranus*. *Polar Biology*. V. 43. № 7. P. 813–823.
30. Klenova A.V., Goncharova M.V., Kashentseva T.A., Naidenko S.V., 2020a. Voice breaking and its relation to body mass and testosterone level in the Siberian Crane (*Leucogeranus leucogeranus*). *Journal of Ornithology*. V. 161. P. 859–871.
31. Klenova A.V., Chelysheva E.V., Vasilieva N.A., Volodin I.A., Volodina E.V., 2024. Acoustic features of long-distance calls of wild cheetahs (*Acinonyx jubatus*) are linked to the caller age from newborns to adults. *Ethology*. V. 130. № 1. P. e13406
32. Laiolo P., Vögeli M., Serrano D., Tella J.L., 2008. Song diversity predicts the viability of fragmented bird populations. *PLoS One*. V. 3. № 3. P. e1822.
33. Leonard M.L., Horn A.G., 2001. Begging in the absence of parents by nestling tree swallows. *Behavioral Ecology*. V. 12. № 4. P. 501–505.
34. Mathevon N., Koralek A., Weldele M., Glickman S.E., Theunissen F.E., 2010. What the hyena's laugh tells: Sex, age, dominance and individual signature in the giggling call of *Crocuta crocuta*. *BMC ecology*. V. 10. № 1. P. 1–16.
35. Meine C., Archibald G. (ed.), 1996. The cranes: status survey and conservation action plan. IUCN.
36. Nelson D.A., Poessel A., 2009. Does learning produce song conformity or novelty in white-crowned sparrows, *Zonotrichia leucophrys*? *Animal Behaviour*. V. 78. № 2. P. 433–440.
37. Niemeier M., 1980. Structural and functional aspects of vocal ontogeny in *Grus canadensis* (Gruidae: Aves). The University of Nebraska–Lincoln.

38. Nisbet I., Finch C., Thompson N., Russek-Cohen E., Proudman J., Ottinger M., 1999. Endocrine patterns during aging in the common tern (*Sterna hirundo*). *General and Comparative Endocrinology*. V. 114. P. 279–286.
39. Policht R., Ticháčková M., 2010. Acoustic monitoring of breeding common cranes (*Grus grus*) in the Czech Republic. *Aquila*. V. 116. № 117. P. 181–186.
40. Reby D., McComb K., 2003. Anatomical constraints generate honesty: acoustic cues to age and weight in the roars of red deer stags. *Animal Behaviour*. V. 65. № 3. P. 519–530.
41. Riede T., Titze I.R., 2008. Vocal fold elasticity of the Rocky Mountain elk (*Cervus elaphus nelsoni*) – producing high fundamental frequency vocalization with a very long vocal fold. *Journal of Experimental Biology*. V. 211. № 13. P. 2144–2154.
42. Rolf H.J., Fischer K., 1990. Serum testosterone (T) and 5- α -dihydrotestosterone (DHT) in male fallow deer (*Dama dama* L.): seasonality and age dependence. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*. V. 95. № 3. P. 445–452.
43. Snowdon C.T., Elowson A.M., 1999. Pygmy marmosets modify call structure when paired. *Ethology*. V. 105. № 10. P. 893–908.
44. Swengel S.R., Carpenter J.W., 1996. *Cranes: Their Biology, Husbandry, and Conservation*. Washington, DC and Baraboo, Wisconsin. National Biological Service and International Crane Foundation.
45. van den Heuvel I.M., Cherry M.I., Klump G.M., 2013. Individual identity, song repertoire and duet function in the Crimson-breasted Shrike (*Laniarius atrococcineus*). *Bioacoustics*. V. 22. № 1. P. 1–15.
46. Venev S.L., Wade J., 2005. Post-hatching syrinx development in the zebra finch: an analysis of androgen receptor, aromatase, estrogen receptor α and estrogen receptor β mRNAs. *Journal of Comparative Physiology A*. V. 191. P. 97–104.
47. Villain A.S., Mahamoud-Issa M., Doligez B., Vignal C., 2017. Vocal behaviour of mates at the nest in the White-throated Dipper *Cinclus cinclus*: contexts and structure of vocal interactions, pair-specific acoustic signature. *Journal of Ornithology*. V. 158. P. 897–910.
48. Volodin I.A., Volodina E.V., Klenova A.V., Matrosova V.A., 2015. Gender identification using acoustic analysis in birds without external sexual dimorphism. *Avian Research*. V. 6. P. 1–17.
49. Volodin I.A., Sibiryakova O.V., Vasilieva N.A., Volodina E.V., Matrosova V.A., Garcia A.J., Pérez-Barbería F.J., Gallego L., Landete-Castillejos T., 2018. Between-year vocal aging in female red deer (*Cervus elaphus*). *BMC Research Notes*. V. 11. № 1. P. 1–6.
50. Volodin I.A., Sibiryakova O.V., Vasilieva N.A., Volodina E.V., Matrosova V.A., Garcia A.J., Pérez-Barbería F.J., Gallego L., Landete-Castillejos T., 2018a. Old and young female voices: effects of body weight, condition and social discomfort on the vocal aging in red deer hinds (*Cervus elaphus*). *Behaviour*. V. 155. P. 915–939.
51. Walcott C., Mager J.N., Piper W., 2006. Changing territories, changing tunes: male loons, *Gavia immer*, change their vocalizations when they change territories. *Animal Behaviour*. V. 71. № 3. P. 673–683.
52. Weekley F.L., 1985. Individual and regional variation in calls of the greater sandhill crane. Doctoral dissertation. University of Wisconsin-Stevens Point, College of Natural Resources.
53. Weil S., Rozenboim I., Degen A., Dawson A., Friedländer M., Rosenstrauch A., 1999. Fertility decline in aging roosters is related to increased testicular and plasma levels of estradiol. *General and Comparative Endocrinology*. V. 115. P. 23–28.
54. Wiley R.H., Wiley M.S., 1977. Recognition of Neighbors' Duets by Stripe-Backed Wrens *Campylorhynchus nuchalis*. *Behaviour*. V. 62. № 1/2. P. 10–34.

Сведения об авторах

Елизавета Михайловна Славина – бакалавр, Биологический факультет Московского Государственного Университета имени М.В. Ломоносова, Москва, Российская Федерация; E-mail: slavina.liza@mail.ru;

About the authors

Elizaveta Mikhailovna Slavina – Bachelor, Faculty of Biology, Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russian Federation; E-mail: slavina.liza@mail.ru;

Анна Викторовна Клёнова – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник Биологического факультета Московского Государственного Университета имени М.В. Ломоносова, Москва, Российская Федерация; E-mail: anna.v.klenova@gmail.com; <https://orcid.org/0000-0001-8176-9847>

Anna Viktorovna Klenova – PhD in Biology, Senior Researcher, Faculty of Biology, Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russian Federation; E-mail: anna.v.klenova@gmail.com; <https://orcid.org/0000-0001-8176-9847>

Татьяна Анатольевна Кашенцева – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник Окского государственного природного биосферного заповедника, Питомника редких видов журавлей, Брыкин Бор, Лакашский район, Рязанская область, Российская Федерация;
E-mail: tk.ocbc@mail.ru

Tatyana Anatolyevna Kashentseva – PhD in Biology, Senior Researcher, Oka State Nature Biosphere Reserve, Oka Crane Breeding Centre, Brykin Bor, Lakash District, Ryazan Region, Russian Federation;
E-mail: tk.ocbc@mail.ru;

Ольга Викторовна Сибирякова – кандидат биологических наук, научный сотрудник Биологического факультета Московского Государственного Университета имени М.В. Ломоносова, Факультета биологии и биотехнологии НИУ ВШЭ, Москва, Российская Федерация;
E-mail: osibiryakova@bk.ru;
<https://orcid.org/0000-0001-9917-0664>

Olga Viktorovna Sibiryakova – PhD in Biology, Researcher, Faculty of Biology, Lomonosov Moscow State University, Faculty of Biology and Biotechnology, HSE University, Moscow, Russian Federation;
E-mail: osibiryakova@bk.ru;
<https://orcid.org/0000-0001-9917-0664>

Поступила в редакцию 18.11.2025
После доработки 16.12.2025
Принята к публикации 17.12.2025

Received November 18, 2025
Revised December 16, 2025
Accepted December 17, 2025

Физиологический стресс в эволюции: движитель или тормоз?

К.А. Роговин*, Н.Ю. Васильева

Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова Российской академии наук, Москва, Российская Федерация

*e-mail: krogovin@yandex.ru

Аннотация. В физиологии и поведенческих дисциплинах стресс изначально понимался как нейроэндокринный механизм адаптации организма в ответ на повреждающие воздействия стресс-факторов (стрессоров). В то же время в эволюционной биологии между стрессом и стрессовой средой (стрессором) ставится знак равенства; стресс рассматривается как причина эволюционных инноваций, в основе которых лежат мутации либо эпигенетические модификации, влияющие на траекторию индивидуального развития организма. Эпигенетические вариации обратимы, но могут наследоваться трансгенерационно. Сохраненные в ряду поколений и поддержанные отбором эти вариации могут постепенно закрепляться генетически. Современные исследования подтверждают важную и, возможно, основную роль наследуемой эпигенетической изменчивости в быстрой эволюции адаптивных траекторий видов. Эволюционная роль физиологического стресса между тем двояка. В случае воздействия достаточно сильных хронических стрессоров возникающие эффекты могут стать первопричиной адаптивных инноваций. Вместе с тем анализ роли физиологического стресса в регуляции популяционных циклов, главным образом у мелких млекопитающих, свидетельствует в пользу его консервативной роли в эволюции. Об этом говорят экспериментальные и описательные исследования экофизиологов и популяционных экологов второй половины XX в. и начала века текущего, поддерживаемые исследованиями с привлечением молекулярно-генетических методов. Результаты этих новых исследований актуализируют отчасти забытую концепцию саморегуляции популяций. Как эволюционный фактор, физиологический стресс на популяционном уровне выступает не столько причиной появления новых признаков и свойств, т.е. адаптивной эволюции, традиционно ассоциируемой с движением, но механизмом, направленным на сохранение адаптивной нормы (стабильного генома). Оставаясь источником эволюционных инноваций в масштабе времени микроэволюционных событий, физиологический стресс главным образом стоит на страже генома и обеспечивает эволюционный стазис за счет стабилизирующего отбора и поддержания разнокачественности особей в популяции. Эволюционная роль физиологического стресса в значительной степени состоит именно в этом.

Ключевые слова: физиологический стресс, эпигенетика, саморегуляция популяций, адаптивная эволюция, эволюционный стазис

Финансирование. Работа выполнена в рамках государственной программы исследований Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова “Наземные экосистемы – структура и функционирование”, ФФЕР-2024–0018.

Конфликт интересов. Авторы декларируют отсутствие явных и потенциальных конфликтов интересов, связанных с публикацией данной статьи.

Вклад авторов. Авторы в равной мере участвовали в обсуждении, написании и подготовке статьи к публикации.

Благодарности. Авторы глубоко признательны анонимному рецензенту за содержательную критику и предложения по улучшению статьи.

Ссылка для цитирования: Роговин К.А., Васильева Н.Ю. Физиологический стресс в эволюции: движитель или тормоз? // Зоологический журнал / Russian journal of zoology. 2026. Том. 105, № 1. С. 81–101 <https://doi.org/10.7868/S3034545626010087>

Physiological Stress in Evolution: A Driver or a Brake?

K. A. Rogovin*, N. Y. Vasilieva

*Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences,
Moscow, Russian Federation*

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

Abstract. In physiology and behavioral disciplines stress is traditionally understood as a neuroendocrine mechanism of body adaptation to the damaging effects of stress factors (stressors). However, in evolutionary biology, stress and a stressful environment (stressor) are equated; stress being considered as the cause of evolutionary innovations based on mutations or epigenetic modifications that affect the individual developmental trajectory. Epigenetic variations are reversible, but can be inherited across generations and genetically fixed by natural selection. Modern research convincingly confirms the significant and possibly even the primary roles of inherited epigenetic variations in the evolution of adaptive traits. Meanwhile, the role of physiological stress in evolution is twofold. The effects of chronic stressors may be the root cause of adaptive innovations. At the same time, physiological stress on the microevolutionary time scale seems to be a primarily conservative phenomenon. This conclusion follows from the analysis of the role of physiological stress in the regulation of population cycles of small mammals in experimental and descriptive studies performed by population ecologists in the second half of the 20th century and at the beginning of the current century, being supported by modern research involving molecular genetic methods. These modern studies re-actualize the formerly popular concept of population self-regulation. As an evolutionary factor, physiological stress at the population level acts not so much as the cause of the appearance of novel traits and properties, i.e. adaptive evolution traditionally associated with motion, but as a mechanism aimed at preserving the adaptive norm (stable genome). While remaining a source of evolutionary innovations, over the time scale of microevolutionary events, physiological stress mainly guards the genome and ensures evolutionary stasis by stabilizing selection and maintaining the diversity of individual niches in the population. This is largely the evolutionary role of physiological stress.

Keywords: physiological stress, epigenetics, population self-regulation, adaptive evolution, evolutionary stasis

Funding. The study was carried out within the framework of the state research program of the Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences “Terrestrial Ecosystems – structure and functioning”, FFEP 2024–0018.

Conflict of interests. The authors declare the absence of obvious and potential conflicts of interest related to the publication of this article.

Authors contribution. The authors equally participated in the discussion, writing and preparation of the article for publication.

Acknowledgements. The authors are deeply grateful to the anonymous reviewer for his meaningful criticism and suggestions for improving the article.

For Citation: Rogovin K.A., Vasilieva N.Y. Physiological Stress in Evolution: A Driver or a Brake? *Zoologicheskii zhurnal / Russian journal of zoology*. 2026. Vol. 105, no. 1. pp. 81–101 (In Russ.) <https://doi.org/10.7868/S3034545626010087>

ВВЕДЕНИЕ

В основе современной концепции физиологического стресса лежат идеи Клода Бернара о постоянстве внутренней среды организма (Bernard, 1878), теория гомеостаза Вальтера Кэннона (Cannon, 1929, 1939), его идеи о сопротивлении организма повреждению борьбой или бегством (fight-or-flight response) при участии преимущественно симпатoadренальной системы (Cannon, 1915) и собственно концепция стресса или общего адаптационного синдрома Ганса Селье — неспецифического ответа организма на повреждение его функциональной целостности различными стрессорами с преимущественным участием гипоталамо-гипофизарно надпочечниковой системы (Selye, 1936, 1950, 1956, 1974, 1981), называемой также центральной осью стресса.

Если в физиологии и поведенческих дисциплинах стресс изначально понимался как нейроэндокринный механизм адаптации организма в ответ на повреждающие воздействия стресс-факторов (стрессоров), то в эволюционной биологии между стрессом и стрессовой средой (стрессором) ставится знак равенства. Эволюционных биологов интересуют отдаленные (ultimate) причинно-следственные отношения; стресс рассматривается как причина эволюционных инноваций, основанных на мутациях (Hoffmann, Hercus, 2000; Nevo, 2001; Wright, 2004; Galhardo et al., 2007 и др.), либо эпигенетической изменчивости, вызывающей изменение траектории индивидуального развития организма (Gapp et al., 2014).

Эпигенетические вариации (изменения, не затрагивающие последовательность нуклеотидов в ДНК) обратимы и объясняют фенотипическую пластичность вида. Сохраняясь в ряду поколений, они могут либо утрачиваться, либо, подхваченные отбором, постепенно закрепляться генетически — адаптивная эволюция в соответствии с “Правилем Болдуина” (Baldwin, 1896), генетическая ассимиляция (Waddington, 1942, 1953).

Современные исследования подтверждают важную и, возможно, ведущую роль наследуемой эпигенетической изменчивости в быстрой эволюции адаптивных траекторий видов (Duncan et al., 2014; Skinner, 2015; Burggren, 2016; Jablonka, 2017; Bošković, Rando, 2018 и др.).

Эволюционная роль физиологического стресса между тем двояка. В случае воздействия достаточно сильных хронических стрессоров возникающие эффекты могут стать первопричиной адаптивных инноваций. Однако вопрос, насколько часто это происходит, практически не обсуждается в статьях с ключевыми словами “стресс” и “эволюция”. В настоящей статье приведены аргументы в пользу того, что физиологический стресс в эволюционном

масштабе времени — явление в основном консервативное. Его эффекты на уровне локальных популяций оборачиваются механизмом охраны генома, проявляют себя как фактор эволюционного стагнуса. Этот вывод возникает из анализа роли физиологического стресса в регуляции популяционных циклов мелких млекопитающих в экспериментальных и описательных исследованиях экофизиологов и популяционных экологов, начиная с работ Джона Кристиана (Christian, 1950, 1963, 1968, 1971, 1980) и заканчивая современными исследованиями (Oli, 2019; Montgomery, 2021), в том числе с привлечением молекулярно-генетических методов анализа (Edwards et al., 2021a). Эти исследования вновь ставят на повестку дня актуальность отчасти забытой концепции саморегуляции популяций (Chitty, 1960, 1967; Wynne-Edwards, 1962; Шилов, 1967, 1977a; Krebs, Myers, 1974; Krebs, 1978, 1996, 2009, 2013; Sinclair, 1989; Ostfeld et al., 1993; Wolf, 1997 и др.)

В статье мы ограничились рассмотрением работ, выполненных на млекопитающих, поскольку концепция физиологического стресса была разработана применительно к этому классу животных, хотя нейроэндокринный механизм стресса сходен у всех позвоночных. Именно среди млекопитающих — полевок и леммингов из подсемейства Arvicolinae, а также американских зайцев-беяков (*Lepus americanus*) — были всесторонне исследованы циклы численности в природе и проверялись гипотезы, их объясняющие.

Физиологический стресс

Первоначально наибольший вклад в современную теорию физиологического стресса внесли исследования Вальтера Кэннона и Ганса Селье. Кэннон не использовал термин “стресс” в смысле универсального неспецифического ответа организма на разного рода негативные воздействия, но его идея о способности организма сопротивляться повреждению “обороной или бегством” (fight or flight response) за счет активности симпатoadренальной системы (Cannon, 1915) по существу была предтечей концепции общего адаптационного синдрома Ганса Селье. Именно Селье внес наибольший вклад в формирование теории стресса, остающейся и поныне одной из основных парадигм биомедицины. Под стрессом Селье понимал универсально проявляющийся стереотипный неспецифический ответ организма на повреждающие воздействия самой разной природы, сопровождающийся перестройкой его защитных сил (Selye, 1950, 1956, 1974).

На уровне организма роль синдрома адаптации к стрессору состоит в мобилизации энергетических резервов и перенастройке адаптивных механизмов на новый уровень функционирования. Традиционно считалось, что основной вклад в реализацию

стресс-реакции вносят гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковая (ГГНС) и симпато-адреналовая системы. Их активация обуславливает интенсификацию метаболизма, преобладание катаболических процессов над анаболическими, оказывает влияние на мозг и поведение, рост, иммунную и репродуктивную системы организма (Sapolsky, 1992; Goldstein, Kopin, 2007). Помимо ГГНС центральная ось стресса включает миндалины, гиппокамп, префронтальную кору. Их реакции на хронические стрессовые воздействия выражаются в структурных и функциональных изменениях, определяющих эпигенетическую пластичность мозга и поведения (McEwen, 2007, 2016; McEwen et al., 2015).

Существенное изменение в теорию физиологического стресса, основанную на идеях Кэннона и Селье, внесли работы Брюса МакЮэна (McEwen, 1998, 2000, 2004) в соавторстве с Джоном Уинфилдом (McEwen, Wingfield, 2003, 2007, 2010), предложивших концепцию аллостаза (термин заимствован у Стерлинга и Эйра (Sterling, Eyer, 1988)). Один из поводов для введения в научный оборот термина “аллостаз” – сложившаяся неопределенность в понимании феномена стресса (McEwen, Wingfield, 2003, 2010).

Аллостаз определяется МакЮэном как процесс адаптации организма посредством активации нервных, нейроэндокринных и нейроэндокринно-иммунных механизмов, направленный на достижение устойчивого состояния его функциональных систем; буквально: “Allostasis is achieving stability through change” (McEwen 1998, 2004; McEwen, Wingfield, 2003, 2007). Функционально аллостаз обеспечивает как преодоление нарушающего гомеостаз воздействия, так и предупреждение нарушения гомеостатической системы (например, при изменении внутренних и внешних условий по ходу жизненного цикла). Число медиаторов аллостаза существенно превышает число традиционно рассматриваемых основных посредников нейроэндокринной регуляции при стрессе. В контексте взглядов МакЮэна и Уинфилда “стресс” трактуется уже не как механизм адаптации, а как воздействие и угроза гомеостазу (Goldstein, McEwen, 2002). В отличие от критерия неспецифичности общего адаптационного синдрома в отношении разных стрессоров при аллостазе реакции на стрессор имеют определенную степень специфичности, зависящую от природы угрожающего гомеостазу фактора, особенностей восприятия организмом стрессора, его воздействия и способности организма с этим воздействием справиться (Goldstein, 2001). Понятие аллостатической нагрузки (allostatic load) используется в концепции аллостаза как мера издержек организма, как плата за адаптацию, в том числе в рамках существующей гомеостатической

системы. Аллостатическая нагрузка зависит от силы воздействия стрессора. При аллостатической “перегрузке” (overloading), когда запас ресурсов исчерпан, организм переходит в “аварийный” режим функционирования, нарушающий ход жизненного цикла (McEwen, Wingfield, 2003).

Таким образом, аллостаз включает не только ответы на вызовы, нарушающие сложившиеся гомеостатические механизмы, но и предваряющие регуляторные механизмы, направленные на сохранение устойчивого функционирования организма в изменчивом контексте внутренних и внешних условий. Иными словами, аллостаз – это адаптивный ответ на любые нарушающие или способные нарушить гомеостаз воздействия. В связи с этим уместно вспомнить о двух уровнях физиологической адаптации (Корниенко и др., 1965; Шилов, 19776), обсуждавшихся в отечественной литературе в связи с проблемами интерпретации границ понятия “стресс” (Шилов, 1984). Первый уровень обеспечивается средствами существующей гомеостатической системы, второй реализуется, когда средства сложившейся гомеостатической системы недостаточны, и требуется включение функций, дающих возможность выйти на новый адаптивный уровень. Стресс в первоначальном понимании Селье как механизм неспецифической физиологической адаптации относится к этому второму уровню. Понятие же аллостаза более широкое, включающее, в зависимости от величины аллостатической нагрузки, оба уровня регуляции. В отличие от положения Селье о неспецифичности общего адаптационного синдрома, активность эффекторных систем при аллостазе координируется относительно специфическими реакциями в зависимости от величины аллостатической нагрузки. Эти реакции отвечают различным потребностям. Во многих из них важную роль играют симпатическая нервная система и мозговое вещество надпочечников. Такое понимание аллостаза в принципе совпадает с поздними расширительными трактовками физиологического стресса Селье (Dallman, 2003), размывающими границы применения понятия общего адаптационного синдрома (о границах понятия “стресс”, Шилов, 1984).

Так или иначе, и стресс по Селье, и аллостаз МакЮэна и Уинфилда – это физиолого-биохимические механизмы, обеспечивающие устойчивость организма как гомеостатической системы, т.е. по своему назначению механизмы консервативные. Значимыми для эволюции, однако, являются последствия воздействия хронических стрессоров, описываемых классической моделью физиологического стресса Селье. Говоря о физиологическом стрессе и его роли в эволюции, мы придерживаемся классической модели стресса Ганса Селье.

Стресс и адаптивная эволюция

Традиционно биологическая эволюция ассоциируется с движением с образованием новых адаптивных форм. Эволюционная роль стресса в этой связи рассматривается обыкновенно с одной позиции: стресс – поставщик материала для эволюции, источник изменчивости (Nevo, 2001; Wright, 2004; Galhardo et al., 2007; Gapp et al., 2014; Ingelsohn-Filpula et al., 2022 и др.). Причиной фенотипической изменчивости, возникающей в условиях стресса, могут быть мутации, т.е. изменения последовательности ДНК, либо модификации могут возникать эпигенетически, без изменения последовательности нуклеотидов.

К мутациям, обусловленным стрессом, помимо обычных, но более частых при стрессе повреждений ДНК и снижения точности репарации (Chatterjee, Walker, 2017), относятся структурные перестройки генома путем так называемого хромоаногенеза (множественные аномалии в определенных локусах хромосом с разрывами, делециями, дупликациями) (Mérot et al., 2020; Pellestor, Gatinois, 2020) либо перестройки вследствие активации подвижных генетических элементов (Lanciano, Mirouze, 2018). Фенотипы, генерируемые этими генетическими механизмами, как правило, обладают пониженной приспособленностью. Изменения могут быть нейтральными, но в определенных условиях могут оказаться подхваченными отбором. В целом вызванная стрессом быстрая и масштабная реорганизация топологии генома функционирует как важный источник материала для эволюции (Mojica, Kültz, 2022).

Эпигенетические модификации обуславливают фенотипическую пластичность, т.е. генерацию различных фенотипов из одного и того же генома. Фенотипическая пластичность может возникать на основе уже существующих программ развития как результат изменения в системе регуляции онтогенеза, в результате прямого повреждающего воздействия среды или может быть обусловлена чисто стохастическими явлениями (Vogt, 2022). То, что мы наблюдаем в популяциях млекопитающих в природе как эффекты стресс-факторов, как правило, есть результат предшествующей эволюции – уже сложившиеся варианты канализированного развития, сформировавшиеся, например, в условиях закономерно колеблющейся среды. Нейро-эндокринный механизм стресса выступает при этом в качестве модификатора существующих онтогенетических программ (Новиков, Мошкин, 2009).

В стрессовой среде, помимо прямого влияния хронического стресса на приспособленность взрослого организма, изменения происходят на стадии программирования траекторий индивидуального развития (Weinstock, 2005, 2008; Del

Giudice, 2012; St-Cyr, McGowan, 2018; Vogt 2022). Эти, преимущественно эпигенетические, изменения возникают как на пренатальных (материнский стресс: McGowan, Matthews, 2018; Hamada, Matthews, 2019), так и на ранних постнатальных стадиях онтогенеза (Fish et al., 2004; Cameron et al., 2008a, b). Ведущее место в этом занимает программирование развития структур мозга и поведения (McEwen, 2012, 2016; McEwen, Morrison, 2013; см. подробнее, Роговин, 2019).

Хотя эндокринное влияние матери у млекопитающих не исчерпывается гормонами ГГНС (Edwards et al., 2021b), влияние этих гормонов изучено в наибольшей степени (Hunter, 2012; Hunter, McEwen, 2013; McEwen, 2012, 2016; McEwen et al., 2012; McGowan, Matthews, 2018). Обусловленное материнским стрессом пренатальное программирование потомства у млекопитающих включает цепь событий от влияния стрессоров на организм матери, эндокринных взаимодействий организма матери с организмом плода, до эпигенетических изменений в организме потомка. В общем случае хронический стресс матери в период беременности ведет к повышению материнского глюкокортикоидного сигнала, к уменьшению экспрессии рецепторов глюкокортикоидов у развивающегося плода и к повышенному уровню глюкокортикоидов у потомка. Соответственно меняется порог реагирования организма потомка на стрессоры. Наиболее частым стрессором в ранний постнатальный период, влияющим на поведенческий фенотип потомка, является низкое качество материнской/родительской заботы (Weaver et al., 2004; Cameron et al., 2008b; Del Cerro et al., 2010 Murgatroyd et al., 2009; Roth et al., 2009; McGowan et al., 2011 и др.). В этот период возможно влияние и других стрессоров, например, социального окружения (Branchi et al., 2006).

Существуют три основных эпигенетических механизма воздействия стресс-факторов (Griffiths, Hunter, 2014; McEwen et al., 2015; Mojica, Kültz, 2022): 1) модификация гистонов – белков, обслуживающих процесс транскрипции (Lennartsson, Ekwall, 2009); 2) метилирование ДНК, в результате чего становится невозможным считывание информации (Jaenisch, Bird, 2003); 3) нарушение трансляции некодирующими РНК (piwiRNA), miRNA lncRNA на рибосомах (Frias-Laserre, Villagra, 2017; Long et al., 2017).

Наиболее частым механизмом регуляции активности генов в ответ на действие стрессоров в период раннего онтогенеза является метилирование ДНК, однако наряду с этим большую роль играет механизм, основанный на модификации гистонов (Mueller, Bale, 2008; Pena et al., 2012; Matrisciano et al., 2013; Hunter, McEwen, 2013).

Эпигенетические модификации, обуславливающие фенотипическую пластичность, могут сохраняться в последующих поколениях (трансгенерационное наследование). Поддерживаемые отбором, они закрепляются генетически в ряду поколений (Badyaev, 2005; Thorson, Skinner, 2022; Vogt, 2022). Иван Иванович Шмальгаузен (1946) называл этот процесс фиксированием модификаций, Конрад Хэл Уоддингтон (Waddington, 1953) — генетической ассимиляцией. В теории эволюции онтогенеза Шмальгаузена—Уоддингтона фиксация фенотипических реакций организма под действием естественного отбора — ключевое звено механизма эволюции.

Представление о ведущей роли наследуемой эпигенетической изменчивости в быстрой эволюции адаптивных траекторий видов находит все большую поддержку в результатах современных исследований (Duncan et al., 2014; Skinner, 2015; Burggren, 2016; Jablonka, 2017; Воšković, Rando, 2018 и др.). В частности, существуют свидетельства о связи эпигенетически обусловленных фенотипов и повышенной частоты мутаций в определенных локусах хромосом. Возникшая в результате метилирования “эпимутация” может быть быстро преобразована в мутацию на тех же или соседних сайтах в одних и тех же генах (Yi, Goodisman, 2021; Loison, 2021). Возможность наследования эпигенетических модификаций облегчает адаптацию сложных и консервативных механизмов и морфофизиологических структур к новым условиям жизни. Примером может служить адаптация консервативного сценария развития перьев у птиц в связи с расширением ареала и переходом на новые корма; адаптация опосредована аккомодацией местных каротиноидов (каротиноиды, участвующие в формировании перьевого покрова, птицы получают только из пищи) (Potticary et al., 2020). Таким образом, есть все основания полагать, что у высших животных эпигенетические механизмы — основная причина не только фенотипической пластичности, но и диверсификации форм под воздействием стрессирующих условий среды (Jablonka 2017; Thorson, Skinner, 2022; Vaschetto, 2022).

Сильные и хронически повторяющиеся стрессовые воздействия ведут к росту генетической и фенетической изменчивости у всех живых организмов (Badyaev, 2005; Маркель, 2008; Eldar et al., 2009; Sazykin, Sazykina, 2023). У высших животных, в частности у млекопитающих, это происходит не только и не столько в результате мутаций и принципиально новых, эпигенетически обусловленных фенотипических модификаций, но в результате эпигенетической дестабилизации существующей фенотипической нормы и проявления скрытой генетической изменчивости (Badyaev,

2005). В результате эпигенетического нарушения системы регуляции онтогенеза происходит увеличение числа фенотипических модификаций вариантов развития, в том числе выходящих за рамки существующей фенотипической нормы. Эти варианты, однако, не случайны, а остаются канализованными существующей системой онтогенеза. Онтогенетическая система, находясь под гормональным контролем по линии мать—потомок, обуславливает сходство реакций разных особей на действие стрессора (Badyaev, 2005, 2009). Сходная по форме дестабилизация фенотипической нормы известна у млекопитающих при искусственном отборе на доместикационный тип поведения (Беляев, 1962, 1972; Belyaev, 1979; Бородин, 1987; Науменко и др., 1987). Такой отбор, влияя на нервную и нейроэндокринную системы, затрагивает не отдельные признаки, а целостные системы, регулирующие индивидуальное развитие.

Классический пример дестабилизации канализированной системы индивидуального развития, обусловленной стрессовой средой, — флуктуирующая асимметрия — отклонения от идеальной морфологической симметрии у билатерально симметричных животных (Graham et al., 2010). Билатеральная симметрия может быть нарушена как случайными эпигенетическими изменениями, так и нарушением генетических регуляторных механизмов в процессе онтогенеза под действием стрессоров (Parsons, 1992). Как показатель нестатистичности индивидуального развития метод оценки морфологических отклонений от билатеральной симметрии используется для выявления воздействия как эндогенного, так и экзогенного стресса в популяциях (Palmer, Strobeck, 1986; Захаров, 1987; Leary, Allendorf, 1989; Parsons, 1990; Graham et al., 1993; Zakharov, Yablokov, 1997; Oleksyk et al., 2004; Sánchez-Chardi et al., 2013 и др.). Это явление хорошо известно экологам, изучающим динамику численности популяций животных в природе, зависит от плотности населения (Zakharov et al., 1991, 2020, 2023; Zakharov, Trofimov, 2022).

Эпигенетические механизмы являются основными кандидатами на роль факторов, модифицирующих билатеральную симметрию. Экспериментальных исследований в этом направлении еще крайне мало. Однако на рыбках *Danio rerio* и лягушках *Xenopus laevis* экспериментально показано, что метилирование ДНК (генетический нокдаун DNMT1) прямо ведет к формированию асимметричного строения тела у эмбрионов (Wang et al., 2017).

Поддерживая идеи Уоддингтона (Waddington, 1942, 1953) о быстрой эволюции на основе эпигенетических модификаций и их генетической ассимиляции, результаты современных исследований

актуализируют обновление эволюционной теории, получившей название расширенного эволюционного синтеза (Extended Evolutionary Synthesis: Dickins, Rahman, 2012; Laland et al., 2015; Skinner, 2015; Jablonka, 2017; Thorson, Skinner, 2022). Новые данные эпигенетики хорошо укладываются в русло основанной на идеях Шмальгаузена (1938, 1946) и Уоддингтона (Waddington 1942, 1953) “Эпигенетической теории эволюции” (ЭТЭ), сформулированной в нашей стране Михаилом Александровичем Шишкиным (1987).

Согласно ЭТЭ, эволюция идет на основе фенотипических модификаций (морфозов), главным образом путем первоначально обратимых изменений онтогенетических траекторий с возможностью их последующей генетической ассимиляции (Шишкин, 1987).

В рамках ЭТЭ физиологический стресс, обусловленный действием сильных и хронических стрессоров, выступает фактором дестабилизации эпигенетической системы, в результате чего становятся возможными множественные морфозы, т.е. развитие организма по отклоняющимся путям. В последующих поколениях эпигенетическая система формирует под действием направленного отбора новую устойчивую траекторию индивидуального развития. Материалом для эволюции служат именно морфозы и их последующая генетическая ассимиляция, а не изначальная генетическая изменчивость, как предполагает сформировавшаяся в XX в. синтетическая теория эволюции. Стресс является физиологическим механизмом, который создает материал для действия естественного отбора.

Физиологический стресс на страже эволюционного стазиса

Биологические виды устойчиво существуют в течение больших отрезков времени. Эволюционные движения к новым видам и адаптациям кратковременны и редки, а доминирующее состояние любого биологического вида – стазис. Яркое свидетельство этому – палеонтологическая летопись (Eldredge, Gould, 1972). Виды существуют в форме популяций, равновесное состояние которых поддерживается стабилизирующим отбором (Шмальгаузен, 1946), контрбалансом векторов отбора и внутривидовым разнообразием (Северцов, 2008). В эволюционном плане популяция – система гомеостатическая. Однако численность популяций далеко не стабильна. Она изменяется во времени, и эти изменения имеют часто циклический характер. Вот уже более ста лет (Elton, 1924) снова и снова предпринимались попытки выявить причины цикличности популяций мелких видов млекопитающих. Исследования эти продолжаются и в наши дни (Sundell et al., 2019; Van Cann et al.,

2019; Johnsen et al., 2019; Edwards et al., 2021a и др.). Успехи и неудачи в этом направлении периодически обсуждаются в обзорных статьях (Batsly, 1992; Stenseth, 1999; Krebs, 1996, 2013; Krebs et al., 2018; Kelt et al., 2019; Oli, 2019; и др.)

Для циклических изменений численности мелких млекопитающих характерны закономерные флуктуации физиологических, демографических, поведенческих характеристик (Boonstra, 1994; Krebs, 1996, 2013). При этом сами циклы объясняются авторегуляцией, т.е. механизмом отрицательной обратной связи, действие которого может быть обусловлено как внешними (хищники, пищевые ресурсы, паразиты, инфекционные болезни), так и внутренними, присущими самой популяции факторами (социальное поведение, способность к расселению, генотипические и фенотипические особенности популяции). Отрицательная обратная связь, обусловленная действием внутреннего регулятора, получила название саморегуляции (self-regulation, Krebs, 1978). Саморегуляция – один из вариантов авторегуляции популяций. Возникновение идеи саморегуляции и ее развитие связано с исследованиями, главным образом, грызунов (полевок и леммингов; Oli, 2019) и американских зайцев-беляков (Krebs et al., 2018). В эпоху классической популяционной экологии идея о саморегуляции оформилась в самостоятельную концепцию (Chitty, 1960, 1967; Krebs, 1978; Ostfeld et al., 1993; Wolff, 1997; Sinclair, 1989). В нашей стране большой вклад в разработку концепции саморегуляции внес Игорь Александрович Шилов (1977a, 1982, 1984).

В отношении факторов саморегуляции популяций в разное время были сформулированы несколько гипотез, которые Чарльз Кребс объединил по механизму в три группы (Krebs, 1996). 1. Зависящие от плотности популяции генетические изменения, обусловленные частотно-зависимым естественным отбором. Сюда относится гипотеза зависящего от плотности отбора генетически детерминированных стереотипов территориального поведения Денниса Читти (Chitty, 1960, 1967) и ее расширительные интерпретации (Edwards et al., 2021a). 2. Поведенческие и физиологические эффекты, вызванные социальными взаимодействиями, связанными с локальной плотностью (crowding) и репродуктивным состоянием особей. Сюда могут быть отнесены гипотеза регуляции, основанной на сигнальной роли зависящего от плотности поведения (Wynne-Edwards, 1962), гипотеза зависящих от плотности физиологических эффектов стресса, тормозящих созревание и репродукцию (Christian, 1950, 1963), и производная от нее “Гипотеза старения популяции” (Boonstra, 1994), а также “Социобиологическая гипотеза” или “Гипотеза родственных связей”, основанная

на предположении об изменении степени родства особей в группировках в связи с изменением локальной плотности по ходу цикла численности (Charnov, Finerty, 1980) и ее модификация (Lambin, Krebs, 1991). 3. Материнские эффекты, способные оказывать длительное воздействие на физиологию потомков. Сюда относится гипотеза материнских эффектов, обусловленных стрессом материнского организма (Inchausti, Ginzburg, 1998, 2009), а также ее варианты, связанные с материнскими (родительскими) эффектами в пренатальный и ранний постнатальный периоды онтогенеза, определяющими физиологические и поведенческие траектории развития потомков (подробнее см. Роговин, 2019). Хотя физиологический стресс непосредственно принимает участие во втором и третьем механизмах, его участие возможно и в первом, поскольку стресс-реактивность может быть предметом зависящего от плотности отбора (Роговин, Мошкин 2007).

Гипотезы саморегуляции проверялись и интенсивно обсуждались в 70–90-е годы прошлого века. Однако их объяснительная мощь как самостоятельных гипотез была поставлена под сомнение (Krebs, 1996, 2013; Ergon et al., 2001; Myers, 2018). Несмотря на неоднократные попытки проверки, гипотеза Чити в первоначальном виде не нашла поддержки в связи с отсутствием экспериментального подтверждения наследуемости паттернов территориального поведения (Boonstra, Voag, 1987; Boonstra, Hochachka, 1997). Поведенческая гипотеза Винн-Эдвардса была сразу отвергнута из-за апелляции ее автора к непопулярной концепции группового отбора (Wiens, 1966). Гипотеза физиологических эффектов стресса Кристиана также была воспринята скептически полевыми экологами (Krebs, Myers, 1974; Batsly, 1992; Krebs, 1996; Stenseth et al., 1998). Одним из основных аргументов против гипотезы было мнение о том, что в природе плотность населения полевков, при которой хронический стресс может тормозить созревание и репродуктивную функцию, не достигается, и что регуляторами являются внешние факторы (Krebs, Myers, 1974). Не получила поддержки и гипотеза родственных связей Чернова и Финерти (Boonstra, Hogg, 1988; Ims, 1989; Pugh, Tamarin, 1990; Kawata, 1990; Stenseth, Lomnicki, 1990). В обновленном виде (Lambin, Krebs, 1991) модель родственных связей частично нашла поддержку в результатах исследований, проводившихся на полевках Фенноскандии, но не для всех изучавшихся видов. Кроме того, модель не учитывает возможность влияния внешних факторов, в первую очередь хищников (Ylönen et al., 1993). Хотя последствия стресса в период раннего онтогенеза, обусловленного материнским (родительским) эффектом, хорошо документированы (см. обзор Роговин, 2019),

модель материнского эффекта Инхаусти–Гинзбурга (Inchausti, Ginzburg, 1998, 2009), также подверглась серьезной критике. Периодичность циклов, генерируемых этой моделью, в целом не соответствовала периодичности, которая наблюдалась в природе (Turchin, 2003; Krebs, 2013).

Критика концепции саморегуляции исходила в основном со стороны лагеря исследователей, выдвигавших на роль необходимого и достаточного регулятора внешний фактор (Batsly, 1992; Hanski et al., 2001; Berryman, 2002). В отношении внешних факторов регуляции были разработаны и постоянно совершенствовались математические модели (Krebs, 2013). Однако их не хватало для теоретического обоснования существования саморегуляции. Для объяснения популяционных циклов действием внешнего регулятора были получены, помимо теоретических, также и эмпирические подтверждения (Krebs, 2013; Oli, 2019). В результате концепция саморегуляции оказалась отодвинутой на задний план. Работы тем не менее продолжались в двух конкурирующих лагерях исследователей. Более совершенные модели, результаты многолетних наблюдений и некоторые экспериментальные проверки стали свидетельствовать о том, что внешние факторы для объяснения циклов численности мелких млекопитающих, если и достаточны, то далеко не всегда необходимы (Krebs, 2013; Kelt et al., 2019; Oli, 2019). Например, было экспериментально показано, что исключение хищников и введение пищевых добавок не всегда предотвращает сокращение численности популяции (Cole, Batzli, 1978; Marcström et al., 1988; Maron et al., 2010).

С другой стороны, более современные подходы к исследованию популяционных процессов (эксперименты в условиях, приближенных к природным, оценки приспособленности на протяжении жизни смежных поколений и контроль условий их жизни) убедительно свидетельствуют о немаловажной роли в популяционной регуляции внутреннего фактора, и механизм этой регуляции опосредован физиологическим стрессом. Так, в искусственно сформированных группировках полевков-экономок (*Microtus oeconomus*) в условиях, приближенных к естественным, исследовали влияние плотности материнской популяции на качество, репродуктивный успех и динамику модельных группировок, составленных из потомства первого поколения (Bian et al., 2015). Из потомства самок, обитавших в вольтерах с высокой плотностью (высокий уровень стрессированности), были сформированы группировки молодых особей с низкой и высокой плотностью, которым предоставлялась возможность свободно размножаться. Такие же группировки были сформированы из потомства самок, обитавших в условиях низкой плотности (не испытывавших

повышенной стрессовой нагрузки). Авторам удалось показать, что численность в группировках, образованных потомством матерей, обитавших в условиях высокой плотности, оставалась относительно стабильной независимо от начальной плотности группировки молодых животных. Повышенный уровень метаболизированных глюкокортикоидов в фекалиях, подавленная репродуктивная функция и более низкая масса тела по достижении потомками половой зрелости были связаны с высокой плотностью материнской популяции и практически не зависели от плотности группировок, составленных из молодых животных. Этот эксперимент в контролируемых и приближенных к естественным условиям дал убедительное свидетельство влияния плотности родительской популяции, а именно обусловленного плотностью популяции материнского стресса, на репродуктивные качества потомства. Эксперимент объяснил причину отсроченного восстановления численности полевков относительно ожидаемого после депрессии.

Другое недавнее исследование, подтвердившее значимость физиологического механизма саморегуляции, включало контроль экспрессии генов в мозге молодых луговых полевков (*Microtus pensilvanicus*), рожденных при низкой и высокой плотности (Edwards et al., 2021a). В 18 вольерах, исключавших хищников и другие виды грызунов, в условиях приближенных к природным, контролировали плотность населения полевков в течение трех лет. Были устроены 11 вольер с низкой плотностью и 7 – с высокой. Авторам удалось экспериментально показать, что именно внутривидовые процессы играют важную роль в регуляции популяции у вида, демонстрирующего циклические изменения численности. Измеряя репродуктивные параметры, метаболиты андрогенов в фекалиях, а также экспрессию генов и метилирование ДНК в мозге молодых полевков, авторы показали, что подавление размножения наблюдается у самок полевков в вольерах с высокой плотностью населения, и что материнский, эпигенетически транслируемый эффект пониженной репродуктивной мощности (показано молекулярными методами) проявляется у потомков. Это свидетельствует о прямом влиянии плотности населения не только на параметры размножения в текущий период, но и на репродуктивные возможности потомства и, следовательно, на скорость восстановления популяции после депрессии. Подавленная экспрессия генов (экспрессия мРНК гонадотропин-рилизинг-гормона и альфа-рецептора эстрогена), обусловленная метилированием ДНК в протомере GnRH, объясняет отсроченные зависимые от плотности эффекты в поколении потомков. Эти отсроченные эффекты важны для формирования многолетнего демографического цикла.

Отношение к роли внутреннего регулятора популяционных процессов начало меняться также по мере того, как росло понимание необходимости рассматривать механизмы регуляции в контексте взаимодействия внешних и внутренних факторов.

Многофакторный подход к объяснению популяционных циклов не был чем-то новым (Lidicker, 1978, 1988, 2000). Попытки проверок влияния двух или трех факторов, считавшихся ключевыми в регуляции демографических циклов, предпринимались и ранее (Klemola et al., 2000, 2003; Huitu et al., 2003 и др.), но нужны были более совершенные математические модели и экспериментальные проверки (Krebs, 2013; Prevedello et al., 2013; Kelt et al., 2019). Такие работы стали появляться. Относительно недавно было показано, что сочетание в одной модели эффектов одного внешнего (хищничество) и двух внутренних (социальность и расселение) факторов способно генерировать популяционные циклы полевков, сопоставимые с теми, которые наблюдаются в полевых условиях (Radchuk et al., 2016). Только полная модель, включающая все три фактора, продемонстрировала циклы численности полевков с периодичностью, амплитудой и осенней плотностью, совпадавшие с наблюдаемыми в Северной Фенноскандии.

Примером удачного экспериментального подхода, учитывающего эффекты внешнего и внутреннего факторов, может служить исследование, проведенное на американских зайцах-беляках. В цикле экспериментов, опирающихся на многолетние эмпирические наблюдения и результаты моделирования, была доказана возможность эпигенетического наследования поведенческих признаков при смене вектора отбора в зависимости от фазы цикла численности. Генератором поведенческих фенотипов являлся в данном случае материнский стресс (Love et al., 2013; Sheriff et al., 2015). Результаты, полученные на зайцах, свидетельствуют о тесном взаимодействии внутреннего (плотность и стресс матери) и внешнего (хищники) регуляторов в определении параметров популяционного цикла вида-жертвы (Sheriff et al., 2009, 2010, 2011). Было показано, что с высоким материнским стрессом связаны уменьшение размера выводков и рождение зайчихами более мелких детенышей (Sheriff et al., 2009). Эта связь была прослежена как в природе, так и в эксперименте. Экспериментально было показано, что для пренатально стрессированных зайчат характерны более высокий уровень глюкокортикоидов и более интенсивная реакция на стрессоры по сравнению с аналогичными показателями у зайчат, чьи матери не были стрессированы. Материнский стресс делает зайчат более пугливыми и настороженными, и эти черты поведения сохраняются во взрослом возрасте (Sheriff et al., 2010; Sheriff,

Love, 2013). В фазе роста численности популяции направления воздействия факторов среды на зайчих и на их потомство совпадают (низкий риск быть убитыми хищником при обилии пищи). В этих условиях уровень стрессированности самок низок, и они рожают крупных зайчат с низкой стресс-реакцией на хищника, что адаптивно. Условия среды для зайчих и их потомства также совпадают в фазе пика численности и в начале спада — хищников много, а пищи не хватает. Рождаются мелкие, пугливые и проворные зайчата, которые в этих условиях вполне успешны. Принципиально иная ситуация складывается в начале фазы депрессии. В этот период наблюдается несоответствие вызовов среды в отношении беременных зайчих и их потомков. Матери испытывают еще высокий пресс хищников и высокий стресс в конце фазы падения численности, а их потомки в наступившей затем фазе депрессии — уже более низкий пресс хищников и, соответственно, подвергаются более слабому воздействию стрессора. Зайчихи все еще производят на свет выводки меньшего размера и более мелких детенышей с повышенной стресс-реактивностью, которая оказывается неадаптивной. Авторы считают, что комбинация эффектов из-за несоответствия вызовов, предъявляемых средой матерям в период беременности, и вызовов, предъявляемых средой обитания их потомству, является основной причиной задержек восстановления численности зайцев, т.е. затяжных, до 5 лет, периодов депрессии, когда численность хищников уже низка, а ресурсы пищи в избытке (Sheriff, Love, 2013). В итоге индуцированные материнским стрессом фенотипические особенности потомства, проанализированные с учетом условий жизни, свидетельствуют в пользу адаптивных преимуществ фенотипов потомков стрессированных матерей тогда, когда вызовы среды в отношении матерей и их потомков совпадают и, наоборот, — о неадаптивности эффектов материнского стресса, если такое соответствие отсутствует (Sheriff, Love, 2013, 2015).

Отмечая недостатки экспериментов и их нехватку при изучении причин популяционных циклов, Кребс (Krebs, 2013) также акцентирует внимание на необходимости учитывать тот факт, что роль внешних и внутренних факторов в детерминации цикла может меняться в зависимости от его фазы (также Oli, 2019). У полевок социальное поведение, по-видимому, играет ключевую роль в фазе роста численности, в то время как внешние факторы (хищничество и/или пища) инициируют фазу спада (Johnsen et al., 2019).

В многолетних спорах о приоритете внешних или внутренних факторов в регуляции демографии популяций упускалось из виду то, что

повышенный пресс хищников, недостаток ресурсов пищи или паразиты сами по себе являются стрессорами, способными вызывать хронические стрессовые состояния и негативно влиять на приспособленность. В этом смысле физиологический стресс как внутренний регулятор всегда неразрывно связан с регуляторами внешними.

На сегодня наиболее реалистичной представляется точка зрения, согласно которой внутренний регулятор реально действует в природе и физиологический стресс играет в этом важную роль. Его роль в детерминации параметров цикла численности зависит, очевидно, от сезонных аспектов биологии вида, условий его обитания, других видоспецифичных особенностей и, по-видимому, меняется в зависимости от фазы популяционного цикла. Исследований, посвященных этим аспектам, еще очень мало (Andersen et al., 2013; Krebs, 2013; Oli, 2019).

Независимо от того, каково участие физиологического стресса в определении параметров популяционного цикла у циклирующих видов млекопитающих, его популяционные эффекты очевидно существуют и у нециклирующих видов, численность которых зависит от воздействия мало предсказуемых внешних факторов. Примером может служить не демонстрирующая регулярных циклов большая песчанка (*Rhombomys opimus*) в пустыне Узбекистана, у которой физиологический стресс участвует в регуляции социодемографической структуры поселений, влияет на созревание и дисперсию из родительских групп (Rogovin et al., 2006, 2008).

Не исключено также, что стремление экологов обязательно выделить факторы (отдельные или взаимодействующие), объясняющие популяционные циклы, может оказаться задачей в значительной мере надуманной (Bergman et al., 2002). Экспериментальные проверки в условиях контролируемого эксперимента в природе с исключением гипотетического фактора (факторов), к проведению которых призывал Кребс (Krebs, 2013), могут иметь смысл лишь для оценок относительного вклада того или другого предиктора или их группы в амплитуду цикла, но ничего не дают для объяснения существования самих циклов. В этом может состоять причина неудач таких экспериментов, как исключение хищников или качественная и количественная стабилизация пищевого ресурса, которые не ведут к прекращению циклических изменений численности (Oli, 2019). Физиологический стресс как фактор регуляции популяционных процессов (дисперсия, демография) в стабильных условиях обитания в эволюционном масштабе времени может способствовать сглаживанию амплитуды колебаний численности (плотности населения) популяции до их кажущегося отсутствия. Так, для мелких

млекопитающих, населяющих леса климатически стабильной экваториальной зоны, не описаны циклические колебания численности (численность вида низка и относительно стабильна). При этом для грызунов и насекомоядных в лесах умеренного или холодного климата характерны высокоамплитудные колебания численности, поддерживаемые сезонными колебаниями среды, будь то леса Феноскандии (Hanski, Henttonen, 2002) или сибирская тайга (Yakushov, Sheftel, 2024).

Здесь уместно вспомнить понимание экологической роли стресса Шиловым (1984) как одной из “лабильных функциональных адаптаций, поддерживающих “настройку” популяционной системы к средним условиям ее обитания”. Если популяция – это гомеостатическая система, то способность такой системы сопротивляться разрушающим воздействиям есть ее неотъемлемое свойство (Щербаков, 2005), и циклические колебания численности и других демографических параметров отражают эту ее способность.

Влияние физиологического стресса на демографические (социодемографические) процессы делает его ключевой компонентой гомеостатирующего популяцию механизма. Это достигается влиянием стресса на развитие – рост и созревание, успешность размножения, дисперсию, социальную иерархию. Зависящие от плотности негативные эффекты хронического стресса, безусловно, снижают приспособленность (Lee, McDonald, 1985; Евсиков, Мошкин, 1994; McEwen, Wingfield, 2003). Падение веса, ослабление иммунитета, возможно и торможение развития, дисперсия в худшие местообитания, социо-демографические перестройки в оптимальных местообитаниях (в ядре поселения), обусловленные обострившейся социальной конкуренцией – все это имеет следствием освобождение популяции от проигрывающих в приспособленности фенотипов и обеспечивает сохранение видовой адаптивной нормы. Другой аспект опосредованной физиологическим стрессом разнокачественности особей связан с теми случаями, когда падение индивидуальной приспособленности не является фатальным, и стресс обеспечивает разнообразие адапционных возможностей особей в разнокачественной среде обитания (Мошкин, Шилова, 2008; Северцов, 2014). Это может быть как лучшее переживание неблагоприятных условий медленно созревающими или исключенными из размножения особями, и возможность для субординантных особей обрести репродуктивный статус, заняв место доминанта в будущем, так и сохранение демографической стабильности группировки за счет диверсифицированной системы индивидуальных ниш (Bolnick et al., 2003; Schirmer et al., 2020). Последнее

поддерживается в значительной степени социальной иерархией, контролируемой эндокринным механизмом стресса.

Физиологический стресс – это всегда компромисс между защищающими организм возможностями нейроэндокринного ответа на стрессор и возможностью разрушения гомеостатической системы организма и развития патологии. Однако в эволюционном масштабе времени нейроэндокринный механизм реагирования на стрессоры изменяется в направлении предупреждения и защиты от возможных негативных последствий сильных, продолжительных стрессоров. Чувствительность к воздействию одних и тех же стрессоров у одних и тех же видов меняется в зависимости от условий обитания (географическая широта, высотный градиент), сезона, фазы жизненного цикла (репродуктивный период, миграционное состояние, зимовка). Адренкортикальная активность у животных в природе в повторяющихся, прогнозируемых естественных условиях даже при значительных воздействиях стресс-факторов и сильной ответной глюкокортикоидной реакции имеет результатом адаптивный ответ организма, т.е. гомеостазирующую проактивность. Эволюционные последствия сильных и повторяющихся стрессоров таковы, что повышают физическую форму, а не снижают ее (Boonstra, 2013; Romero, Wingfield, 2015; Sapolsky, 2021).

Фенотипические последствия хронического физиологического стресса могут оказаться адаптивными в неблагоприятных и не обязательно периодических условиях среды, являясь отражением системного эволюционного решения достигнутого в прошлом. Так, совокупная приспособленность репродуктивной пары может оставаться неизменной или даже увеличиваться, если высокий материнский стресс в неблагоприятных условиях способствует сохранению или лучшему развитию в потомстве только одного пола – самок (Love, Williams, 2008a, b; Love et al., 2013).

Рассматривая стресс с позиции его возможной адаптивности на популяционном уровне, можно заметить, что его популяционные эффекты так или иначе работают на автономизацию популяции от негативного влияния внешней среды, т.е. на обеспечение ее устойчивости. У видов млекопитающих с r- и K-стратегиями размножения физиологический стресс изменяет социо-демографическую структуру популяции. У первых это происходит в зависимости от плотности населения в основном за счет дисперсии, прямого подавления репродукции или смертности стресс-чувствительных индивидов (Роговин, Мошкин, 2007). У вторых, к которым относятся социальные кооперативно размножающиеся виды, это же опосредовано сложными иерархическими отношениями

в социуме, которые сами по себе запускают и регулируют нейроэндокринный механизм стресса (Creel et al., 2013; Sapolsky, 2021; MacLeod et al., 2023). Однако в обоих случаях исключение из размножения части особей ведет к снижению давления отбора в социальной ячейке или в ядре поселения. У кооперативно-размножающихся видов исключение из размножения может вести к оптимизации совокупной приспособленности за счет формирования когорты помощников (Emlen, 1995; Lukas, Clutton-Brock, 2012). Эволюционное значение всего вышеперечисленного состоит в оптимизации условий среды обитания самими видами. Экологические ниши не существуют как заранее уготованные места. Виды активно формируют свои ниши не только приспособиваясь к среде, но и приспособивая среду под себя, таким образом, уменьшая давления отбора (Щербаков, 2005). Все эти популяционные явления, тесно связанные с нейроэндокринным механизмом стресса или напрямую им обусловленные, определяют его эволюционную роль как фактора стабилизации и охраны видовой адаптивной нормы, генома вида и его эволюционного стазиса.

Нас можно упрекнуть в том, что мы рассматриваем эффекты стресса и противопоставляем их как бы в одной плоскости, а между тем речь идет о двух разных уровнях организации биологических систем – популяционном и видовом. И обсуждение продуктивно было бы вести в контексте представлений о многоуровневом отборе (multilevel selection, MLS: Leigh, 1999; Okasha, 2006; Wilson, Wilson, 2007, 2008; Gardner, 2015; Goodnight, 2015; Wade, 2016 и др.). На видовом уровне стресс проявляет себя как механизм инноваций, участвует в создании адаптаций, формировании экологических ниш. На популяционном уровне (конкретно в масштабе локальных популяций) стресс выступает в качестве регулятора популяционных процессов, т.е. гомеостатирующего фактора, обеспечивая сохранность популяции, и таким образом проявляет себя как фактор стазиса.

В соответствии с этим представленный в статье материал можно было бы попытаться обсуждать по следующей гипотетической схеме. Стресс-факторы (стрессоры) через эпигенетические механизмы влияют на гены, через физиологию – на особей, через изменения демографии – на популяцию и, наконец, на виды через формирование под действием движущего и стабилизирующего отбора адаптаций и экологических ниш. Однако мы все же не склонны связывать происхождение внутривидовых регуляторных механизмов с межгрупповым отбором. Регуляторные эффекты стресса в популяциях могут быть легко объяснимы как побочный эффект физиологического механизма,

эволюционно сложившегося и действующего на индивидуальном, организменном уровне.

Заслуживает отдельного внимания и вопрос о связи динамики численности больших популяций на временах множества поколений с регуляцией численности маленьких изолированных популяций на протяжении нескольких поколений. На наш взгляд, устойчивость метапопуляций, в форме которых виды существуют на протяжении больших отрезков времени, является следствием действующих на протяжении немногих поколений динамических процессов в локальных, частично изолированных группировках. Для длительного существования метапопуляции необходимыми условиями считаются расселение и асинхронность динамики локальных популяций (Hanski, 1990). Высокая степень синхронности ускоряет вымирание метапопуляций. Этому есть как теоретические (модели), так и эмпирические подтверждения (обзор: Münkemüller, Johst, 2007). Хотя по мнению Илкки Хански, известного эксперта в области теории метапопуляций, авторегуляция локальных популяций не является необходимым условием, нам кажется вполне логично полагать, что для поддержания генетического разнообразия метапопуляции зависящая от плотности регуляция локальных популяций так же важна, поскольку обеспечивает сохранность локальных популяций во времени. Кроме того, расселение (дисперсия) тоже происходит в процессе плотностно-зависимой регуляции локальных группировок и ведет к уменьшению локальной плотности (Lidicker, 1975; Brandt, 1992; Matthysen, 2005). Стресс как инициирующее и сопровождающее дисперсию состояние организма, по-видимому, играет в этом немалую роль (Rogovin et al., 2006; Maag et al., 2019; Almasi et al., 2021).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В период классической популяционной экологии, когда началось исследование последствий физиологического стресса на уровне популяций, в среде экологов, изучавших популяции высших позвоночных животных, в первую очередь мелких млекопитающих, сформировались представления о саморегуляции популяций (Krebs, 1978) и роли в этом физиологического механизма стресса. Стресс как “экологическое явление” (Шилов, 1984) рассматривался в качестве механизма защиты популяционной системы, ее устойчивости во времени, а регуляция численности популяции – как гомеостатический процесс (Christian, 1950, 1963, 1980; Шилов, 1977а, 1984; Bradley et al., 1980; Boonstra, 1994; Ostfeld et al., 1993; Евсиков, Мошкин, 1994; Krebs, 1996; Wolff, 1997; Novikov, Moshkin, 1998 и др.). Однако эти идеи практически не вышли за рамки обсуждения проблем динамики

численности популяций, обсуждения причин популяционных циклов (Krebs, 2002, 2009, 2013; Oli, 2019). Концепция саморегуляции и роль стресса как одного из главных ее механизмов оказались отодвинутыми на задний план вплоть до недавних, использующих современные подходы исследований (Oli, 1919; Edwards et al., 2021a; Montgomery, 2021). Эти исследования вновь актуализируют идею саморегуляции популяций и роль в ней физиологического стресса. Непосредственно влияя на демографические (социо-демографические) процессы в популяции, стресс играет роль гомеостазизирующего популяцию механизма (Шилов, 1984). Эта роль стресса упускается из вида при обсуждении его эволюционных последствий. Как эволюционный фактор физиологический стресс на популяционном уровне выступает не столько как причина появления новых признаков и свойств, т.е. адаптивной эволюции, традиционно ассоциируемой с движением, но как механизм, направленный

на сохранение адаптивной нормы (стабильного генома). Оставаясь источником эволюционных инноваций, в эволюционном масштабе времени физиологический стресс главным образом стоит на страже генома и обеспечивает эволюционный стазис за счет стабилизирующего отбора и поддержания разнокачественности особей в популяции. Эволюционная роль физиологического стресса в значительной степени состоит именно в этом. Одновременно возникающее фенотипическое разнообразие создает питательную среду для отбора. Однако не случайность вариаций, а их канализированная взаимосвязанность обеспечивает интегративный характер изменчивости и возможность адаптивной эволюции на основе эпигенетической изменчивости (пластичности) уже существующих признаков. Стрессоры, таким образом, активно влияют на способность биологической системы вида поддерживать свою функциональную целостность (см. Love, Wagner, 2022).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Беляев Д.К.* О некоторых проблемах коррелятивной изменчивости и их значении для теории эволюции и селекции животных // Изв. Сиб. отд. АН СССР. 1962. № 10. С. 111–124.
2. *Беляев Д.К.* Генетические аспекты domestikации животных // Проблемы domestikации животных и растений. М.: Наука. 1972. С. 39–45.
3. *Бородин П.М.* Стресс и генетическая изменчивость // Генетика. 1987. Т. 23. Вып. 6. С. 1003–1010.
4. *Евсиков В.И., Мошкин М.П.* Динамика и гомеостаз природных популяций животных // Сиб. экол. журн. 1994. № 4. С. 331–346.
5. *Захаров В.М.* Асимметрия животных. М.: Наука. 1987. 215 с.
6. *Корниенко И.А., Маслов С.П., Шилов И.А.* О некоторых общих принципах адаптации биологических систем // Журн. общ. биол. 1965. Т. 26. Вып. 1. С. 121–126.
7. *Маркель А.Л.* Стресс и эволюция. Информационный вестник ВОГиС. 2008. Т. 12. Вып. 1–2. С. 206–215.
8. *Мошкин М.П., Шилова С.А.* Разнокачественность особей как механизм поддержания стабильности популяционных структур // Успехи соврем. биол. 2008. Т. 128. № 3. С. 307–320.
9. *Науменко Е.В., Попова Н.К., Иванова Л.Н.* Нейроэндокринные и нейрохимические механизмы domestikации животных // Генетика. 1987. Т. 23. Вып. 6. С. 1011–1025.
10. *Новиков Е.А., Мошкин М.П.* Роль стресса в модификации онтогенетических программ // Успехи соврем. биол. 2009. Т. 129. № 3. С. 1–12.
11. *Роговин К.А.* Стресс в раннем онтогенезе как адаптивное явление // Журн. общ. биол. 2019. Т. 80. № 2. С. 95–123. <https://doi.org/10.1134/S0044459619020064>
12. *Роговин К.А., Мошкин М.П.* Авторегуляция численности в популяциях млекопитающих и стресс (штрихи к давно написанной картине) // Журн. общ. биол. 2007. Т. 68. Вып. 4. С. 244–267.
13. *Северцов А.С.* Эволюционный стазис и микроэволюция. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2008. 176 с.
14. *Северцов А.С.* Внутривидовое разнообразие как причина эволюционной стабильности // Русский орнитологический журнал. 2014. Т. 23. Экспресс-выпуск 1072. С. 3659–3673.
15. *Щербаков В.П.* Эволюция как сопротивление энтропии. I. Механизмы видового гомеостаза // Журн. общ. биол. 2005. Т. 66. № 3. С. 195–211.
16. *Шилов И.А.* О механизмах популяционного гомеостаза у животных // Успехи соврем. биол. 1967. Т. 64. Вып. 2. С. 333–351.
17. *Шилов И.А.* Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М.: Изд-во МГУ. 1977а. 263 с.
18. *Шилов И.А.* Об общих принципах экологических адаптаций // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. 1977б. Т. 10. С. 55–62.
19. *Шилов И.А.* Популяционный гомеостаз у животных // Бюллетень МОИП. Отд. биол. 1982. Т. 87. Вып. 4. С. 23–32.

20. Шиллов И.А. Стресс как экологическое явление // Зоол. журн. 1984. Т. 53. Вып. 6. С. 805–812.
21. Шишкин М.А. Индивидуальное развитие и эволюционная теория // Эволюция и биоэкологические кризисы. М.: Наука. 1987. С. 76–124.
22. Шмальгаузен И.И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М. – Л.: Издательство Академии наук СССР. 1938. 144 с. (Цит. по: Шмальгаузен И.И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М.: Наука. 1982. 383 с.)
23. Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции (теория стабилизирующего отбора). М.-Л.: Издательство Академии наук СССР, 16-я тип. треста Полиграфкнига в Москве. 1946. 396 с. (Цит. по: Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции (теория стабилизирующего отбора). М.: Наука. 1968. 451 с.)
24. Almasi B., Massa C., Jenni L., Roulin A. Exogenous corticosterone and melanin-based coloration explain variation in juvenile dispersal behaviour in the barn owl (*Tyto alba*) // PLoS ONE. 2021. V. 16. No. 9. P. e0256038. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0256038>
25. Andreassen H.P., Glorvigen P., Rémy A., Ims R.A. New views on how population-intrinsic and community-extrinsic processes interact during the vole population cycles // Oikos. 2013. V. 122. No. 4. P. 507–515. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2012.00238.x>
26. Badyaev A.V. Stress-induced variation in evolution: from behavioral plasticity to genetic assimilation // Proc. R. Soc. Lond., B. 2005. V. 272. P. 877–886. <https://doi.org/10.1098/rspb.2004.3045>
27. Badyaev A.V. Evolutionary significance of phenotypic accommodation in novel environments: an empirical test of the Baldwin effect // Philos. Trans. R. Soc. Lond., B. 2009. V. 364. No. 1520. P. 1125–1141. <https://doi.org/10.1098/rstb.2008.0285>
28. Baldwin J. A new factor in evolution. Am. Nat. 1896. V. 30. No. 354. P. 441–451.
29. Batsly G.O. Dynamics of small mammal populations: A review // Wildlife 2001: Populations / Eds. McCullough D.R., Barrett R.H. London. U.K.: Elsevier Applied Science. 1992. P. 831–850.
30. Belyaev D.K. Destabilizing selection as a factor in domestication // J. Hered. 1979. V. 70. P. 301–308.
31. Bernard C. Lectures on the phenomena common to animals and plants. Paris: J.B. Balliere and Son 1878. (Cit. from Bernard C., Lectures on the phenomena common to animals and plants / Trans. Hoff H.E., Guillemin R., Guillemin L. Springfield (IL): Charles C. Thomas. 1974.
32. Berryman A. (ed.) Population Cycles: a Case for Trophic Interaction. New York. USA: Oxford University Press. 2002. 192 p.
33. Berryman A.A., Arce M.L., Hawkins B.A. Population regulation, emergent properties, and a requiem for density dependence // Oikos. 2002. V. 99. No. 3. P. 600–606. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2002.12106.x>
34. Bian J.H., Du S.Y., Wu Y., et al. Maternal effects and population regulation: maternal density-induced reproduction suppression impairs offspring capacity in response to immediate environment in root voles *Microtus oeconomus* // J. Anim. Ecol. 2015. V. 84. No. 2. P. 326–36. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12307>
35. Bolnick D.I., Svanbäck R., Fordyce J.A., et al. The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization // Am. Nat. 2003. V. 161. P. 1–28. <https://doi.org/10.1086/343878>
36. Bošković A., Rando O.J. Transgenerational epigenetic inheritance // Annu. Rev. Genet. 2018. V. 52. P. 21–41. <https://doi.org/10.1146/annurev-genet-120417-031404>
37. Boonstra R. Population cycles in microtines: the senescence hypothesis // Evol. Ecol. 1994. V. 8. P. 196–219. <https://doi.org/10.1007/BF01238250>
38. Boonstra R. Reality as the leading cause of stress: rethinking the impact of chronic stress in nature. Funct. Ecol. 2013. V. 27. P. 11–23. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12008>
39. Boonstra R., Boag P.T. A test of the Chitty hypothesis: inheritance of life-history traits in meadow voles *Microtus pennsylvanicus* // Evolution. 1987. V. 41. No. 5. P. 929–947. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1987.tb05868.x>
40. Boonstra R., Hochachka W. Maternal effects and additive genetic inheritance in the collared lemming (*Dicrostonyx groenlandicus*) // Evol. Ecol. 1997. V. 11. P. 169–182. <https://doi.org/10.1023/A:1018447815825>
41. Boonstra R., Hogg I. Friends and strangers: a test of the Charnov-Finerty hypothesis // Oecologia. 1988. V. 77. No. 1. P. 95–100. <https://doi.org/10.1007/BF00380931>
42. Bradley A.J., McDonald I.R., Lee A.K. Stress and mortality in a small marsupial (*Antechinus stuartii*, Macleay) // Gen. Comp. Endocrinol. 1980. V. 40. P. 188–200. [https://doi.org/10.1016/0016-6480\(80\)90122-7](https://doi.org/10.1016/0016-6480(80)90122-7)
43. Branchi I., D'Andrea I., Fiore M., et al. Early social enrichment shapes social behavior and nerve growth factor and brain-derived neurotrophic factor levels in the adult mouse brain // Biol. Psychiatry. 2006. V. 60. P. 690–696. <https://doi.org/10.1016/j.biopsych.2006.01.005>
44. Brandt C.A. Social factors in immigration and emigration // Animal dispersal: Small mammals as a model / Eds. Stenseth N.C., Lidicker W.Z. Dordrecht: Springer. 1992. P. 96–141
45. Burggren W. Epigenetic inheritance and its role in evolutionary biology: reevaluation and new perspectives // Biology. 2016. V. 5. No. 24. P. 2–22. <https://doi.org/10.3390/biology5020024>
46. Cameron N., Del Corpo A., Diorio J., McAllister K., Sharma S., Meaney M.J. Maternal programming of sexual behavior and hypothalamic-pituitary-gonadal function in the female rat // PloS ONE. 2008a. V. 3 No. 5. P. e2210. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0002210>

47. *Cameron N.M., Shahrokh D., Del Corpo A., et al.* Epigenetic programming of phenotypic variations in reproductive strategies in the rat through maternal care // *J. Endocrinol.* 2008b. V. 20. No. 6. P. 795–801. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2826.2008.01725.x>
48. *Cannon W.B.* 1915, цит. по: *Cannon W.B.* Bodily changes in pain, hunger, fear and rage. New York: D. Appleton 1929. <https://doi.org/10.1037/10013-000>
49. *Cannon W.B.* Organization for physiological homeostasis // *Physiol. Rev.* 1929. V. 9. P. 399–431. <https://doi.org/10.1152/physrev.1929.9.3.399>
50. *Cannon W.B.* The wisdom of the body. New York: W.W. Norton. 1939. 312 p.
51. *Charnov L., Finerty J.P.* Vole population cycles: a case for kin-selection? // *Oecologia (Berlin)*. 1980. V. 45. P. 1–2. <https://doi.org/10.1007/BF00346698>
52. *Chatterjee N., Walker G.C.* Mechanisms of DNA damage, repair, and mutagenesis. Environmental and molecular mutagenesis. 2017. V. 58. P. 235–263. <https://doi.org/10.1002/em.22087>
53. *Chitty D.* Population processes in the vole and their relevance to general theory // *Can. J. Zool.* 1960. V. 38. P. 99–113. <https://doi.org/10.1139/z60-011>
54. *Chitty D.* The natural selection of self-regulatory behaviour in animal populations // *Proc. Ecol. Soc. Austral.* 1967. V. 2. P. 51–78.
55. *Christian J.J.* The adreno-pituitary system and population cycles in mammals // *J. Mammal.* 1950. V. 31. P. 247–259. <https://doi.org/10.2307/1375290>
56. *Christian J.J.* Endocrine adaptive mechanisms and the physiologic regulation of population growth // *Physiological Mammalogy*. V. 1. Eds. Mayer W.V., Gelder van R.G. New York: Academic Press. 1963. P. 189–359.
57. *Christian J.J.* Endocrine-behavioral negative feed-back responses to increased population density // *Colloq. Int. Centre Natl. Rech. Sci. Paris*. 1968. V. 173. P. 289–316.
58. *Christian J.J.* Population density and reproductive efficiency // *Biol. Reprod.* 1971. V. 4. P. 248–294. <https://doi.org/10.1093/biolreprod/4.3.248>
59. *Christian J.J.* Endocrine factors in population regulation // *Biosocial mechanisms of population regulation*. Eds. Cohen M.N., Malpass R.S., Klein H.G. New Haven: Yale University Press. 1980. P. 55–115.
60. *Cole F., Batzli G.* Influence of supplemental feeding on a vole population // *J. Mammal.* 1978. V. 59. P. 809–819. <https://doi.org/10.2307/1380145>
61. *Creel S., Dantzer B., Goymann W., Rubenstein D.R.* The ecology of stress: effects of the social environment // *Funct. Ecol.* 2013. V. 27. No. 1. P. 66–80. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2012.02029.x>
62. *Dallman M.F.* Stress by any other name // *Horm. Behav.* 2003. V. 43. No. 1. P. 18–20. [https://doi.org/10.1016/s0018-506x\(02\)00034-x](https://doi.org/10.1016/s0018-506x(02)00034-x)
63. *Del Cerro M.C., Pérez-Laso C., Ortega E., Martín J.L., Gómez F., Pérez-Izquierdo M.A., Segovia S.* Maternal care counteracts behavioral effects of prenatal environmental stress in female rats // *Behav. Brain Res.* 2010. V. 208. P. 593–60. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2010.01.003>
64. *Del Giudice M.* Fetal programming by maternal stress: Insights from a conflict perspective // *Psychoneuroendocrinology*. 2012. V. 37. No. 10. P. 1614–1629. <https://doi.org/10.1016/j.psyneuen.2012.05.014>
65. *Dickins T.E., Rahman Q.* The extended evolutionary synthesis and the role of soft inheritance in evolution // *Proc. R. Soc. Lond., B*. 2012. V. 279. P. 2913–2921. <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.0273>
66. *Duncan E.J., Gluckman P.D., Dearden P.K.* Epigenetics, plasticity and evolution: How do we link epigenetic change to phenotype? // *J. Exp. Zool. B. Mol. Dev. Evol.* 2014. V. 322. No.4. P. 208–220. <https://doi.org/10.1002/jez.b.22571>
67. *Edwards P.D., Frenette-Ling C., Palme R., Boonstra R.* A mechanism for population self-regulation: Social density suppresses GnRH expression and reduces reproductivity in voles // *J. Anim. Ecol.* 2021a. V. 90. No. 4. P. 784–795. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13430>
68. *Edwards P.D., Lavergne S.G., McCaw L.K., Wijenayake S., Boonstra R., McGowan P.O., Holmes M.M.* Maternal effects in mammals: broadening our understanding of offspring programming // *Front. Neuroendocrinol.* 2021b. V. 62. P. 100924. <https://doi.org/10.1016/j.yfrne.2021.100924>
69. *Eldar A., Chary V.K., Xenopoulos P., et al.* Partial penetrance facilitates developmental evolution in bacteria // *Nature*. 2009. V. 460. No. 7254. P. 510–514. <https://doi.org/10.1038/nature08150>
70. *Eldredge N., Gould S.J.* Punctuated equilibria: An alternative to phyletic gradualism / Ed. Schopf T.J.M. Models in Paleobiology. 1972. San Francisco, CA: Freeman Cooper. P. 82–115.
71. *Elton C.S.* Periodic fluctuations in number of animals: their causes and effects // *Brit. Journ. for Exp. Biology*. 1924. V. 2. P. 119–163.
72. *Emlen S.T.* An evolutionary theory of the family // *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 1995. V. 92. No. 18. P. 8092–8099. <https://doi.org/10.1073/pnas.92.18.8092>
73. *Ergon T., Lambin X., Stenseth N.C.* Life-history traits of voles in a fluctuating population respond to the immediate environment // *Nature*. 2001. V. 411. P. 1043–1045. <https://doi.org/10.1038/35082553>
74. *Fish E.W., Shahrokh D., Bagot R., et al.* Epigenetic programming of stress responses through variations in maternal care // *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 2004. V. 1036. No. 1. P. 167–180. <https://doi.org/10.1196/annals.1330.011>

75. *Frias-Laserre D., Villagra C.A.* The importance of ncRNAs as epigenetic mechanisms in phenotypic variation and organic evolution // *Front. Microbiol.* 2017. V. 8. P. 2483. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.02483>
76. *Galhardo R.S., Hastings P.J., Rosenberg S.M.* Mutation as a stress response and the regulation of evolvability // *Crit. Rev. Biochem. Mol. Biol.* 2007. V. 42. No. 5. P. 399–435. <https://doi.org/10.1080/10409230701648502>
77. *Gapp K., von Ziegler L., Tweedie-Cullen R.Y., Mansuy I.M.* Early life epigenetic programming and transmission of stress-induced traits in mammals: how and when can environmental factors influence traits and their transgenerational inheritance? // *Bioessays.* 2014. V. 36. No. 5. P. 491–502. <https://doi.org/10.1002/bies.201300116>
78. *Gardner A.* The genetical theory of multilevel selection // *J. Evol. Biol.* 2015. V. 28. No.2, P. 305–319. <https://doi.org/10.1111/jeb.12566>
79. *Goldstein D.S.* The autonomic nervous system in health and disease. New York: Marcel Dekker, Inc. 2001. 618 p.
80. *Goldstein D.S., Kopin I.J.* Evolution of concepts of stress // *Stress.* 2007. V. 10. No. 2. P. 109–120. <https://doi.org/10.1080/10253890701288935>
81. *Goldstein D.S., McEwen B.* Allostatic, homeostats, and the nature of stress // *Stress.* 2002. V. 5. P. 55–58. <https://doi.org/10.1080/102538902900012345>
82. *Goodnight C.J.* Multilevel selection theory and evidence: a critique of Gardner, 2015 // *J. Evol. Biol.* 2015. V. 28. No. 9. P. 1734–1746. <https://doi.org/10.1111/jeb.12685>
83. *Graham J.H., Freeman D.C., Emlen J.M.* Developmental stability: a sensitive indicator of populations under stress // ASTM special technical publication. 1993. V. 1179. P. 136–136.
84. *Graham J.H., Raz S., Hel-Or H., Nevo E.* Fluctuating asymmetry: methods, theory, and applications // *Symmetry.* 2010. V. 2. No. 2. P. 466–540. <https://doi.org/10.3390/sym2020466>
85. *Griffiths B.B., Hunter R.G.* Neuroepigenetics of stress // *Neuroscience.* 2014. V. 275. P. 420–435. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2014.06.041>
86. *Hamada H., Matthews S.G.* Prenatal programming of stress responsiveness and behaviours: Progress and perspectives // *J. Neuroendocrinol.* 2019. V. 31. № 3. P. e12674. <https://doi.org/10.1111/jne.12674>
87. *Hanski I.A.* Density dependence, regulation and variability in animal populations // *Philos. Trans. R. Soc. Lond., B.* 1990. V. 330. No. 1257. P. 141–150.
88. *Hanski I., Henttonen H., Korpimäki E., et al.* Small-rodent dynamics and predation // *Ecology.* 2001. V. 82. No. 6. P. 1505–1520. <https://doi.org/10.2307/2679796>
89. *Hanski I., Henttonen H.* Population cycles in small rodents in Fennoscandia / Ed. Berryman A. *Population Cycles: a Case for Trophic Interactions.* Oxford, UK. Oxford University Press. 2002. P. 44–68.
90. *Hoffmann A.A., Hercus M.J.* Environmental stress as an evolutionary force // *Bioscience.* 2000. V. 50. № 3. P. 217–226. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2000\)050\[0217:esaaef\]2.3.co;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2000)050[0217:esaaef]2.3.co;2)
91. *Huitu O., Koivula M., Korpimäki E., et al.* Winter food supply limits growth of northern vole populations in the absence of predation // *Ecology.* 2003. V. 84. P. 2108–2118. <https://www.jstor.org/stable/3450035>
92. *Hunter R.G.* Epigenetic effects of stress and corticosteroids in the brain // *Front. Cell. Neurosci.* 2012. V. 6. No. 18. P. 1–8. <https://doi.org/10.3389/fncel.2012.00018>
93. *Hunter R.G., McEwen B.S.* Stress and anxiety across the lifespan: structural plasticity and epigenetic regulation // *Epigenomics.* 2013. V. 5. No. 2. P. 177–194. <https://doi.org/10.2217/epi.13.8>
94. *Inchausti P., Ginzburg L.R.* Small mammals cycles in northern Europe: patterns and evidence for maternal effect hypothesis // *J. Anim. Ecol.* 1998. V. 67. P. 180–194.
95. *Inchausti P., Ginzburg L.R.* Maternal effects mechanism of population cycling: a formidable competitor to the traditional predator-prey view // *Philos. Trans. R. Soc. Lond., B.* 2009. V. 364. P. 1117–1124. <https://doi.org/10.1098/rstb.2008.0292>
96. *Ingelsson-Filpula W.A., Bloskie T., Storey K.B.* Epigenetics and the extreme stress response // *Epigenetics, Development, Ecology and Evolution.* Ed. L.M. Vaschetto. Switzerland: Springer Nature Switzerland AG. 2022. P. 177–213.
97. *Ims R.A.* Kinship and origin effects on dispersal and space sharing in *Clethrionomys rufocanus* // *Ecology.* 1989. V. 70. P. 607–616. <https://doi.org/10.2307/1940212>
98. *Jablonka E.* The evolutionary implications of epigenetic inheritance // *Interface Focus* 2017. V. 7. No. 5. P. 20160135. <https://doi.org/10.1098/rsfs.2016.0135>
99. *Jaenisch R., Bird A.* Epigenetic regulation of gene expression: how the genome integrates intrinsic and environmental signals // *Nat. Genet.* 2003. V. 33. P. 245–254. <https://doi.org/10.1038/ng1089>
100. *Johnsen K., Devineau O., Andreassen H.P.* Phase- and season-dependent changes in social behaviour in cyclic vole populations // *BMC Ecol.* 2019. V. 19. No. 1. P. 5. <https://doi.org/10.1186/s12898-019-0222-3>
101. *Kawata M.* Fluctuating populations and kin interaction in mammals // *Trends Ecol. Evol.* 1990. V. 5. P. 17–20. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(90\)90007-Z](https://doi.org/10.1016/0169-5347(90)90007-Z)
102. *Kelt D.A., Heske E.J., Lambin X., et al.* Advances in population ecology and species interactions in mammals // *J. Mammal.* 2019. V. 100. No. 3. P. 965–1007. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyz017>

103. *Klemola T., Koivula M., Korpimäki E., Norrdahl K.* Experimental tests of predation and food hypotheses for population cycles of voles // *Proc. R. Soc. Lond., B.* 2000. V. 267. P. 351–356. <https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1008>
104. *Klemola T., Pettersen T., Stenseth N.C.* Trophic interactions in population cycles of voles and lemmings // *Adv. Ecol. Res.* 2003. V. 33. P. 75–116. [https://doi.org/10.1016/S0065-2504\(03\)33010-7](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(03)33010-7)
105. *Krebs C.J.* A review of the Chitty hypothesis of population regulation // *Can. J. Zool.* 1978. V. 56. No. 12. P. 2463–2480. <https://doi.org/10.1139/z78-33>
106. *Krebs C.J.* Population cycles revisited // *J. Mammal.* 1996. V. 77. No. 1. P. 8–24. <https://doi.org/10.2307/1382705>
107. *Krebs C.J.* Two complementary paradigms for analysing population dynamics // *Philos. Trans. R. Soc. Lond., B.* 2002. V. 357. P. 1211–1219. <https://doi.org/10.1098/rstb.2002.1122>
108. *Krebs C.J.* Population dynamics of large and small mammals: Graeme Caughley’s grand vision // *Wildl. Res.* 2009. V. 36. P. 1–7. <https://doi.org/10.1071/WR08004>
109. *Krebs C.J.* Population fluctuations in rodents. Chicago, IL: University of Chicago Press. 2013. 306 p.
110. *Krebs C.J., Myers J.H.* Population cycles in small mammals // *Adv. Ecol. Res.* 1974. V. 8. P. 267–399. [http://dx.doi.org/10.1016/S0065-2504\(08\)60280-9](http://dx.doi.org/10.1016/S0065-2504(08)60280-9)
111. *Krebs C.J., Boonstra R., Boutin S.* Using experimentation to understand the 10-year snowshoe hare cycle in the boreal forest of North America // *J. Anim. Ecol.* 2018. V. 87. P. 87–100. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12720>
112. *Laland K.N., Uller T., Feldman M.W., et al.* The extended evolutionary synthesis: its structure, assumptions and predictions // *Philos. Trans. R. Soc. Lond., B.* 2015. V. 282. P. 1–14. <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.1019>
113. *Lambin X., Krebs C.J.* Can changes in female relatedness influence microtine population dynamics // *Oikos.* 1991. V. 61. P. 126–132. <https://doi.org/10.2307/3545414>
114. *Lanciano S., Mirouze M.* Transposable elements: all mobile, all different, some stress responsive, some adaptive? // *Curr. Opin. Genet. Dev.* 2018. V. 49. P. 106–114. <https://doi.org/10.1016/j.gde.2018.04.002>
115. *Leary R.F., Allendorf F.W.* Fluctuating asymmetry as an indicator of stress: implications for conservation biology // *Trends Ecol. Evol.* 1989. V. 4. No. 7. P. 214–217. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(89\)90077-3](https://doi.org/10.1016/0169-5347(89)90077-3)
116. *Lee A.K., McDonald I.R.* Stress and population regulation in small mammals. *Oxf. Rev. Reprod. Biol.* 1985. V. 7. P. 261–304.
117. *Leigh Jr. E.G.* Levels of Selection, potential conflicts, and Their resolution: The role of the “Common Good” // *Levels of selection in evolution.* Ed. Keller L. Princeton. N. J.: Princeton Univ. Press. 1999. P. 15–30.
118. *Lennartsson A., Ekwall K.* Histone modification patterns and epigenetic codes // *Biochim. Biophys. Acta.* 2009. V. 1790. No. 9. P. 863–868. <https://doi.org/10.1016/j.bbagen.2008.12.006>
119. *Lidicker Jr. W.Z.* The role of dispersal in the demography of small mammals // *Small mammals: their productivity and population dynamics.* Eds. Golley F.B., Petruszewicz K., Ryszkowski L. London: Cambridge University Press. 1975. P. 103–128.
120. *Lidicker Jr. W.Z.* Regulation of numbers in small mammal populations: historical reflections and a synthesis // *Populations of small mammals under natural conditions.* Pymatuning Lab. Ecol. Special Publ. Series. V. 5. Pittsburgh: Univ. of Pittsburgh. 1978. P. 122–141.
121. *Lidicker W.Z.* Solving the enigma of microtine “cycles” // *J. Mammal.* 1988. V. 69. P. 225–235.
122. *Lidicker W.Z.* A food web/landscape interaction model for microtine rodent density cycles // *Oikos.* 2000. V. 91. P. 435–445. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2000.910304.x>
123. *Loison L.* Epigenetic inheritance and evolution: a historian’s perspective. *Philosophical Trans. R. Soc. Lond. B.* 2021. V. 376. P. 20200120. <https://doi.org/10.1098/rstb.2020.0120>
124. *Long Y., Wang X., Youmans D.T., Cech T.R.* How do lncRNAs regulate transcription? // *Sci. Adv.* 2017. V. 3. No. 9. P. eaao2110. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aao2110>
125. *Love A.C., Wagner G.P.* Co-option of stress mechanisms in the origin of evolutionary novelties // *Evolution.* 2022. V. 76. No. 3. P. 394–413. <https://doi.org/10.1111/evo.14421>
126. *Love O.P., Williams T.D.* The adaptive value of stress-induced phenotypes: effects of maternally derived corticosterone on sex-biased investment, cost of reproduction, and maternal fitness // *American Naturalist.* 2008a. V. 172. P. E135–E149. <https://doi.org/10.1086/590959>
127. *Love O.P., Williams T.D.* Plasticity in the adrenocortical response of a free-living vertebrate: the role of pre- and post-natal developmental stress // *Horm. Behav.* 2008b. V. 54. P. 496–505. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2008.01.006>
128. *Love O.P., McGowan P., Sheriff M.J.* Maternal adversity and ecological stressors in natural populations: the role of stress axis programming in individuals, with implications for populations and communities // *Func. Ecol.* 2013. V. 27. P. 81–92. <https://doi.org/10.2307/23480535>
129. *Lukas D., Clutton-Brock T.* Life histories and the evolution of cooperative breeding in mammals // *Proc. R. Soc. Lond., B.* 2012. V. 279. No. 1744. P. 4065–4070. <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.1433>
130. *Maag N., Cozzi G., Bateman A., et al.* Cost of dispersal in a social mammal: body mass loss and increased stress // *Proc. R. Soc. Lond., B.* 2019 V. 286. No. 1896. P. 20190033. <https://doi.org/10.1098/rspb.2019.0033>

131. *Marcström V., Kenward R.E., Engren E.* The impact of predation on boreal tetraonids during vole cycles: An experimental study // *J. Anim. Ecol.* 1988. V. 57. P. 859–872. <https://doi.org/10.2307/5097>
132. *Maron J.L., Pearson D.E., Fletcher Jr. R.J.* Counterintuitive effects of largescale predator removal on a midlatitude rodent community // *Ecology.* 2010. V. 91. P. 3719–3728. <https://doi.org/10.1890/10-0160.1>
133. *Matrisciano F., Tueting P., Dalal I., et al.* Epigenetic modifications of GABAergic interneurons are associated with the schizophrenia-like phenotype induced by prenatal stress in mice // *Neuropharmacology.* 2013. V. 68. P. 184–194. <https://doi.org/10.1016/j.neuropharm.2012.04.013>
134. *Matthysen E.* Density-dependent dispersal in birds and mammals // *Ecography.* 2005. V. 28. No. 3. P. 403–416. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2005.04073.x>
135. *McEwen B.S.* Stress, adaptation, and disease: Allostasis and allostatic load // *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 1998. V. 840. No. 1. P. 33–44. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.1998.tb09546.x>
136. *McEwen B.S.* Allostasis and Allostatic Load: Implications for Neuropsychopharmacology // *Neuropsychopharmacol.* 2000. V. 22. P. 108–124. [https://doi.org/10.1016/S0893-133X\(99\)00129-3](https://doi.org/10.1016/S0893-133X(99)00129-3)
137. *McEwen B.S.* Protective and damaging effects of the mediators of stress and adaptation: Allostasis and allostatic load // *Allostasis, homeostasis, and the costs of physiological adaptation.* Ed. Schulkin Jay. Cambridge. UK: Cambridge University Press. 2004. P. 65–98.
138. *McEwen B.S.* 2007. Physiology and neurobiology of stress and adaptation: Central role of the brain // *Physiol. Rev.* V. 87. No. 3. P. 873–904. <https://doi.org/10.1152/physrev.00041.2006>
139. *McEwen B.S.* Brain on stress: how the social environment gets under the skin // *PNAS.* 2012. V. 109. No. 2. P. 17180–17186. <https://doi.org/10.1073/pnas.1121254109>
140. *McEwen B.S.* In pursuit of resilience: stress, epigenetics, and brain plasticity // *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 2016. V. 1373. No. 1. P. 56–64. <https://doi.org/10.1111/nyas.13020>
141. *McEwen B.S., Bowles N.P., Gray J.D., et al.* Mechanisms of stress in the brain. 2015. *Nat. Neurosci.* V. 18. No. 10. P. 1353–1363. <https://doi.org/10.1038/nn.4086>
142. *McEwen B.S., Eiland L., Hunter R.G., Miller M.M.* Stress and anxiety: Structural plasticity and epigenetic regulation as a consequence of stress // *Neuropharmacology.* 2012. V. 62. P. 3–12. <https://doi.org/10.1016/j.neuropharm.2011.07.014>
143. *McEwen B.S., Morrison J.H.* The brain on stress: vulnerability and plasticity of the prefrontal cortex over the life course // *Neuron.* 2013. V. 79. No. 1. P. 16–29. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2013.06.028>
144. *McEwen B.S., Wingfield J.C.* The concept of allostasis in biology and biomedicine // *Horm. Behav.* 2003. V. 43. P. 2–15. [https://doi.org/10.1016/s0018-506x\(02\)00024-7](https://doi.org/10.1016/s0018-506x(02)00024-7)
145. *McEwen B.S., Wingfield J.C.* Allostasis and allostatic load // *Encyclopedia of Stress,* 2nd edn. Ed. Fink G.N.Y.: Academic Press. 2007. P. 135–141.
146. *McEwen B.S., Wingfield J.C.* What is in a name? Integrating homeostasis, allostasis and stress // *Horm. Behav.* 2010. V. 57. P. 105–111. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2009.09.011>
147. *McGowan P.O., Matthews S.G.* Prenatal stress, glucocorticoids, and developmental programming of the stress response // *Endocrinology.* 2018. V. 159. No. 1. P. 69–82. <https://doi.org/10.1210/en.2017-00896>
148. *McGowan P.O., Suderman M., Sasaki A., et al.* Broad epigenetic signature of maternal care in the brain of adult rats // *PLoS ONE.* 2011. V. 6. P. e14739. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0014739>
149. *MacLeod K.J., English S., Ruuskanen S.K., Taborsky B.* Stress in the social context: a behavioural and evolutionary perspective // *J. Exp. Biol.* 2023. V. 226. No. 15. P. jeb245829. <https://doi.org/10.1242/jeb.245829>
150. *Mérot C., Oomen R.A., Tigano A., Wellenreuther M.* A roadmap for understanding the evolutionary significance of structural genomic variation // *Trends Ecol. Evol.* 2020. V. 35. P. 561–572. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2020.03.002>
151. *Mojica E.A., Kültz D.* Physiological mechanisms of stress-induced evolution // *J. Exp. Biol.* 2022. V. 225 (Suppl_1). P. jeb243264. <https://doi.org/10.1242/jeb.243264>
152. *Montgomery W.I.* Molecular mechanisms of self-regulation in multiannual rodent populations: Experimental test of an updated hypothesis // *J. Anim. Ecol.* 2021. V. 90. No. 4. P. 780–783. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13458>
153. *Mueller B.R., Bale T.L.* Sex-specific programming of offspring emotionality after stress early in pregnancy // *J. Neurosci.* 2008. V. 28. No. 36. P. 9055–9065. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1424-08.2008>
154. *Murgatroyd C., Patchev A.V., Wu Y., et al.* Dynamic DNA methylation programs persistent adverse effects of early-life stress // *Nat. Neurosci.* 2009. V. 12. P. 1559–1566. <https://doi.org/10.1038/nn.2436>
155. *Münkemüller T., Johst K.* How does intraspecific density regulation influence metapopulation synchrony and persistence? // *J. Theor. Biol.* 2007. V. 245. No. 3. P. 553–563. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2006.10.020>
156. *Myers J.H.* Population cycles: generalities, exceptions and remaining mysteries // *Proc. R. Soc., B.* 2018. V. 285. No. 1875. P. 20172841. <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.2841>
157. *Nevo E., 2001.* Evolution of genome–phenome diversity under environmental stress // *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 2018. V. 98. No. 11. P. 6233–6240. <https://doi.org/10.1073/pnas.101109298>

158. *Novikov E., Moshkin M.* Sexual maturation, adrenocortical function and population density of red-backed vole, *Clethrionomys rutilus* (Pall.) // *Mammalia*. 1998. V. 62. No. 4. P. 529–540. <https://doi.org/10.1515/mamm.1998.62.4.529>
159. *Okasha S.* Evolution and the levels of selection. Oxford. U. K.: Clarendon Press. 2006. 288 p.
160. *Oli M.K.* Population cycles in voles and lemmings: state of the science and future directions // *Mamal. Rev.* 2019. V. 49. No. 3. P. 226–239. <https://doi.org/10.1111/mam.12156>
161. *Oleksyk T.K., Novak J.M., Purdue J.R., et al.* High levels of fluctuating asymmetry in populations of *Apodemus flavicollis* from the most contaminated areas in Chernobyl // *J. Environ. Radioact.* 2004. V. 73. No. 1. P. 1–20. <https://doi.org/10.1016/j.jenvrad.2003.07.001>
162. *Ostfeld R.S., Canham C.D., Pugh S.R.* Intrinsic density-dependent regulation of vole populations // *Nature*. 1993. V. 366. P. 259–261. <https://doi.org/10.1038/366259a0>
163. *Palmer A.R., Strobeck C.* Fluctuating asymmetry: measurement, analysis, patterns // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 1986. V. 17. P. 391–421. <http://www.jstor.org/stable/2097002>
164. *Parsons P.A.* Fluctuating asymmetry: an epigenetic measure of stress // *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* 1990. V. 65. No. 2. P. 131–145. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185x.1990.tb01186.x>
165. *Parsons P.A.* Fluctuating asymmetry: a biological monitor of environmental and genomic stress // *Heredity*. 1992. V. 68. P. 361–364. <https://doi.org/10.1038/hdy.1992.51>
166. *Pellestor F., Gatinois V.* Chromoanagenesis: a piece of the macroevolution scenario // *Mol. Cytogenet.* 2020. V. 13. No. 3. P. 1–9. <https://doi.org/10.1186/s13039-020-0470-0>
167. *Pena C.J., Monk C., Champagne F.A.* Epigenetic effects of prenatal stress on 11beta-hydroxysteroid dehydrogenase-2 in the placenta and fetal brain // *PLoS ONE*. 2012. V. 7. No. 6. P. e39791. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0039791>
168. *Potticary A.L., Morrison E.S., Badyaev A.V.* Turning induced plasticity into refined adaptations during range expansion // *Nat. Commun.* 2020. V. 11. No. 1. P. 3254. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-16938-7>
169. *Prevedello J.A., Dickman C.R., Vieira M.V., Vieira E.M.* Population responses of small mammals to food supply and predators: a global meta-analysis // *J. Anim. Ecol.* 2013. V. 82. P. 927–936. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12072>
170. *Pugh S.R., Tamarin R.H.* A test of Charnov and Finerty hypothesis of population regulation in meadow voles // *Social systems and population cycles in voles*. Eds. Tamarin R.H., Ostfeld R.S., Pugh S.R., Bujalska G. Basel, Boston, Berlin: Birkhäuser Verlag. 1990. P. 111–120.
171. *Radchuk V., Ims R.A., Andreassen H.P.* From individuals to population cycles: the role of extrinsic and intrinsic factors in rodent populations // *Ecology*. 2016. V. 97. P. 720–732. <https://doi.org/10.1890/15-0756.1>
172. *Rogovin K., Randall J.A., Kolosova I., Vasilieva N.Y., Moshkin M.* Social influences on the morpho – physiological characteristics of young males in groups of great gerbils (*Rhombomys opimus*) in a high density population: a case study // *Acta Zool. Sin.* 2006. V. 52. No. 3. P. 454–461.
173. *Rogovin K.A., Randall J.A., Kolosova I.E., Moshkin M.P.* Long-term dynamics of corticosterone in male great gerbils (*Rhombomys opimus* Licht): Effects of environment and social demography // *Physiol. Biochem. Zool.* 2008. V. 81. No. 5. P. 612–626. <https://doi.org/10.1086/588757>
174. *Romero L.M., Wingfield J.* Tempests, Poxes, Predators, and People: Stress in Wild Animals and How They Cope. Oxford, U.K.: Oxford University Press. 2015. 614 p.
175. *Roth T.L., Lubin F.D., Funk A.J., Sweatt J.D.* Lasting epigenetic influence of early-life adversity on the BDNF gene // *Biol. Psychiatry*. 2009. V. 65. P. 760–769. <https://doi.org/10.1016/j.biopsych.2008.11.028>
176. *Sánchez-Chardi A., García-Pando M., López-Fuster M.J.* Chronic exposure to environmental stressors induces fluctuating asymmetry in shrews inhabiting protected Mediterranean sites // *Chemosphere*. 2013. V. 93. No. 6. P. 916–923. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2013.05.056>
177. *Sapolsky R.M.* Stress, the aging brain, and the mechanisms of neuron death. Cambridge, Mass.: MIT Press. 1992. 429 p.
178. *Sapolsky R.M.* Glucocorticoids, the evolution of the stress-response, and the primate predicament // *Neurobiol. Stress*. 2021. V. 14. P. 100320. <https://doi.org/10.1016/j.ynstr.2021.100320>
179. *Sazykin I.S., Sazykina M.A.* The role of oxidative stress in genome destabilization and adaptive evolution of bacteria // *Gene*. 2023. V. 857. P. 147170. <https://doi.org/10.1016/j.gene.2023.147170>
180. *Schirmer A., Hoffmann J., Eccard J.A., Dammhahn M.* My niche: individual spatial niche specialization affects within-and between-species interactions // *Proc. R. Soc., B*. 2020. V. 287. No. 1918. P. 20192211. <https://doi.org/10.1098/rspb.2019.2211>
181. *Selye H.* A syndrome produced by diverse nocuous agents // *Nature*. (London). 1936. V. 138. P. 32–34. <https://doi.org/10.1038/138032a0>
182. *Selye H.* The Physiology and Pathology of Exposure to Stress, A treatise based on the concepts of the General-Adaptation-Syndrome and the Diseases of Adaptation. Montreal, Canada: ACTA, Inc. Medical Publishers. 1950. 822 p.
183. *Selye H.* The stress of life. New York: McGraw-Hill. 1956. 325 p.

184. *Selye H.* Stress without distress. New York: New American Library. 1974. 193 p.
185. *Selye H.* The stress concept today // Handbook on Stress and Anxiety. Contemporary Knowledge, theory and Treatment. Eds. Kutash I.L., Schlesinger L.B. San Francisco: Jossey-Bass. 1981. P. 127–143.
186. *Sheriff M.J., Love O.P.* Determining the adaptive potential of maternal stress // *Ecol. Lett.* 2013. V. 16. P. 271–280. <https://doi.org/10.1111/ele.12042>
187. *Sheriff M.J., Krebs C.J., Boonstra R.* The sensitive hare: sublethal effects of predator stress on reproduction in snowshoe hares // *J. Anim. Ecol.* 2009. V. 78. P. 1249–1258. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2009.01552.x>
188. *Sheriff M.J., Krebs C.J., Boonstra R.* The ghosts of predators past: population cycles and the role of maternal programming under fluctuating predation risk // *Ecology*. 2010. V. 91. P. 2983–2994. <https://doi.org/10.1890/09-1108.1>
189. *Sheriff M.J., Krebs C.J., Boonstra R.* From process to pattern: how fluctuating predation risk impacts the stress axis of snowshoe hares during the 10-year cycle // *Oecologia*. 2011. V. 166. P. 593–605. <https://doi.org/10.1007/s00442-011-1907-2>
190. *Sheriff M.J., McMahon E.K., Krebs C.J., Boonstra R.* Predator-induced maternal stress and population demography in snowshoe hares: the more severe the risk, the longer the generational effect // *J. Zool.* 2015. V. 296. P. 305–310. <https://doi.org/10.1111/jzo.12249>
191. *Sinclair A.R.E.* Population regulation in animals // Ecological concepts. Ed. Cherrett J.M. Oxford. U.K.: Blackwell Scientific Publications. 1989. P. 197–241.
192. *Skinner M.K.* Environmental epigenetics and a unified theory of the molecular aspects of evolution: a neo-Lamarckian concept that facilitates neo-Darwinian evolution // *Genome biology and evolution*. 2015. V. 7. No. 5. P. 1296–1302. <https://doi.org/10.1093/gbe/evv073>
193. *St.-Cyr S., McGowan P.O.* Adaptation or pathology? The role of prenatal stressor type and intensity in the developmental programming of adult phenotype // *Neurotoxicol. Teratol.* 2018. V. 66. P. 113–124. <https://doi.org/10.1016/j.ntt.2017.12.003>
194. *Stenseth N.C.* Population cycles in voles and lemmings: density dependence and phase dependence in a stochastic world // *Oikos*. 1999. V. 87. P. 427–461. <https://doi.org/10.2307/3546809>
195. *Stenseth N.C., Lomnicki A.* On the Charnov-Finerty hypothesis: the unproblematic transition from docile to aggressive and the problematic transition from aggressive to docile // *Oikos*. 1990. V. 58. P. 234–238. <https://doi.org/10.2307/3545431>
196. *Stenseth N.C., Saiton T., Yoccoz N.G.* Frontiers in population ecology of microtine rodents: A pluralistic approach to the study of population ecology // *Popul. Ecol.* 1998. V. 40. No. 1. P. 5–20. <https://doi.org/10.1007/BF02765218>
197. *Sterling P., Eyer M.* Allostasis: A new paradigm to explain arousal pathology // Handbook of Life Stress, Cognition and Health. Eds. Fisher S., Reason J. New York: John Wiley & Sons. 1988. P. 629–649.
198. *Sundell J., Ylönen H., Haapakoski M.* Do phase-dependent life history traits in cyclic voles persist in a common environment? // *Oecologia*. 2019. V. 190. P. 399–410. <https://doi.org/10.1007/s00442-019-04410-3>
199. *Thorson J.L.M., Skinner M.K.* Role of environmentally induced epigenetic transgenerational inheritance in evolutionary biology // *Epigenetics, Development, Ecology and Evolution*. Ed. Vaschetto L.M. Cham: Springer International Publishing. 2022. P. 109–122.
200. *Turchin P.* Complex Population Dynamics. New Jersey, USA: Princeton University Press. 2003. 450 p.
201. *Van Cann J., Koskela E., Mappes T., et al.* Intergenerational fitness effects of the early life environment in a wild rodent // *J. Anim. Ecol.* 2019. V. 88. P. 1355–1365. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13039>
202. *Vaschetto L.M.* An introduction to epigenetics, development, ecology, and evolution // *Epigenetics, Development, Ecology and Evolution*. Ed. Vaschetto L.M. Cham: Springer International Publishing. 2022. P. 1–4.
203. *Vogt G.* Epigenetics and phenotypic plasticity in animals response // *Epigenetics, Development, Ecology and Evolution*. Ed. Vaschetto L.M. Cham: Springer International Publishing. 2022. P. 36–108.
204. *Waddington C.H.* Canalization of development and the inheritance of acquired characters // *Nature*. 1942. V. 150. № 3811. P. 563–565. <https://doi.org/10.1038/150563a0>
205. *Waddington C.H.* Genetic assimilation of an acquired character // *Evolution*. 1953. V. 7. No. 2. P. 118–126. <http://www.jstor.org/stable/2405747>
206. *Wade M.J.* Adaptation in Metapopulations: How interaction changes evolution. Chicago (Illinois): University of Chicago Press. 2016. 260 p.
207. *Wang L., Liu Z., Lin H., et al.* Epigenetic regulation of left–right asymmetry by DNA methylation // *The EMBO journal*. 2017. V. 36. No. 20. P. 2987–2997. <https://doi.org/10.15252/embj.201796580>
208. *Weaver I.C., Cervoni N., Champagne F.A., et al.* Epigenetic programming by maternal behavior // *Nat. Neurosci.* 2004. V. 7. P. 847–854. <https://doi.org/10.1038/nn1276>
209. *Weinstock M.* The potential influence of maternal stress hormones on development and mental health of the offspring // *Brain Behav. Immun.* 2005. V. 19. P. 296–308. <https://doi.org/10.1016/j.bbi.2004.09.006>
210. *Weinstock M.* The long-term behavioural consequences of prenatal stress // *Neurosci. Biobehav. Rev.* 2008. V. 32. № 6. P. 1073–1086. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2008.03.002>
211. *Wiens J.A.* On group selection and Wynne-Edwards' hypothesis // *Am. Sci.* 1966. V. 54. No. 3. P. 273–287.

212. *Wilson D.S., Wilson E.O.* Rethinking the theoretical foundation of sociobiology // *Q. Rev. Biol.* 2007. V. 82. No. 4. P. 327–348. <https://doi.org/10.1086/522809>
213. *Wilson D.S., Wilson E.O.* Evolution “for the Good of the Group”: The process known as group selection was once accepted unthinkingly, then was widely discredited; it’s time for a more discriminating assessment // *Am. Sci.* 2008. V. 96. No. 5. P. 380–389. <http://www.jstor.org/stable/27859205>
214. *Wolff J.O.* 1997. Population regulation in mammals: An evolutionary perspective // *J. Anim. Ecol.* V. 66. P. 1–13. <https://doi.org/10.2307/5959>
215. *Wright B.E.* Stress – directed adaptive mutations and evolution // *Molecular microbiology.* V. 52. No. 3. 2004. P. 643–650. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2958.2004.04012.x>
216. *Wynne-Edwards V.S.* Animal dispersion in relation to social behaviour. N.Y.: Hafner Publ. Co. 1962. 653 p.
217. *Yakushov V.D., Sheftel B.I.* Are population cycles recovering? // *Integr. Zool.* 2024. V. 19. No. 3. P. 538–547. <https://doi.org/10.1111/1749-4877.12770>
218. *Yi S.V., Goodisman M.A.D.* The impact of epigenetic information on genome evolution // *Philos. Trans. R. Soc. Lond., B.* 2021. V. 376. No. 1826. P. 20200114. <https://doi.org/10.1098/rstb.2020.0114>
219. *Ylönen H., Mappes T., Viitala J.* Female relatedness and microtine population dynamics: experience from cyclic populations // *Ann. Zool. Fenn.* 1993. V. 30. P. 77–80. <http://www.jstor.org/stable/23735358>
220. *Zakharov V.M., Yablokov A.V.* Developmental homeostasis in natural populations of mammals: phenetic approach // *Acta Theriol. Suppl.* 1997. V. 4. P. 9–16.
221. *Zakharov V.M., Trofimov I.E.* Fluctuating asymmetry as an indicator of stress // *Emerg. Top. Life Sci.* 2022. V. 6. No. 3. P. 295–301. <https://doi.org/10.1042/ETLS20210274>
222. *Zakharov V.M., Pankakoski E., Sheftel B.I., et al.* Developmental stability and population dynamics in the common shrew, *Sorex araneus* // *Amer. Natur.* 1991. V. 138. No. 4. P. 797–810. <https://doi.org/10.1086/285253>
223. *Zakharov V.M., Trofimov I.E., Sheftel B.I.* Fluctuating asymmetry and population dynamics of the common shrew, *Sorex araneus*, in central Siberia under climate change conditions // *Symmetry.* 2020. V. 12. No. 12. P. 1960. <https://doi.org/10.3390/sym12121960>
224. *Zakharov V.M., Trofimov I.E., Yakushov V.D., Sheftel B.I.* Developmental stability, population dynamics, and climate change, with particular reference to the common shrew (*Sorex araneus* L. 1758) in Central Siberia // *Biol. Bull.* 2023. V. 50 (Suppl 1). S19–S24. <https://doi.org/10.1134/S1062359023601209>

Сведения об авторе

Константин Александрович Роговин – д-р биол. наук, в.н.с. лаборатории Популяционной экологии, Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Российская Федерация;
 E-mail: krogovin@yandex.ru
<https://orcid.org/0000-0002-8854-4445>

Нина Юрьевна Васильева – канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории Сравнительной этологии и биокоммуникации, Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Российская Федерация;
 E-mail: nyv1@yandex.ru;
<https://orcid.org/0000-0001-7557-6918>.

Поступила в редакцию 06.10.2025
 После доработки 22.12.2025
 Принята к публикации 20.01.2026

About the authors

Konstantin Aleksandrovitch Rogovin – Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation;
 E-mail: krogovin@yandex.ru
<https://orcid.org/0000-0002-8854-4445>

Nina Yurievna Vasilieva – Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation;
 E-mail: nyv1@yandex.ru;
<https://orcid.org/0000-0001-7557-6918>.

Received October 6, 2025
 Revised December 24, 2025
 Accepted January 20, 2025

УДК 599.323.4: 574.4 (476)

DOI: 10.7868/S3034545626010093

Оригинальная статья

Генетическое разнообразие желтогорлой мыши (*Sylvaemus flavicollis*) на территории Беларуси

Е.И. Машков^{1,*}, Е.С. Гайдученко¹, Ю.М. Борисов²

¹Государственное научно-производственное объединение “Научно-практический центр Национальной академии наук Беларуси по биоресурсам”, Минск, Республика Беларусь

²Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН,
Москва, Российская Федерация

*e-mail: mashkov.evgenii25@gmail.com

Аннотация. Исследование посвящено анализу генетического разнообразия желтогорлой мыши (*Sylvaemus flavicollis*) на территории Беларуси на основании изменчивости митохондриального гена цитохрома-*b* (*m₁Cytb*). В общей выборке особей *S. flavicollis*, отловленных нами ($n = 18$), на основании анализа последовательностей фрагмента гена *m₁Cytb* (772 п.н.) описано 10 гаплотипов, из которых 8 являются новыми для вида. Филогенетический анализ показал принадлежность белорусских образцов к двум филогруппам: *A* (Северо-Восточная Европа) и *C* (Западная, Северная и Восточная Европа). В филогруппе *A* отмечен более высокий уровень генетической дифференциации. Рассчитаны показатели генетического разнообразия (гаплотипическое и нуклеотидное) для каждой филогруппы на территории Беларуси. Полученные данные свидетельствуют о признаках периферийных популяций (высокое гаплотипическое разнообразие при низком нуклеотидном), что может быть следствием демографических экспансий после прохождения бутылочного горлышка. Исследование вносит вклад в понимание филогеографической структуры и путей расселения *S. flavicollis* в центральной части ареала.

Ключевые слова: *Sylvaemus flavicollis*, *m₁Cytb*, филогруппа, Беларусь, гаплотип, гаплотипическое разнообразие, парные различия

Финансирование. Работа выполнена при поддержке ГПНИ (2021–2025) “Природные ресурсы и окружающая среда”, подпрограмма 2 “Биоразнообразие, биоресурсы, экология”, задание 10.2.13 “Оценка изменения видового разнообразия, особенностей распространения и обилия малоизученных видов млекопитающих Беларуси”.

Соблюдение этических стандартов. Были соблюдены все применимые институциональные, национальные и международные руководящие принципы по уходу и использованию животных. Полевые исследования проводились в соответствии с Законом Республики Беларусь от 10 июля 2007 г. № 257-3 “О мире животных”, Раздел 30.

Конфликт интересов. Авторы декларируют отсутствие явных и потенциальных конфликтов интересов, связанных с публикацией данной статьи.

Вклад авторов. Все авторы внесли существенный вклад в разработку концепции, проведение исследования и подготовку статьи.

Ссылка для цитирования: Машков Е.И., Гайдученко Е.С., Борисов Ю.М. Генетическое разнообразие желтогорлой мыши (*Sylvaemus flavicollis*) на территории Беларуси // Зоологический журнал / Russian journal of zoology. 2026. Том 105, № 1. С. 102–118 <https://doi.org/10.7868/S3034545626010093>

Genetic Diversity of the Yellow-necked Mouse (*Sylvaemus flavicollis*) in the Territory of Belarus

E.I. Mashkov¹*, E.S. Gajduchenko¹, Y.M. Borisov²

¹ “Scientific and Practical Center for Bioresources, National Academy of Sciences of Belarus”, Minsk, Republic of Belarus

² A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation

*e-mail: mashkov.evgenii25@gmail.com

Abstract. The study is devoted to an analysis of the genetic diversity of the Yellow-necked mouse (*Sylvaemus flavicollis*) in Belarus based on the variability of the mitochondrial cytochrome-*b* gene (*mtCytb*). In the total sample of *S. flavicollis* individuals captured by us ($n = 18$), our analysis of the *mtCytb* gene fragment sequences (772 bp) revealed 10 haplotypes, 8 of which were new to the species. Phylogenetic analysis showed that the Belarusian specimens belonged to two phylogroups: *A* (northeastern Europe) and *C* (Western, Northern and Eastern Europe). A higher level of genetic differentiation was noted in phylogroup *A*. Genetic diversity indices (haplotype and nucleotide diversity) were calculated for each phylogroup in Belarus. The data obtained indicate characteristics of peripheral populations (high haplotype diversity, coupled with low nucleotide diversity), which may be a consequence of demographic expansions following population bottlenecks. The research contributes to the understanding of the phylogeographic structure and dispersal routes of *S. flavicollis* in the central part of its distribution range.

Keywords: *Sylvaemus flavicollis*, *mtCytb*, phylogroup, Belarus, haplotype, haplogroup, pairwise differences

Funding. The work was carried out with the support of the State Program of Scientific Research (2021–2025) “Natural Resources and the Environment”, subprogram 2 “Biodiversity, Bioresources, Ecology”, task 10.2.13 “Assessment of changes in species diversity, distribution and abundance of poorly studied species of mammals in Belarus”.

Ethics declarations. All applicable institutional, national and international guidelines for the care and use of animals were followed. Fieldwork was conducted in accordance with the Law of the Republic of the Belarus, dated July 10, 2007 No. 257-Z About the animal world, Section 30.

Conflict of interests. The authors of this work declare that they have no conflict of interest.

Author Contributions. All authors have contributed substantially to the conception of the study, research execution, and article preparation.

For Citation: Mashkov E.I., Gajduchenko H.S., Borisov Yu.M. Genetic diversity of the Yellow-necked mouse (*Sylvaemus flavicollis*) in the territory of Belarus. *Zoologicheskij zhurnal / Russian journal of zoology*. 2026. Vol. 105, no. 1. pp. 102–118 (In Russ.) <https://doi.org/10.7868/S3034545626010093>

ВВЕДЕНИЕ

Исследования различных вопросов таксономии, филогении и филогеографии желтогорлой мыши (*Sylvaemus flavicollis* Melchior, 1834) с использованием в качестве маркера последовательности гена цитохрома-*b* мтДНК (*mtCytb*) (Martin et al., 2000; Serizawa et al., 2000; Michaux et al., 2002, 2004, 2005; Hooper et al., 2007; Krystufek et al., 2012; Богданов и др., 2014; Ялковская и др., 2018) позволили провести дифференциацию *S. flavicollis* на три относительно обособленные клады. Так, выделенная клада *A* включает образцы из Балканского региона и Северной и Восточной Европы, клада *B* – образцы из Балканского региона и юга России и клада *C* – образцы из Западной, Северной и Восточной Европы.

Последовательности с юга Турции, из Ирана и Израиля, относящиеся к *Clade 2* (Michaux et al., 2004, 2005), сильно дифференцированы (46 мутационных шагов) по отношению к другим кладам. При этом различия между европейскими (*A*, *B*, *C*) кладами составляют от 5 до 9 нуклеотидных замен. При выравнивании всех этих последовательностей (гаплотипов) с последовательностями *mtCytb S. ponticus* (кавказская мышь) (Balakirev et al., 2007; Chelomina, Atopkin, 2010; Darvish et al., 2015), представленными

в GenBank NCBI в количестве 15 образцов, группируются в 4 клады. Образцы кавказской мыши образуют 100%-поддержанную кладу с последовательностями с юга Турции, из Ирана и Израиля, значительно генетически удаленную от европейских клад (*A*, *B*, *C*) (длина ветви 0.0756).

Исследования генетической изменчивости *S. flavicollis* охватывают практически весь ареал вида, однако для отдельных регионов данные приведены фрагментарно. Для значительной части ареала вида установлены границы распространения выявленных клад желтогорлой мыши (Michaux et al., 2004, 2005; Krystufek et al., 2012; Barbosa et al., 2013). На восточной границе ареала, при изучении внутривидовой генетической изменчивости на основании последовательностей гена *mtCytb*, выявлена популяция, относящаяся к кладе *A* (Ялковская и др., 2018).

Исследования желтогорлой мыши в центральной и северной части ареала в основном связаны с изучением хромосомного полиморфизма, обусловленного появлением в кариотипе добавочных хромосом (*B*-хромосом) (Наджафова, 1997; Rajičić et al., 2022; Bugarski-Stanojević et al., 2016; Борисов и др., 2023). Однако филогеографические исследования в данном

Таблица 1. Последовательности образцов *mtCytb S. flavicollis*, секвенированные для настоящего исследования (№ 1–5), и последовательности образцов *mtCytb S. flavicollis* и *S. ponticus* из NCBI GenBank (№ 6–65)

Table 1. Mitochondrial cytochrome-*b* (*mtCytb*) sequences of *S. flavicollis* samples sequenced for the present study (№ 1–5), and *mtCytb* sequences of *S. flavicollis* and *S. ponticus* samples from NCBI GenBank (№ 6–65)

№ (соответствует номеру на карте)	Локалитет	Координаты с.ш. / в.д.	Номер гаплотипа	Номер Генбанка	Филогруппа	Источник
Республика Беларусь						
1	г. Белоозерск	52°23'29" / 25°07'49"	Нар_1	PV930062 PV930063	<i>C</i> <i>C</i>	Наши данные
2	г. Брагин	51°34'06" / 30°30'17"	Нар_9 Нар_10	PV930058 PV930059 PV930060 PV930061	<i>C</i> <i>C</i> <i>C</i> <i>C</i>	Наши данные
3	г. Браслав	55°39'30" / 27°01'49"	Нар_7 Нар_8	PV930064 PV930065 PV930066 PV930067 PV930068	<i>A</i> <i>A</i> <i>A</i> <i>A</i> <i>A</i>	Наши данные
4	г. Речица	52°26'34" / 30°22'45"	Нар_2 Нар_3	PV930054 PV930057 PV930055 PV930056	<i>A</i> <i>A</i> <i>A</i> <i>A</i>	Наши данные
5	г. Шумилино	55°15'58" / 29°34'51"	Нар_4 Нар_5 Нар_6	PV930051 PV930052 PV930053	<i>A</i> <i>A</i> <i>A</i>	Наши данные
6	р. Березина (Докшицкий район)	–	Нар_16 Нар_3	AJ605602 AJ605601	<i>A</i> <i>A</i>	Michaux et al., 2004, 2005

Таблица 1. Продолжение / Table 1. Continued

№ (соответствует номеру на карте)	Локалитет	Координаты с.ш. / в.д.	Номер гаплотипа	Номер Генбанка	Филогруппа	Источник
7	р. Березина (Жлобинский район)	—	Нар_17	AJ605603	C	Michaux et al., 2004, 2005
Австрия						
8	Vorhalberg	—	Нар_15	AJ605600	C	Michaux et al., 2004, 2005
Бельгия						
9	Gembes	—	Нар_11	AJ298601 AJ605604	C C	Michaux et al., 2004, 2005
Босния и Герцеговина						
10	Mt. Bjelašnica	—	Нар_57 Нар_81 Нар_82	JF819968 JF819969 JF819970	C C C	Krystufek et al., 2012
11	Mt. Zelengora	—	Нар_79 Нар_80	JF819965 JF819966	C A	Krystufek et al., 2012
Эстония						
12	Tallin	—	Нар_19 Нар_20	AJ605610 AJ605611	A A	Michaux et al., 2004, 2005
Франция						
13	Allier	—	Нар_12	AJ298602 AJ605612	C C	Michaux et al., 2004, 2005
14	Correze	—	Нар_11 Нар_21	AJ311151 AJ605614	C A	Michaux et al., 2004, 2005
15	La Veuve	—	Нар_58	JX457729	C	Michaux et al., 2004, 2005
16	Les Marlots	—	Нар_59	JX457732	C	Michaux et al., 2004, 2005
Германия						
17	Bielefeld	—	Нар_13	AJ298603	C	Michaux et al., 2004, 2005
18	Bielefeld	—	Нар_22	AJ605616	C	Michaux et al., 2004, 2005
Греция						
19	Mt. Olympus	—	Нар_23 Нар_24 Нар_98 Нар_107 Нар_115	AJ605617 AJ605622 AJ605620 AJ605619 AJ605618	C C C C C	Michaux et al., 2005
20	Peloponnese	—	Нар_25	AJ605625 AJ605624	C C	Michaux et al., 2005
21	Macedonia	—	Нар_26 Нар_97 Нар_103	AJ605629 AJ605630 AJ605631	A C C	Michaux et al., 2005
22	Epirus	—	Нар_27	AJ605633	C	Michaux et al., 2005
23	Mt. Grammos	—	Нар_56	JF819967	C	Michaux et al., 2005
Венгрия						
24	Debrecen	—	Нар_18	AJ605634	C	Michaux et al., 2004

Таблица 1. Продолжение / Table 1. Continued

№ (соответствует номеру на карте)	Локалитет	Координаты с.ш. / в.д.	Номер гаплотипа	Номер Генбанка	Филогруппа	Источник
Чехия						
25	Kasperske	—	Нап_18 Нап_83 Нап_104 Нап_111	AJ605609 AJ605606 AJ605608 AJ605607	C C C C	Michaux et al., 2005
26	Nove Mlyny, Beeclav (Bohemia)	—	Нап_112	AJ605605	C	Michaux et al., 2005
Италия						
27	Aspromonte	—	Нап_14 Нап_96 Нап_110	AJ298604 AJ605637 AJ605638 AJ605636	C C C C	Michaux et al., 2004, 2005
28	Grosseto	—	Нап_28	AJ605635	C	Michaux et al., 2004, 2005
29	Abruzzo	—	Нап_29 Нап_14	AJ605640 AJ311150	C C	Michaux et al., 2004, 2005
Португалия						
30	Porto	—	Нап_84	JX457731	C	Barbosa et al., 2013
Литва						
31	Moretz	—	Нап_16	AJ605641	A	Michaux et al., 2004, 2005
Македония						
32	Mt. Bistra	—	Нап_30 Нап_108 Нап_109	AJ605644 AJ605643 AJ605642	C C C	Krystufek et al., 2012
33	Mt. Galičica	—	Нап_53 Нап_73 Нап_75 Нап_57 Нап_56	JF819957 JF819955 JF819956 JF819958 JF819959	C C A C C	Krystufek et al., 2012
34	Mt. Jakupica	—	Нап_54 Нап_55 Нап_78	JF819963 JF819964 JF819962	C A A	Krystufek et al., 2012
35	Mt. Pelister	—	Нап_76 Нап_77	JF819960 JF819961	C C	Krystufek et al., 2012
Румыния						
36	Saliste	—	Нап_31	AJ605645	A	Michaux et al., 2004, 2005
37	Cheile_garlistei	—	Нап_32 Нап_106	AJ605647 AJ605646	B B	Michaux et al., 2004, 2005
38	Piatra	—	Нап_33	AJ605648	B	Michaux et al., 2004, 2005
39	Guarda	—	Нап_105	AJ605649	C	Michaux et al., 2004, 2005
Россия						
40	Волгоград	—	Нап_34 Нап_95	AJ605653 AJ605652	B B	Michaux et al., 2004
41	г. Воронеж	—	Нап_35	AJ605654	B	Michaux et al., 2004

Таблица 1. Продолжение / Table 1. Continued

№ (соответствует номеру на карте)	Локалитет	Координаты с.ш. / в.д.	Номер гаплотипа	Номер Генбанка	Филогруппа	Источник
42	Верблюжка	—	Нар_67 Нар_68 Нар_69	MF621860 MF621859 MF621858	A A A	Ялковская и др., 2018
43	Нижнеиргин- ская дубрава	—	Нар_70 Нар_16 Нар_117	MF621856 MF621855 MF621854	A A A	Ялковская и др., 2018
44	Игнатьевская	—	Нар_61 Нар_62 Нар_16	MF621870 MF621869 MF621868	A A A	Ялковская и др., 2018
45.1	Кинзебулатово	—	Нар_60 Нар_63 Нар_64 Нар_66 Нар_16	MF621863 MF621867 MF621866 MF621862 MF621861 MF621857	A A A A A A	Ялковская и др., 2018
45.2	Нугуш	—	Нар_65	MF621865	A	Ялковская и др., 2018
Сербия						
46	Vojvodine	—	Нар_46	AJ605692	B	Michaux et al., 2004, 2005
Словения						
47	Skofja	—	Нар_36	AJ605656	C	Michaux et al., 2004
48	Asan_cesma	—	Нар_25	AJ605657	C	Michaux et al., 2004
Швеция						
49	Uppsala	—	Нар_39 Нар_116	AJ605664 AJ605663	C C	Michaux et al., 2004, 2005
50	Golland	—	Нар_47 Нар_94	AJ631970 AJ605662	C C	Michaux et al., 2004, 2005
Швейцария						
51	Autis	—	Нар_50 Нар_60	AY332702 AB032853	C C	Serizawa et al., 2000; Pfunder et al., 2004
52	Hundsrügg	—	Нар_51	AY332703	C	Pfunder et al., 2004
53	Luchsingen	—	Нар_52	AY332704	C	Pfunder et al., 2004
Турция						
54	Thrace	—	Нар_42 Нар_93 Нар_99 Нар_100	AJ605675 AJ605673 AJ605674 AJ605672	C C C A	Michaux et al., 2004, 2005
55	Safranbolou	—	Нар_114	AJ605671	C	Michaux et al., 2004, 2005
Украина						
56	г. Чернобыль	—	Нар_48	AY158444 AY158448 AY158446 AY158447	A A A A	Hooper, 2007

Таблица 1. Окончание / Table 1. The end

№ (соответствует номеру на карте)	Локалитет	Координаты с.ш. / в.д.	Номер гаплотипа	Номер Генбанка	Филогруппа	Источник
			Нап_10	AY158449 AY158452 AY158443 AY158445	A C C C	
			Нап_49	AY158453	C	
			Нап_71	AY158450	C	
			Нап_72	AY158451	B	
			Нап_74	AY158454	A	
Шотландия						
57	Edinburgh	—	Нап_59 Нап_85 Нап_86	JX457730 JX457728 JX457727	C C C	Barbosa et al., 2013
Хорватия						
58	Susarra (Vojvodine)	—	Нап_113	AJ605691	B	Michaux et al., 2004, 2005
Испания						
59	Navarra	—	Нап_37 Нап_38 Нап_94 Нап_102	AJ605660 AJ605661 AJ605658 AJ605659	C C C C	Michaux et al., 2004
Иран						
60	Horamabad	—	Нап_43 Нап_89	AJ605688 AJ605687	* *	Michaux et al., 2004, 2005
Израиль						
61	Carmel	—	Нап_44 Нап_45	AJ605689 AJ605690	* *	Michaux et al., 2004, 2005
Турция						
62	Egridir	—	Нап_40 Нап_41	AJ605669 AJ605670	* *	Michaux et al., 2004, 2005
63	Bursa	—	Нап_90	AJ605679	*	Michaux et al., 2004, 2005
64	Dataca	—	Нап_41 Нап_101	AJ605668 AJ605667	* *	Michaux et al., 2004, 2005
65	Olu Deniz Fethiye	—	Нап_91 Нап_92	AJ605677 AJ605676	* *	Michaux et al., 2004, 2005

Примечание. Прочерк – отсутствуют данные координат, * – образцы не принадлежат ни к одной филогруппе.

Note. Dash – no coordinate data, * – samples do not belong to any phylogroup.

регионе проведены лишь точечно для территории Литвы, Швеции, Эстонии и Украины (Michaux et al., 2004, 2005; Hofer et al., 2007). Данные для обширных территорий Польши, Литвы, Латвии, Украины и европейской части России отсутствуют.

По имеющимся данным (Michaux et al., 2004; Hofer et al., 2007), на территории центральной и южной части Беларуси обитают представители желтогорлой мыши, относящиеся к кладам А и С (AJ605602, AJ605601 и AJ605603 соответственно в табл. 1), однако в представленной работе

приводятся данные только для трех особей из Беларуси.

Учитывая отсутствие крупных филогенетических исследований желтогорлой мыши на территории Беларуси, расположенной в центре ареала вида, нами была определена цель работы: оценить генетическую изменчивость в популяциях желтогорлой мыши на основании анализа последовательностей гена *mtCytb* и установить границы распространения двух филогенетических клад на территории Беларуси.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В период 2018–2021 гг. с помощью живоловушек “коридорного” типа было отловлено 18 особей желтогорлой мыши из пяти локалитетов исследования (рис. 1, табл. 1). Последовательности полученных образцов *Sylvaemus flavicollis* загружены в международную базу GenBank NCBI (Process ID: PV930051–PV930068).

Образец мышечной ткани исследованных особей хранили в отдельных пробирках в 96%-ном спирте. Для выделения ДНК использовали коммерческий набор “Нуклесорб” Форма С (Праймтех, Республика Беларусь) (набор на 100 выделений ДНК).

Для получения целевого фрагмента *mtCytb* использовали прямой L-14724 (5'-CGAAGCTTGATATGAAAAACCATCGTTG-3') и обратный H-15573 (5'-AATAGGAAGTATCATTCGGGTTTGATG-3') праймеры (Балакирев и др., 2007).

Реакцию амплификации проводили на термощиклере CFX96 Touch Bio-rad в реакционной смеси объемом 25 мкл: 200 мкМ dNTP, 0.5 мМ каждого праймера, 2.0 мМ MgCl₂, 1 × Pfu Buffer, 1U Pfu-полимеразы, 2 мкл тотальной ДНК. ПЦР проводили в режиме: 1 цикл первоначальной денатурации при 94 °С (3 мин); 35 циклов с денатурацией при 94 °С (30 сек), отжигом праймера при 50 °С (30 сек), достройкой цепи при 72 °С (1 мин); 1 заключительный цикл при 72 °С (10 мин).

Результаты амплификации анализировали с применением электрофореза в 1%-ном агарозном геле в ТВЕ-буфере в присутствии бромистого этидия. Продукт ПЦР очищали при помощи пересаживания в этаноле или коммерческим набором для ферментативной очистки ExoSAP-IT/Express (Thermo Fisher Scientific Inc., США).

Определение последовательности нуклеотидов амплифицированных фрагментов ДНК для гена *mtCytb* проводили на автоматическом анализаторе Applied Biosystems 3500 с использованием набора реактивов ABI PRISM BigDye Terminator v.3.1 Cycle Sequencing kit (Thermo Fisher Scientific Inc., США) и с использованием тех же праймеров (L-14724 и H-15573), которые применяли для амплификации. Проведено секвенирование фрагмента гена *mtCytb* размером 821 пар нуклеотидов (п.н.).

Редактирование и выравнивание нуклеотидных последовательностей проведены в пакете программ MEGA 10 (Tamura et al., 2011) и BioEdit 7.0.5.3 (Hall, 1999). Для выравнивания последовательностей применяли алгоритм Muscle v.5 (Edgar, 2004). Конечное выравнивание составило 772 п.н. Нуклеотидное и гаплотипическое разнообразие исследуемых образцов (собранных на территории Республики Беларусь), определение полиморфных сайтов (S) и положение стоп-кодонов, а также

среднее число нуклеотидных различий (k) были рассчитаны с использованием программы DNASP версии 6.10.04 (Librado, Rozas, 2009) по методу Degli Esposti et al. (Degli Esposti et al., 1993).

Филогенетическое дерево строили при помощи метода максимального правдоподобия (ML), выбор модели для построения дерева производили в программе jModelTest (Darriba et al., 2012). посредством анализа была выбрана наиболее подходящая модель (с наименьшим значением AIC (Akaike Information Criterion) филогенетического дерева – TPM2uf + I + G. Построение дендрограмм проводили в программе MEGA 10. При расчете генетических дистанций учитывали все три позиции в кодоне. Надежность ветвления филогенетического дерева определялась при помощи бутстреп-анализа с учетом 1000 псевдореплик.

Медианная сеть строилась по алгоритму Median Joining network (объединение средних) в программе PopART (Leigh, Dryant, 2015).

Анализ парных различий (mismatch distribution) проводили в программе DNASP версии 6.10.04 (Librado, Rozas, 2009) между частичными последовательностями *mtCytb S. flavicollis* в филогруппах, анализ выполнен на основании данных о 151 последовательности: 18 – собственные данные, 133 – данные базы GenBank NCBI. Номера доступа GenBank перечислены в табл. 1.

Для анализа исследуемых образцов нами были присвоены соответствующие номера гаплотипов (Hap_1–10 – собственные данные, Hap_11–117 – данные базы GenBank NCBI). В качестве внешней группы были взяты образцы *S. ponticus* из Турции, Израиля и Ирана (табл. 1, № 60–65) (Michaux et al., 2004).

РЕЗУЛЬТАТЫ

В исследуемой выборке особей *S. flavicollis* ($n = 18$), отловленных на территории Беларуси для настоящего исследования, выявлено 10 гаплотипов (Hap) (рис. 1–2; табл. 1). Новые последовательности содержали 18 полиморфных сайтов, 12 из которых были филогенетически информативными.

Учитывая предыдущие исследования (Michaux et al., 2002), на территории Беларуси всего выявлено 12 гаплотипов, при этом 8 гаплотипов относятся к филогруппе A (Hap_2–8, 16) и 4 гаплотипа к филогруппе C (Hap_1, 9, 10, 17). На территории Беларуси присутствуют как уникальные гаплотипы, каждый из которых представлен одной особью (Hap_4, 5, 6, 17), так и гаплотипы, отмеченные у двух и более особей (наши данные – Hap_1–3, 7–10, 16 и данные Michaux et al., 2004, 2005).

В общей выборке для вида, включающей также образцы из NCBI GenBank, выявлено 152

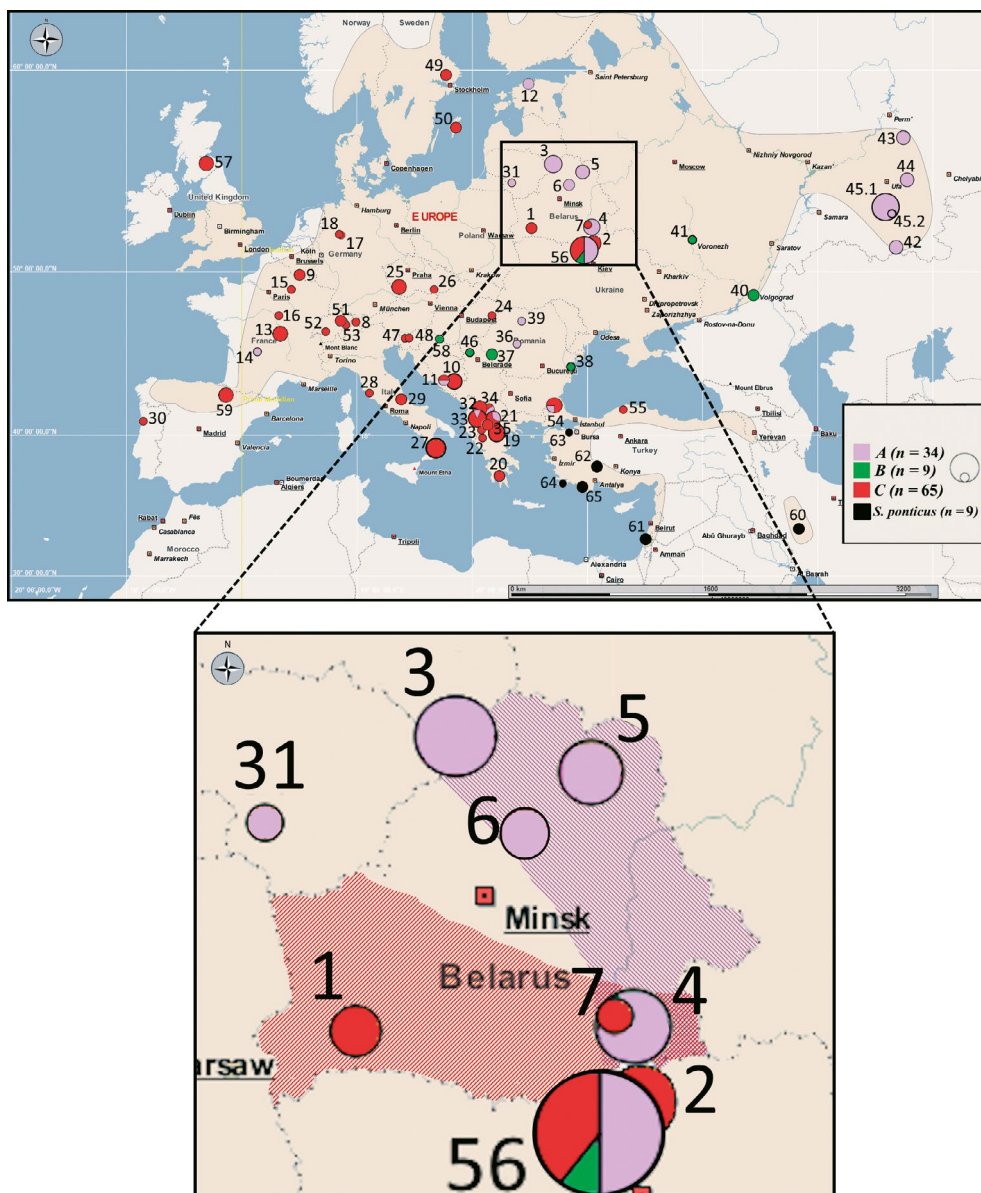


Рис. 1. Распределение образцов *S. flavicollis*, секвенированных для данного исследования (1 – окр. г. Белоозерск, Бerezовский район, Брестская область; 2 – окр. г. Брагин, Брагинский район, Гомельская область; 3 – окр. г. Браcлав, Браcлавский район, Витебская область; 4 – окр. г. Речица, Речицкий район, Гомельская область; 5 – окр. г. Шумилино, Шумилинский район, Витебская область) и полученных из GenBank (NCBI) (№ 6–56) (Serizawa et al., 2000; Pfunder et al., 2004; Michaux et al., 2004, 2005; Hooper et al., 2007; Krystufek et al., 2012; Barbosa et al., 2013; Ялковская и др., 2018). Желтым цветом обозначен ареал вида в Европе. Красная штриховая область обозначает предположительное распространение филогруппы C на территории Беларуси. Сиреневая штриховая область обозначает предположительное распространение филогруппы A на территории Беларуси. Места отбора проб окрашены в соответствии с распространением выявленной филогруппы (рис. 2). Номера мест соответствуют номерам в табл. 1

Fig. 1. Distribution of *S. flavicollis* samples sequenced for this study (1 – vicinity of Belyaozyorsk, Byarozawski District, Brest Region; 2 – vicinity of Brahin, Brahinski District, Gomel Region; 3 – vicinity of Braslaw, Braslawski District, Vitebsk Region; 4 – vicinity of Rechytsa, Rechytski District, Gomel Region; 5 – vicinity of Shumilina, Shumilinski District, Vitebsk Region) and obtained from GenBank (NCBI) (№ 6–56) (Serizawa et al., 2000; Pfunder et al., 2004; Michaux et al., 2004, 2005; Hooper et al., 2007; Kryštufek et al., 2012; Barbosa et al., 2013; Yalkovskaya et al., 2018). The species' range in Europe is shown in yellow. The red dashed area indicates the presumed distribution of phylogroup C within Belarus. The purple dashed area indicates the presumed distribution of phylogroup A within Belarus. Sampling locations are colored in accordance with the phylogroup distribution (fig. 2). Location numbers correspond to those in table 1

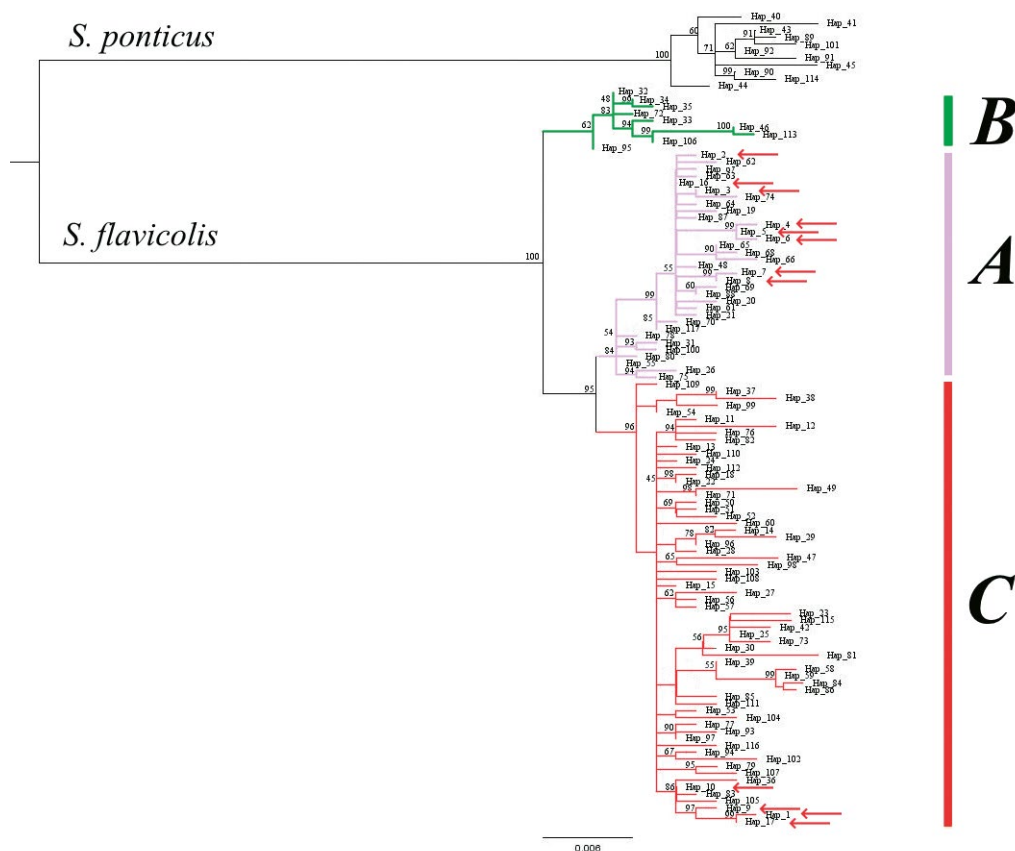


Рис. 2. Результаты генетического ML-анализа (модель TPM2uf + I + G) гаплотипов ($n = 117$) участка $mtCytb$, 772 п.н., иллюстрирующие уровень генетических различий между гаплотипами. В узлах – результаты бутстреп-анализа (1000 реплик). Цветом указана принадлежность гаплотипов к той или иной филогруппе (см. на рис. 2, 3). Красными стрелками отмечены гаплотипы, выявленные на территории Беларуси

Fig. 2. Results of the maximum likelihood (ML) genetic analysis (TPM2uf + I + G model) of haplotypes ($n = 117$) for the 772 bp $mtCytb$ fragment, illustrating the level of genetic divergence among haplotypes. Bootstrap support values (1000 replicates) are shown at the nodes. The color indicates the phylogroup affiliation of the haplotypes (figs. 1, 3). Haplotypes identified within Belarus are marked with red arrows

полиморфных сайта, 93 из которых были филогенетически информативными.

В доле соотношении в общей выборке ($n = 117$ гаплотипов) значимую долю составляют уникальные гаплотипы (81.2%) и только 22 (18.8%) представлены несколькими образцами (от двух до пяти образцов).

Для выяснения филогенетических отношений особей из Беларуси и ранее описанных гаплотипов был проведен ML-анализ нуклеотидных последовательностей желтогорлой мыши. Дендрограмма четко демонстрирует отделение различных филогрупп (рис. 2). В пределах каждой ветви отмечается группирование гаплотипов из близлежащих регионов. Данные кластеризуются с высокой бустреп-поддержкой. Гаплотипы, выявленные на территории Беларуси (отмечены стрелками на рис. 2), также находятся в пределах своих филогрупп.

Гаплотипы, описанные в настоящем исследовании, позволяют дополнить информацию о распространении различных генетических линий в ареале. Так, Северо-Восточная группа (A) включает гаплотипы с территории Балканского полуострова, Италии, Северной (Эстония, Литва) и Восточной (Беларусь, Украина) Европы, России (Самарская область, Средний и Южный Урал). Западную филогруппу (C) составляют гаплотипы из Франции, Германии, Австрии, Швейцарии, Нидерландов, Швеции, Чехии, Венгрии, Румынии, Испании, Италии, Греции, Македонии, Словении, Украины и Беларуси (рис. 1).

Медианная сеть, которая построена по алгоритму Median Joining network (объединение средних) (рис. 3) и для которой характерно большое число гаплотипов, имеет разветвленный вид со звездчатой структурой. Такое строение возможно

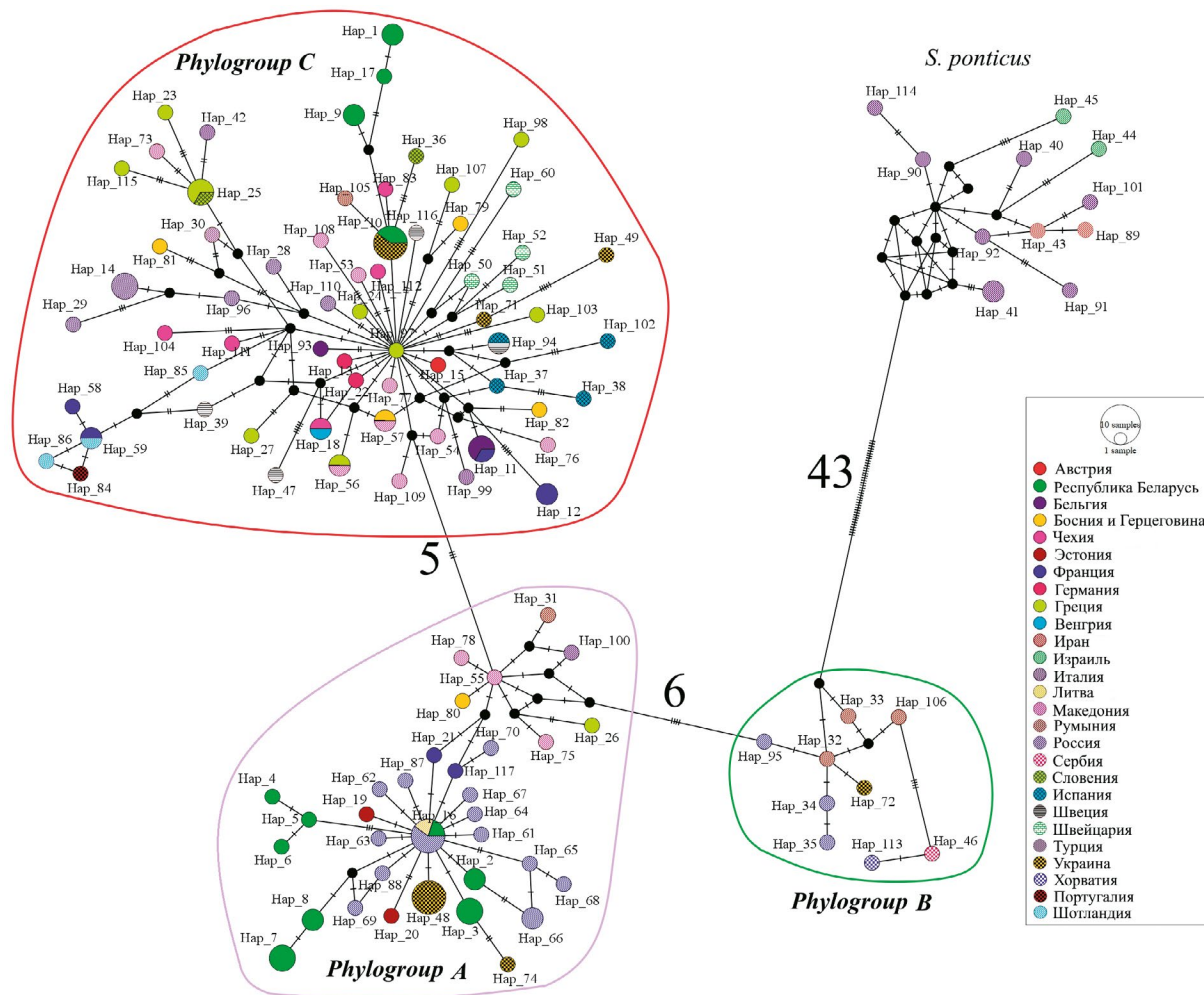


Рис. 3. Медианная сеть из 151 последовательности фрагмента гена *mtCytb* (772 п.н.) *S. flavicollis* и *S. ponticus*. Цветные кружки обозначают гаплотипы желтогорлой мыши, выявленные в Беларуси и других странах Европы. Штрихи между узлами указывают на число замен

Fig. 3. Median-joining network of 151 mitochondrial cytochrome-*b* (*mtCytb*) gene fragment sequences (772 bp) from *S. flavicollis* and *S. ponticus*. Colored circles represent yellow-necked mouse haplotypes identified in Belarus and other European countries. The hatch marks on the branches indicate the number of nucleotide substitutions

свидетельствует о недавней демографической экспансии популяции из разных рефугиумов (Michaux et al., 2004, 2005), в ходе которой предковый гаплотип дал начало множеству близкородственных производных линий. Различия между филогруппами составляют от шести (*A* и *B*) до пяти мутационных шагов (*A* и *C*) (рис. 3). Такое незначительное различие между филогруппами *A* и *C* говорит о схожести данных групп и их более поздней дивергенции, что также подтверждают результаты генетического ML-анализа (рис. 2).

Близость на медианной сети (рис. 3) наших образцов, относящихся к филогруппе *A*, к гаплотипу 16 (который ранее был обнаружен у особей из Беларуси (AJ605602) и из Уральского региона), говорит о филогенетической близости исследуемых

особей, что может свидетельствовать о процессе недавнего расселения представителей филогруппы в данных регионах (рис. 1). Однако отсутствие дополнительного материала между двумя упомянутыми регионами не позволяет в полной мере описать пути расселения желтогорлой мыши.

У особей, относящихся к филогруппе *C*, отмечается более тесная связь с образцами из Украины и центральной Европы (рис. 2, 3) (Michaux et al., 2004, 2005). Особи из территории Беларуси, принадлежащие к филогруппе *C*, распространены в южной части страны (рис. 1). На основании этих данных можно выдвинуть предположение о заселении желтогорлой мышью данного региона Беларуси из более южных регионов территории Украины. При этом гаплотип (Hap_16), относящийся

к филогруппе *A*, присутствует на территории Литвы и отсутствует в центральной части Беларуси, что не позволяет в полной мере описать область распространения данной филогруппы на территории нашей страны (рис. 1).

При расчете показателей генетического разнообразия исследуемых филогрупп (*A*, *B* и *C*) всего ареала и в связи с отсутствием полной информации о количественном составе того или иного гаплотипа мы ограничились оценкой среднего числа попарных различий между последовательностями, составляющими данные гаплогруппы (Michaux et al., 2004; Krystufek et al., 2012).

Гаплогруппы, включающие в себя по одной копии каждого гаплотипа, отобранные со всего ареала (группы *A*, *B* и *C*), демонстрируют более высокое генетическое разнообразие и сложную демографическую историю по сравнению с популяциями из территории Беларуси (группы *A (Bel)* и *C (Bel)*) (рис. 4). Унимодальное распределение попарных различий с пиком при 3–5 различиях в гаплогруппе *A* (34 гаплотипа) может свидетельствовать о недавней её экспансии после прохождения бутылочного

горлышка. Гаплогруппа *B* проявляет признаки смешения двух генетически различных субпопуляций, что выражается в бимодальном распределении с пиками при 2–3 и 7–8 различиях и может указывать на вторичный контакт ранее изолированных групп. В гаплогруппе *C* выявлено ярко выраженное бимодальное распределение с двумя четко разделенными пиками в областях 4–8 и 48–55 различий, следовательно, происходит смешивание двух глубоко дивергировавших субпопуляций, длительное время развивавшихся изолированно.

Исследуемые филогруппы из Беларуси демонстрируют значительно сниженное генетическое разнообразие, что связано с размером выборок (*A (Bel)* $n = 8$, *C (Bel)* $n = 4$). В первой группе отмечается унимодальное распределение с пиком в области 1–7 различий и низким нуклеотидным разнообразием ($\pi = 0.004$). Во второй группе (*C (Bel)*) также отмечаются крайне низкое нуклеотидное разнообразие ($\pi = 0.003$) и узкий диапазон вариабельности (пик в области 1–4 различий), что согласуется с гипотезой о недавней демографической

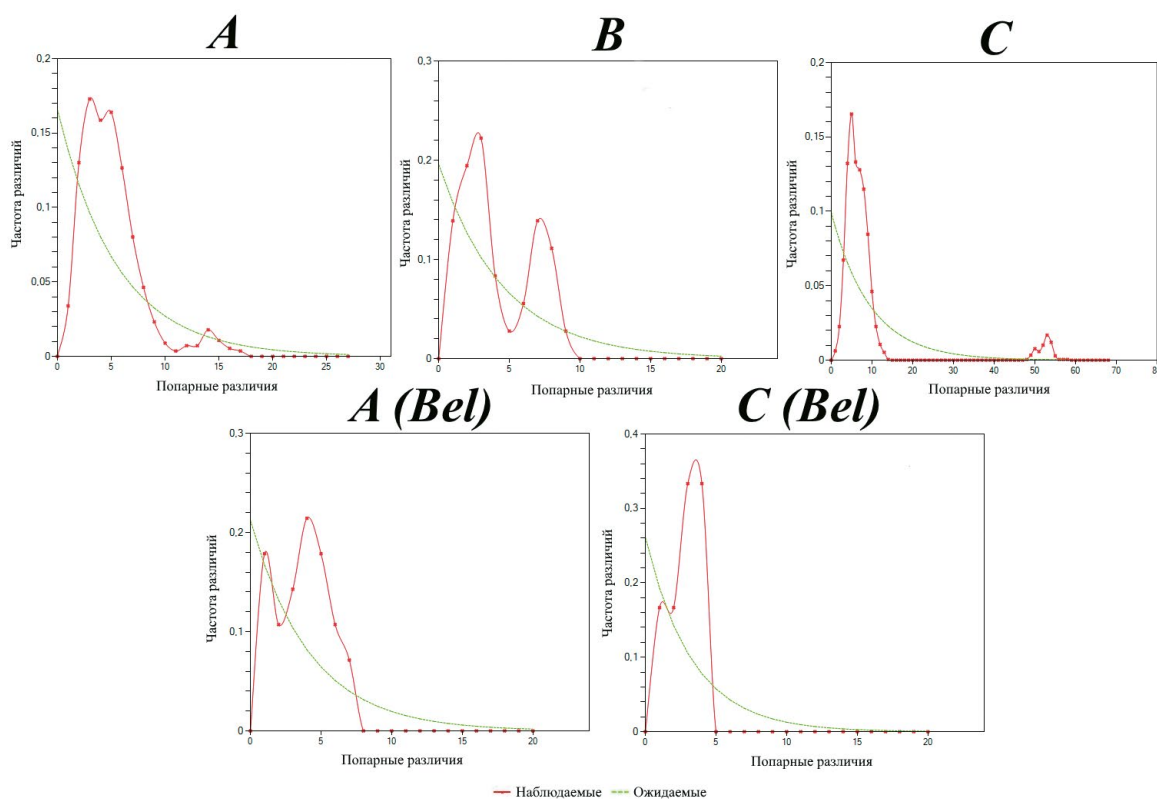


Рис. 4. График частот попарных различий между последовательностями мтДНК ($_{mt}Cytb$) для филогрупп желтогорлой мыши: *A* – филогруппа *A*; *B* – филогруппа *B*; *C* – филогруппа *C*; *A (Bel)* – филогруппа *A* на территории Беларуси; *C (Bel)* – филогруппа *C* на территории Беларуси

Fig. 4. Frequency distribution of pairwise differences between mitochondrial ($_{mt}Cytb$) DNA sequences for yellow-necked mouse phylogroups: *A* – phylogroup *A*; *B* – phylogroup *B*; *C* – phylogroup *C*; *A (Bel)* – Belarusian representatives of phylogroup *A*; *C (Bel)* – Belarusian representatives of phylogroup *C*

Таблица 2. Данные генетического разнообразия Белорусской популяции *S. flavicollis* по фрагменту гена *mtCytb***Table 2.** Genetic diversity data of the Belarusian population of *S. flavicollis* based on the *mtCytb* gene fragment

Филогруппы	n	S	H	Hd ± SD _{Hd}	π ± SD _π	k	p	T's D	Fu и Li's D-тест
A	14	10	8	0.912 ± 0.049	0.004 ± 0.0006	3.4	0.005	0.26	0.58
C	7	5	4	0.857 ± 0.102	0.003 ± 0.0005	2.6	0.004	1.28	1.42

Примечание. *n* – число последовательностей, *S* – число переменных сайтов, *H* – число гаплотипов, *Hd* – гаплотипическое разнообразие, π – нуклеотидное разнообразие, *k* – среднее число нуклеотидных различий, *p* – общая генетическая дистанция, SD – стандартное отклонение, T's – D-тест Тадзимы.

Note. *n* – number of sequences, *S* – number of variable (polymorphic) sites, *H* – number of haplotypes, *Hd* – haplotype diversity, π – nucleotide diversity, *k* – average number of nucleotide differences, *p* – overall genetic distance (p-distance), SD – standard deviation, T's – Tajima's D-test.

экспансии данной группы после прохождения через бутылочное горлышко.

Для каждой выявленной филогруппы на территории Беларуси (*A* и *C*) были рассчитаны показатели генетического разнообразия (*Hd*, π , *k*). В общие выборки были включены все имеющиеся данные по исследуемому региону, как образцы от ранее отловленных особей (Michaux et al., 2004), так и новые образцы, представленные нами. Анализ генетического разнообразия двух гаплогрупп *S. flavicollis* с территории Беларуси по фрагменту гена *mtCytb* выявил характерные признаки популяций, находящихся на периферии видового ареала. Гаплогруппа *A* (*n* = 14) демонстрирует относительно высокое гаплотипическое разнообразие (*Hd* = 0.912 ± 0.049), что выражается в наличии восьми уникальных гаплотипов при 10 переменных сайтах. Нейтральные тесты Тадзимы (*D* = 0.26), а также Фу и Ли (*D* = 0.58) не показали значимых отклонений от нейтральной модели эволюции (табл. 2).

Гаплогруппа *C* (*n* = 7) характеризуется несколько сниженными показателями генетического разнообразия: 4 гаплотипа при пяти переменных сайтах (*Hd* = 0.857 ± 0.102). Данные нейтральных тестов (Тадзимы *D* = 1.28, Фу и Ли *D* = 1.42) также не достигают уровня статистической значимости, что скорее всего связано с малыми выборками.

ОБСУЖДЕНИЕ

Филогенетический анализ представленных в текущем исследовании последовательностей фрагмента гена *mtCytb* желтогорлой мыши, обитающей на территории Беларуси, демонстрирует принадлежность выявленных гаплотипов к двум филогруппам (*A* – Северо-Восточная Европа и *C* – Западная, Северная и Восточная Европа). Филогенетические взаимоотношения в филогруппе *C* указывают на близкое родство между белорусскими и восточными краевыми популяциями (Урал). Это отражается как в количестве 1–2 мутационных

шагов между исследуемыми последовательностями (рис. 3), так и в значениях бутстрэп поддержки (рис. 2).

В общей выборке исследованных нами образцов особей *S. flavicollis* (*n* = 21, из которых 18 особей отловлены нами, а 3 особи – AJ605602, AJ605601 и AJ605603 – получены Michaux с соавторами (Michaux et al., 2004)), описано 12 гаплотипов. Показатели генетического разнообразия филогрупп (*A* и *C*), которые были выявлены на территории Беларуси, имели относительно высокие значения гаплотипического разнообразия, что характерно для желтогорлой мыши (Michaux et al., 2004; Hooper et al., 2007; Krystufek et al., 2012; Ялковская и др., 2018) и представителей данного рода, имеющих схожий характер географического распространения (Martin et al., 2000; Filippucci et al., 2002; Michaux et al., 2002; Pfunder et al., 2004; Балакирев и др., 2007; Амшокова и др., 2015).

На основании полученных результатов можно предположить, что для обеих изученных белорусских филогрупп (*A* и *C*) *S. flavicollis* характерны признаки периферийных групп: относительно высокое гаплотипическое разнообразие сочетается с низким нуклеотидным разнообразием. Такой характер изменчивости часто является следствием прохождения популяцией через бутылочное горлышко с последующей экспансией, когда быстрое накопление мутаций в быстрорастущей популяции приводит к появлению новых гаплотипов при сохранении низкого генетического разнообразия. Показатели нейтральных тестов указывают на то, что изученные популяции находятся в состоянии генетического равновесия и не испытывают сильного давления отбора по анализируемому фрагменту мтДНК. Особенно низкие показатели нуклеотидного разнообразия в гаплогруппе *C* могут свидетельствовать о более выраженном эффекте основателя или более серьезном демографическом сокращении в истории этой популяции.

Обширная часть центральной Беларуси, где потенциально происходит соприкосновение представителей двух линий, все еще остается не исследованной. Поэтому данных, полученных из этой области, недостаточно, чтобы говорить об узкой зоне контакта.

Учитывая современное распространение филогруппы *B* на территории Румынии, Сербии, Хорватии, России и Украины, можно предположить возможное присутствие здесь представителей желтогорлой мыши, относящихся к данной филогруппе на территории Беларуси и в трансграничных регионах. Однако для проверки данного утверждения необходимы дополнительные исследования с включением образцов из вышеописанного региона.

Топология медианной сети гаплотипов желтогорлой мыши указывает на общее происхождение их из предковых гаплотипов. Так, в период последнего ледникового оледенения на территории Европы желтогорлая мышь концентрировалась в двух рефугиумах: первый — в Итало-Балканском регионе; второй — в Турции и регионах Ближнего Востока (Michaux et al., 2004). Позднее из балканского рефугиума она повторно заселила все европейские регионы в конце последнего оледенения. Расхождение между предковыми гаплотипами трех филогрупп оценивается в 0.4–0.6 млн лет (Michaux et al., 2004). Данная оценка основана на палеонтологических калибровочных точках, а само разделение произошло в балканском регионе (рис. 3).

Однако, исходя из данных исследования Богданова с соавторами (Богданов и др., 2014), при

анализе изменчивости гена *COI* у желтогорлой мыши, строгая генетическая разобщенность внутривидовых форм *S. flavicollis* и их парапатрия указывают на то, что либо они заселяли территорию Восточной Европы в голоцене из разных рефугиумов и независимо друг от друга, либо само их формирование произошло во второй половине голоцена. Авторы (Богданов и др., 2014, с. 259) склоняются ко второму варианту, так как он “представляется более правдоподобным, поскольку мощное распространение широколиственных лесов, произошедшее в середине голоцена в период “климатического оптимума” (7–4.5 тыс. лет назад), должно было бы привести к более сильному взаимопроникновению северной и южной форм и в итоге — к менее строгой дифференциации вида, аналогичной той, что установлена Мишо с соавторами по гену *mtCytb* (Michaux et al., 2005)”.

Таким образом, проведенное нами исследование генетического разнообразия желтогорлой мыши на территории Беларуси дополняет имеющиеся представления о распространении филогрупп и внутривидовой генетической структуре вида.

Однако для решения вопросов о возникших внутривидовых связях и различиях, а также для изучения миграций между локальными популяциями желтогорлой мыши на исследуемой территории в дальнейшем планируется проведение популяционно-генетических исследований с использованием фрагментного анализа, что позволит исследовать внутривидовые процессы, происходящие в ходе расселения вида.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Амишкова А.Х., Темботова Ф.А., Кучинова Е.А., 2015. Генетическое разнообразие и географическое распределение гаплотипов митохондриальной ДНК криптических видов лесных мышей подрода *Sylvaemus* Западного Кавказа // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. Т. 17. № 4–2. С. 402–411.
2. Балакирев А.Е., Гмилль А.П., Окулова Н.М., и др., 2007. К вопросу о таксономическом статусе малой кавказской лесной мыши (*Sylvaemus ciscaucasicus*) и малой лесной мыши (*Sylvaemus uralensis*) // Генетика. Т. 43. № 12. С. 1651–1666.
3. Богданов А.С., Стахеев В.В., Зыков А.Е., и др., 2014. Внутривидовая дифференциация желтогорлой мыши *Sylvaemus flavicollis* в восточной части ареала: результаты исследования изменчивости фрагмента митохондриального гена первой субъединицы цитохромоксидазы // Зоологические исследования регионов России и сопредельных территорий: материалы III Международной науч.-практ. конф., 13–14 января 2014 г. Нижний Новгород, Россия / Министерство образования и Науки Российской Федерации, ФГБОУ ВПО Нижегородский Гос. педагогический ун-т им. К. Минина; под ред. проф. А.И. Дмитриева. Нижний Новгород: НГПУ им. К. Минина. С. 258–264.
4. Борисов Ю.М., Кришук И.А., Борисова З.З., 2023. Географическая изменчивость частот встречаемости В-хромосом у лесных мышей *Sylvaemus flavicollis* Восточной Европы // Генетика. Т. 59. № 5. С. 601–605. <https://doi.org/10.31857/S001667582305003X>
5. Наджафова Р.С., 1997. Уникальные перестройки хромосом в кариотипах желтогорлых мышей (*Apodemus flavicollis*) разных популяций // Генетика. Т. 33. № 1. С. 126–129.

6. Ялковская Л. Э., Сибиряков П. А., Зыков С. В., 2018. Генетическая изменчивость желтогорлой мыши (*Sylvaemus flavicollis* Melch., 1834, Muridae, Rodentia) на восточной границе ареала // Генетика. Т. 54. № 6. С. 643–651. <https://doi.org/10.1134/S1022795418060157>
7. Balakirev A. E., Baskevich M. I., Gmyl A. P. et al., 2007. On the taxonomic rank of ciscaucasian and its relationships with the pygmy wood mouse *Sylvaemus uralensis* inferred from the mtDNA cytochrome *b* gene sequence // Russian Journal of Genetics. Vol. 43. P. 1386–1399. <https://doi.org/10.1134/S1022795407120083>
8. Barbosa S., Paupério J., Searle J., et al., 2013. Genetic identification of Iberian rodent species using both mitochondrial and nuclear loci: Application to noninvasive sampling // Molecular Ecology Resources. Vol. 13. P. 43–56. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12024>
9. Bugarski-Stanojević V., Stamenković G., Blagojević J. et al., 2016. Exploring supernumeraries – a new marker for screening of B-chromosomes presence in the yellow necked mouse *Apodemus flavicollis* // PLoS One. Vol. 11. P. 1–18. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0160946>
10. Chelomina G. N., Atopkin D. M., 2010. Molecular genetic evidence of a deep phylogenetic discontinuity between the asian and european races of pygmy wood mouse based on the mitochondrial cytochrome *b* gene variation // Mol Biol. Vol. 44. P. 699–708. <https://doi.org/10.1134/S0026893310050043>
11. Darriba D., Taboada G. L., Posada D., 2012. jModelTest2: more models, new heuristics and parallel computing // Nature methods. Vol. 9. No. 8. P. 772.
12. Darvish J., Mohammadi Z., Ghorbani F. et al., 2015. Phylogenetic Relationships of *Apodemus* Kaup, 1829 (Rodentia: Muridae) Species in the Eastern Mediterranean Inferred from Mitochondrial DNA, with Emphasis on Iranian Species // J Mammal Evol. Vol. 22. P. 583–595. <https://doi.org/10.1007/s10914-015-9294-9>
13. Degli Esposti M., de Vries S., Crimi M. et al., 1993. Mitochondrial cytochrome *b*: evolution and structure of the protein // Biochimica et Biophysica Acta. Vol. 1143. No. 3. P. 243–271. [https://doi.org/10.1016/0005-2728\(93\)90197-n](https://doi.org/10.1016/0005-2728(93)90197-n)
14. Edgar R. C., 2004. MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput // Nucleic Acids Res. Vol. 32. No. 5. P. 1792–1797. <https://doi.org/10.1093/nar/gkh340>
15. Filippucci M., Macholán, M., Michaux J., 2002. Genetic Variation and Evolution in the genus *Apodemus* (Muridae: Rodentia). Biological Journal of the Linnean Society. Vol. 75. P. 395–419. <https://doi.org/10.1046/j.1095-8312.2002.00032.x>
16. Hall T. A., 1999. Bioedit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT // Nucleic Acids Symp. Ser. Vol. 41. P. 95–98.
17. Hofer S. R., Gaschak S., Dunina-Barkovskaya Y. et al., 2007. New information for systematics, taxonomy, and phylogeography of the rodent genus *Apodemus* (*Sylvaemus*) in Ukraine // J. Mammalogy. Vol. 88. P. 330–342. <https://doi.org/10.1644/06-MAMM-A-218R1.1>
18. Krystufek B., Luznik M., Buzan E. V., 2012. Mitochondrial cytochrome *b* sequences resolve the taxonomy of field mice (*Apodemus*) in the western Balkan refugium // Acta Theriol. Vol. 57. P. 1–7. <https://doi.org/10.1007/s13364-011-0045-x>
19. Leigh J. W., Dryant D., 2015. POPART: full-feature software for haplotype network construction // Methods in Ecology Evolution. Vol. 6. No. 9. P. 1110–1116.
20. Librado P., Rozas J., 2009. DnaSP v5: a software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data // Bioinformatics. Vol. 25. No. 11. P. 1451–1452. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btp187>
21. Martin Y., Gerlach G., Schlötterer C., et al., 2000. Molecular phylogeny of European murid rodents based on complete cytochrome *b* sequences // Mol. Phylogenet. Evol. Vol. 16. P. 37–47. <https://doi.org/10.1006/mpev.1999.0760>
22. Michaux J. R., Chevret P., Filippucci M.-G., et al., 2002. Phylogeny of the genus *Apodemus* with a special emphasis on the subgenus *Sylvaemus* using the nuclear IRBP gene and two mitochondrial markers: cytochrome *b* and 12S rRNA // Mol. Phylogenet. Evol. Vol. 23. P. 123–136. [https://doi.org/10.1016/S1055-7903\(02\)00007-6](https://doi.org/10.1016/S1055-7903(02)00007-6)
23. Michaux J. R., Libois R., Filippucci M.-G., 2005. So close and so different: comparative phylogeography of two small mammal species, the yellow-necked fieldmouse (*Apodemus flavicollis*) and the Woodmouse (*Apodemus sylvaticus*) in the Western Palearctic region // Heredity. Vol. 94. P. 52–63. <https://doi.org/10.1038/sj.hdy.6800561>
24. Michaux J. R., Libois R., Paradis E., et al. 2004. Phylogeographic history of the yellow-necked field mouse (*Apodemus flavicollis*) in Europe and in the Near and Middle East // Mol. Phylogenet. Evol. Vol. 32. P. 788–798. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2004.02.018>
25. Pfunder M., Holzgang O., Frey J., 2004. Development of microarray-based diagnostics of voles and shrews for use in biodiversity monitoring studies, and evaluation of mitochondrial cytochrome oxidase I vs. cytochrome *b* as genetic markers // Molecular ecology. Vol. 13. P. 1277–1286. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2004.02126.x>
26. Rajičić M., Makunin A., Adnađević T., et al., 2022. B Chromosomes' Sequences in Yellow-Necked Mice *Apodemus flavicollis* – Exploring the Transcription // Life. Vol. 12. No. 1. 50 p. <https://doi.org/10.3390/life12010050>
27. Serizawa K., Suzuki H., Tsuchiya K., 2000. A phylogenetic view on species radiation in *Apodemus* inferred from variation of nuclear and mitochondrial genes // Biochem. Genet. Vol. 38. P. 27–41. <https://doi.org/10.1023/A:1001828203201>

28. Tamura K., Peterson D., Peterson N., et al., 2011. MEGA5: molecular evolutionary genetics analysis using maximum likelihood, evolutionary distance, and maximum parsimony methods // *Molecular Biology and Evolution*. Vol. 28. No. 10. P. 2731–2739. <https://doi.org/10.1093/molbev/msr121>

REFERENCES

1. Amshokova A. Kh., Tembotova F.A., Kuchinova E.A., 2015. Genetic diversity and geographical distribution of mitochondrial DNA haplotypes of cryptic species of wood mice of the subgenus *Sylvaemus* of the Western Caucasus. *Izvestiya of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*. Vol. 17. № 4–2. P. 402–411. (In Russ.)
2. Balakirev A.E., Gmil A.P., Okulova N.M., et al., 2007. On the question of the taxonomic status of the small Caucasian wood mouse (*Sylvaemus ciscaucasicus*) and the small wood mouse (*Sylvaemus uralensis*) // *Russian Journal of Genetics*. Vol. 43. № 12. P. 1651–1666. (In Russ.)
3. Bogdanov A.S., Stakheev V.V., Zykov A.E., et al., 2014. Intraspecific differentiation of the yellow-necked mouse *Sylvaemus flavicollis* in the eastern part of its range: results of a study of the variability of a fragment of the mitochondrial cytochrome oxidase subunit I gene. *Zoological Research of the Regions of Russia and Adjacent Territories: Proceedings of the III International Scientific and Practical Conference*, January 13–14, 2014, Nizhny Novgorod, Russia. Ministry of Education and Science of the Russian Federation, Federal State Budgetary Educational Institution of Higher Professional Education “Nizhny Novgorod State Pedagogical University named after K. Minin”; edited by Prof. A.I. Dmitriev. Nizhny Novgorod: K. Minin NSPU. P. 258–264. (In Russ.)
4. Borisov Yu.M., Krischuk I.A., Borisova Z.Z., 2023. Geographical variability in the frequency of occurrence of B chromosomes in wood mice *Sylvaemus flavicollis* of Eastern Europe // *Russian Journal of Genetics*. Vol. 59. № 5. P. 601–605. (In Russ.) <https://doi.org/10.31857/S001667582305003X>
5. Najafova R.S., 1997. Unique chromosome rearrangements in karyotypes of yellow-necked mice (*Apodemus flavicollis*) from different populations // *Russian Journal of Genetics*. Vol. 33. № 1. P. 126–129. (In Russ.)
6. Yalkovskaya L., Sibiryakov P., Zykov S., 2018. Genetic Variability in the Yellow-Necked Field Mouse (*Sylvaemus flavicollis* Melch., 1834, Muridae, Rodentia) at the Eastern Border of the Range // *Russian Journal of Genetics*. Vol. 54. No. 6. P. 643–651. (In Russ.) <https://doi.org/10.1134/S1022795418060157>
7. Balakirev A.E., Baskevich M.I., Gmyl A.P. et al., 2007. On the taxonomic rank of *ciscaucasicus* and its relationships with the pygmy wood mouse *Sylvaemus uralensis* inferred from the mtDNA cytochrome *b* gene sequence. *Russian Journal of Genetics*. Vol. 43. P. 1386–1399. <https://doi.org/10.1134/S1022795407120083>
8. Barbosa S., Paupério J., Searle J., et al., 2013. Genetic identification of Iberian rodent species using both mitochondrial and nuclear loci: Application to noninvasive sampling. *Molecular Ecology Resources*. Vol. 13. P. 43–56. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12024>
9. Bugarski-Stanojević V., Stamenković G., Blagojević J. et al., 2016. Exploring supernumeraries – a new marker for screening of B-chromosomes presence in the yellow-necked mouse *Apodemus flavicollis*. *PLoS One*. Vol. 11. P. 1–18. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0160946>
10. Chelomina G.N., Atopkin D.M., 2010. Molecular genetic evidence of a deep phylogenetic discontinuity between the Asian and European races of pygmy wood mouse based on the mitochondrial cytochrome *b* gene variation. *Mol Biol*. Vol. 44. P. 699–708. <https://doi.org/10.1134/S0026893310050043>
11. Darriba D., Taboada G.L., Posada D., 2012. jModelTest2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nature methods*. Vol. 9. No. 8. P. 772.
12. Darvish J., Mohammadi Z., Ghorbani F. et al., 2015. Phylogenetic Relationships of *Apodemus* Kaup, 1829 (Rodentia: Muridae) Species in the Eastern Mediterranean Inferred from Mitochondrial DNA, with Emphasis on Iranian Species. *J Mammal Evol*. Vol. 22. P. 583–595. <https://doi.org/10.1007/s10914-015-9294-9>
13. Degli Esposti M., de Vries S., Crimi M. et al., 1993. Mitochondrial cytochrome *b*: evolution and structure of the protein. *Biochimica et Biophysica Acta*. Vol. 1143. No. 3. P. 243–271. [https://doi.org/10.1016/0005-2728\(93\)90197-n](https://doi.org/10.1016/0005-2728(93)90197-n)
14. Edgar R.C., 2004. MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic Acids Res*. Vol. 32. № 5. P. 1792–1797. <https://doi.org/10.1093/nar/gkh340>
15. Filippucci M., Macholán, M., Michaux J., 2002. Genetic Variation and Evolution in the genus *Apodemus* (Muridae: Rodentia). *Biological Journal of the Linnean Society*. Vol. 75. P. 395–419. <https://doi.org/10.1046/j.1095-8312.2002.00032.x>
16. Hall T.A., 1999. Bioedit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symp. Ser.* Vol. 41. P. 95–98.
17. Hofer S.R., Gaschak S., Dunina-Barkovskaya Y. et al., 2007. New information for systematics, taxonomy, and phylogeography of the rodent genus *Apodemus* (*Sylvaemus*) in Ukraine. *J. Mammalogy*. Vol. 88. P. 330–342. <https://doi.org/10.1644/06-MAMM-A-218R1.1>
18. Krystufek B., Luznik M., Buzan E.V., 2012. Mitochondrial cytochrome *b* sequences resolve the taxonomy of field mice (*Apodemus*) in the western Balkan refugium. *Acta Theriol*. Vol. 57. P. 1–7. <https://doi.org/10.1007/s13364-011-0045-x>

19. Leigh J.W., Dryant D., 2015. POPART: full-feature software for haplotype network construction. *Methods in Ecology Evolution*. Vol. 6. No. 9. P. 1110–1116.
20. Librado P., Rozas J., 2009. *DnaSP v5: a software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data*. *Bioinformatics*. Vol. 25. No. 11. P. 1451–1452. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btp187>
21. Martin Y., Gerlach G., Schlötterer C., et al., 2000. Molecular phylogeny of European muroid rodents based on complete cytochrome b sequences. *Mol. Phylogenet. Evol.* Vol. 16. P. 37–47. <https://doi.org/10.1006/mpev.1999.0760>
22. Michaux J.R., Chevret P., Filippucci M.-G., et al., 2002. Phylogeny of the genus *Apodemus* with a special emphasis on the subgenus *Sylvaemus* using the nuclear IRBP gene and two mitochondrial markers: cytochrome b and 12S rRNA. *Mol. Phylogenet. Evol.* Vol. 23. P. 123–136. [https://doi.org/10.1016/S1055-7903\(02\)00007-6](https://doi.org/10.1016/S1055-7903(02)00007-6)
23. Michaux J.R., Libois R., Filippucci M.-G., 2005. So close and so different: comparative phylogeography of two small mammal species, the yellow-necked fieldmouse (*Apodemus flavicollis*) and the Woodmouse (*Apodemus sylvaticus*) in the Western Palearctic region. *Heredity*. Vol. 94. P. 52–63. <https://doi.org/10.1038/sj.hdy.6800561>
24. Michaux J.R., Libois R., Paradis E., et al., 2004. Phylogeographic history of the yellow-necked field mouse (*Apodemus flavicollis*) in Europe and in the Near and Middle East. *Mol. Phylogenet. Evol.* Vol. 32. P. 788–798. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2004.02.018>
25. Pfunder M., Holzgang O., Frey J., 2004. Development of microarray-based diagnostics of voles and shrews for use in biodiversity monitoring studies, and evaluation of mitochondrial cytochrome oxidase I vs. cytochrome b as genetic markers. *Molecular ecology*. Vol. 13. P. 1277–1286. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2004.02126.x>
26. Rajičić M., Makunin A., Adnađević T., et al., 2022. B Chromosomes' Sequences in Yellow-Necked Mice *Apodemus flavicollis* – Exploring the Transcription. *Life*. Vol. 12. No. 1. 50 p. <https://doi.org/10.3390/life12010050>
27. Serizawa K., Suzuki H., Tsuchiya K., 2000. A phylogenetic view on species radiation in *Apodemus* inferred from variation of nuclear and mitochondrial genes. *Biochem. Genet.* Vol. 38. P. 27–41. <https://doi.org/10.1023/A:1001828203201>
28. Tamura K., Peterson D., Peterson N., et al., 2011. MEGA5: molecular evolutionary genetics analysis using maximum likelihood, evolutionary distance, and maximum parsimony methods. *Molecular Biology and Evolution*. Vol. 28. No. 10. P. 2731–2739. <https://doi.org/10.1093/molbev/msr121>

Сведения об авторах

Евгений Игоревич Машков – канд. биол. наук, доцент, ст. науч. сотрудник лаборатории популяционной экологии наземных позвоночных и управления биоресурсами, “Научно-практический центр НАН Беларуси по биоресурсам”, г. Минск, Республика Беларусь;
E-mail: mashkov.evgenii25@gmail.com
<https://orcid.org/0000-0002-2870-1904>

Елена Сергеевна Гайдученко – канд. биол. наук, доцент, заведующий лабораторией ихтиологии, “Научно-практический центр НАН Беларуси по биоресурсам”, г. Минск, Республика Беларусь;
E-mail: gajduchenko@tut.by;
<https://orcid.org/0000-0001-5648-6028>

Юрий Михайлович Борисов – д-р биол. наук, вед. науч. сотрудник. Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, г. Москва, Российская Федерация;
E-mail: borisov2693@gmail.com

About the authors

Evgeniy Igorevich Mashkov – PhD in ecology, Senior Researcher, Laboratory of Population Ecology of Terrestrial Vertebrates and Bioresource Management Scientific and “Practical Center for Bioresources, National Academy of Sciences of Belarus”, Minsk, Republic of Belarus;
E-mail: mashkov.evgenii25@gmail.com;
<https://orcid.org/0000-0002-2870-1904>

Elena Sergeevna Gajduchenko – PhD in ecology Head of the Laboratory of Ichthyology at National Academy of Sciences of Belarus, Scientific and “Practical Center for Bioresources, National Academy of Sciences of Belarus”, Minsk, Republic of Belarus;
E-mail: gajduchenko@tut.by;
<https://orcid.org/0000-0001-5648-6028>

Yury Mihailovich Borisov – D. Sc. Biology, Leading Researcher Institute of ecology and evolution A.N. Severtsov of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation;
E-mail: borisov2693@gmail.com

Поступила в редакцию 21.05.2025
После доработки 30.12.2025
Принята к публикации 24.01.2026

Received May 21, 2025
Revised December 30, 2025
Accepted January 24, 2026

Эрнест Викторович Ивантер – ученый, наставник, коллега (1935–2025)

А. М. Макаров*, А. В. Коросов

Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования “Петрозаводский государственный университет” (ПетрГУ),

Петрозаводск, Российская Федерация

**e-mail: a.makarov@karelia.ru*

Ernest Viktorovich Ivanter – scientist, mentor, colleague (1935–2025)

A. M. Makarov*, A. V. Korosov

Petrozavodsk State University (PetrSU), Petrozavodsk, Russian Federation

**e-mail: a.makarov@karelia.ru*

25 сентября 2025 г. ушел из жизни Эрнест Викторович Ивантер, выдающийся зоолог и эколог, доктор биологических наук, профессор, член-корреспондент Российской академии наук. Он был вице-президентом, а потом почетным членом териологического общества при РАН, избирался почетным членом американского Зоологического общества, общества зоологов Польши и общества териологов Финляндии, действительным членом Российской академии естественных наук и членом Нью-Йоркской академии наук. Много лет он был членом редколлегии “Зоологического журнала” и журнала “Экология”. Он автор более 400 научных работ, в том числе свыше 50 монографий, учебников, учебных пособий и научно-популярных книг о животном мире и природе Северо-Запада России.

Мы помним Эрнеста Викторовича не только как ученого, а в первую очередь как нашего Учителя и очень яркого, умного, оптимистичного, фантастически работоспособного человека, который был рядом на протяжении столь долгих лет. Для нас, его учеников и коллег, важны не столько его регалии и достижения, сколько воспоминания о совместной работе, тех ее моментах, которые изменили нашу судьбу, и тех чертах его характера, которыми мы хотели бы обладать.

Знакомство с ним началось еще с нашей студенческой скамьи; так сложилось, что всю нашу жизнь он был руководителем, а мы, в том или ином статусе, подчиненными. Эрнест Викторович был человеком огромной эрудиции и глубокого ума. В разговоре с ним всегда чувствовалась его интеллектуальная мощь, в какие-то моменты это раздражало, но приходилось принимать как факт. Невозможно было выиграть у него в какой-либо дискуссии или споре. Его яркая аргументация,

ссылки на авторитеты, цитаты и строгая логика не оставляли оппонентам ни единого шанса. Иногда, конечно, не обходилось без некоторых приемов, которые нельзя было назвать абсолютно корректными. Однако и софистика требует весьма изощренного ума.

Эрнест Викторович не только великолепно знал вопросы, которыми занимался, но и очень любил своими знаниями делиться. Еще в далеком 1965 г. он стал ассистентом кафедры зоологии и дарвинизма Петрозаводского университета и преподавал здесь почти до конца жизни. Он честно признавался, что любит читать лекции и очень переживал, когда здоровье уже не позволило ему это делать. Лектор он был очень яркий, а лекции получались образные, будоражащие воображение и мысль и охватывающие явления всего мироздания – от законов экологии до законов общественного устройства и политической ситуации. Но надо честно признать, систематического изложения материала там не было, то есть без учебника при подготовке к экзамену студентам было не обойтись. На недоуменные вопросы преподавателей-коллег по этому поводу он отвечал: “Как думаете, что важнее студентам – услышать слова из учебника или ценные мысли профессора?” И приходится признать, что важнее были его размышления о мироздании. А вот экзаменатор он был дотошный и суровый, не раз повторял: “Экзамен – это еще одна, причем важная форма образования”.

Он активно интересовался не только учебно-профессиональной подготовкой студентов, но и студенческой общественной жизнью, поддерживал самые разные полезные инициативы. Активно защищал студентов от разного рода административных нападков за нечто лишнее,

прозвучавшее на “капустниках” в ходе самодеятельных студенческих фестивалей.

Пожалуй, наиболее существенную помощь он оказывал своим ученикам при освоении методологии написания научных работ. С одной стороны, он требовал логичности изложения и точности использования научной терминологии. С другой — проводил фактический тренинг по научному письму. Со многими сотрудниками и аспирантами повторялась одна и та же типичная история. Эрнест Викторович давал задание обработать данные, написать статью, диссертацию, учебник и отдать ему на проверку. Через некоторое время он приглашал на встречу и предъявлял несколько ошарашенному ученику совершенно перечерканную рукопись. Чуть ли не каждое слово было зачеркнуто, переписано, исправлено, уточнено, фразы перестроены и трансформированы. Затем шел подробный разбор этой правки с объяснением смысла внесенных изменений. Каждый подопечный, анализируя правку и исправляя текст, по которому огненным пером прошелся Эрнест Викторович, постепенно и довольно быстро обучался классическому научному письму, обеспечивающему и легкое усвоение содержания читателем, и появление в тексте новых идей и смыслов. Иногда, впрочем, литературность и образность речи Эрнеста Викторовича вводили мысль несколько в сторону от точности. Однако в ходе дискуссии в конце концов рождались уравновешенные и точные формулировки. При этом он никогда не “давил” своим авторитетом на аспиранта и всегда выслушивал контраргументы, что в итоге приводило к максимально взвешенному решению. Если “всему хорошему мы обязаны книгам”, то всему хорошему в нашем научном стиле изложения — Эрнесту Викторовичу. В более зрелом возрасте уже и мы редактировали и рецензировали работы шефа и, хотя в этом процессе иногда и обижались друг на друга, всегда приходили к консенсусу.

Как научный руководитель он был очень популярен, причем большинство его аспирантов и соискателей свои диссертационные работы успешно завершали (кто-то в срок, кто-то несколько позже) и защищались. Под его руководством были подготовлены и успешно защищены 7 докторских диссертаций и 44 кандидатские диссертации. Защитившиеся через муки навсегда бесконечно благодарны руководителю, который не дал нам малодушно расслабиться. Созданная Э.В. Ивантером научно-педагогическая школа “Популяционная экология животных” представлена его учениками по всей стране, но в основном, конечно, в Карелии и Петрозаводске.

На столе у него вечно лежали заявки от разных журналов написать рецензию на статью, дать

отзыв на реферат и приглашения к оппонированию диссертаций. Хорошее знание своего предмета и любовь к преподаванию, думается, и послужили причиной организации диссертационного совета по биологии при Петрозаводском университете, который около 15 лет давал путевки в жизнь начинающим и маститым ученым, защитившим в этом учебном заведении свои кандидатские и докторские диссертации. Можно было услышать мнение, что наш совет иногда пропускал и слабые диссертации. Но теперь мы смотрим на это как на проявление очень важной черты характера Эрнеста Викторовича, его доброты. Он хотел, чтобы интеллектуальный труд людей был достойно вознагражден и чтобы наличие ученой степени помогло в дальнейшей профессиональной деятельности.

Научные интересы Эрнеста Викторовича охватывали очень разные вопросы. Здесь важно отметить, что свои “карельские зоологические университеты” он прошел в заповеднике “Кивач” (Карелия), в котором 22-летний молодой ученый Э.В. Ивантер стал первым штатным зоологом, старшим лаборантом. Именно здесь он развернул широкие фаунистические и экологические исследования. Всего за четыре года (с осени 1957 г. до середины 1961 г.) Эрнест Викторович выполнил огромный объем работы (с помощью Татьяны Всеволодовны Ивантер) и, как он не раз вспоминал впоследствии, в таком темпе ему работать больше не удавалось. Результат нашел свое отражение в первом выпуске “Трудов заповедника “Кивач” (1969), четыре статьи Эрнеста Викторовича (“солные” и в соавторстве) раскрывали темы по фауне и экологии рыб, амфибий, рептилий, птиц и млекопитающих! Именно в “Киваче” была заложена основа будущих фундаментальных трудов Эрнеста Викторовича по популяционной экологии.

Однако основной конек Эрнеста Викторовича — это, конечно, экология мелких млекопитающих. Исследуемые вопросы лучше всего отражают его монографии этой тематики, вышедшие в разные годы: “Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР” (1975) — вероятно одна из двух его наиболее цитируемых работ, “Адаптивные особенности мелких млекопитающих” (1985, в соавторстве с Т.В. Ивантер и И.Л. Тумановым), “Территориальная экология землероек-бурозубок” (2001, в соавторстве с А.М. Макаровым), “Млекопитающие Восточной Фенноскандии в условиях антропогенной трансформации таежных экосистем” (2006, в соавторстве с Ю.П. Курхиным и П.И. Даниловым), “Экологическая токсикология природных популяций птиц и млекопитающих Севера” (2008, в соавторстве с Н.В. Медведевым), “Очерки

популяционной экологии мелких млекопитающих на северной периферии ареала” (2018).

Он смело брался и за решение научных проблем, лишь отдаленно связанных с зоологией и экологией. В числе таких проектов – популяризация использования математических методов в биологии. В 1974 г. Эрнест Викторович опубликовал свой биометрический бестселлер, книгу “Основы биометрии” – небольшую, но очень емкую по содержанию. В ней он, по сути, утвердил новую методологию построения учебников по данному предмету. Логика изложения начинается с постановки предметной биологической задачи, решение и объяснение которой постепенно расшифровывает глубокий смысл каждого метода. Этот принцип был положен в основу целой серии книг по биометрии, написанных в соавторстве с А.В. Коросовым: “Основы биометрии” (1992), “Элементарная биометрия” (2005), “Введение в количественную биологию” (2014). Эта серия и сейчас продолжается и его учениками, и уже учениками его учеников.

Эрнест Викторович был еще и активным популяризатором знаний о природе и ее сохранении. В серии “Животный мир Карелии” вышли его книги “Млекопитающие” (1974), “Птицы” (1975, в соавторстве с В.Б. Зиминым), “Земноводные и пресмыкающиеся” (1975), которые потом выдержали неоднократные переиздания. Позднее вышла книга “Насекомые” (2006, в соавторстве с Е.Б. Яковлевым и М.П. Лобковой). Последняя книга этого направления, над которой он работал, вышла в электронном виде в конце 2025 г.: “Беспозвоночные животные” <https://elibrary.petsu.ru/books/78905>. Для ее создания он собрал целый коллектив соавторов, описавших разные систематические группы беспозвоночных Карелии, – в сумме получилась целая энциклопедия.

В девяностые годы, когда началась активная демократизация нашего общества, Эрнест Викторович не мог оказаться в стороне от этого бурного тогда процесса. Он трижды был избран депутатом Петрозаводского городского совета и активно участвовал в жизни города и заседаниях городского совета. Выступал всегда очень ярко и бескомпромиссно. Как вспоминал один из журналистов: “Ивантер покидал кафедру в зале заседаний только ради того, чтобы вернуться на нее с другой стороны”. В коридорах университета то и дело появлялись корреспонденты, желающие знать его мнение по тому или иному вопросу местной жизни, причем совсем необязательно этот вопрос касался именно городской экологии.

Доброта Эрнеста Викторовича носила очень своеобразный характер, это была добрая, но шоковая терапия. Мы не раз ее наблюдали и испытывали на себе. Будучи 30 лет руководителем кафедры

и факультета, он постоянно решал какие-то вопросы дисциплинарного и организационного характера. Постоянно в кабинете находились посетители, студенты, преподаватели, которые в чем-то неправильно себя повели и должны были все свои ошибки исправить. Разговор почти всегда носил напряженный характер. Эрнест Викторович весьма раздраженно или на повышенных тонах высказывался о текущем положении дел и ошибках действий подчиненного. В результате у того больше не возникало желания снова сталкиваться с начальником и в следующий раз подчиненному приходилось трижды продумывать целесообразность тех или иных своих действий.

Однако, и это самое важное, Эрнест Викторович никогда не преследовал своих подчиненных, никогда не стремился их ни морально, ни организационно уничтожить, выгнать с работы. И в советское, и в российское время потеря работы в университете могла означать потерю и статуса, и профессии, и средств к существованию. Даже для оступившихся, выпивающих, дряхлеющих он всегда стремился найти такие формы участия в работе в университете, чтобы они были и доступны для этого человека, и не вредили общему делу образования студентов. Некоторых людей в критические периоды их жизни он “брал на передержку”, пока они через год-два не находили более достойного применения своим способностям. Также он относился к студентам, почти всегда принимая их сторону и называя (за глаза) своими детьми. Бывали случаи, когда он обвинял преподавателей, массово ставивших двойки, в нерадивости, а студенты получали возможность пересдать этот экзамен у другого преподавателя. Однако Эрнест Викторович не был добреньким, всепрощающим, нет: очень жесткую взбучку получали все провинившиеся, но эта шоковая терапия всегда оканчивалась тем, что человеку давался новый шанс для дальнейшего исправления.

К сожалению, во многих других организациях преследование и выживание “нелюбимых” подчиненных – норма жизни. Единственные, с кем Эрнест Викторович был не сдержан (ни в своих выводах, ни в речи, ни в интонациях), – это чиновники из администрации среднего звена, немело организующие учебный процесс. Вопрос, как правило, решался в нашу пользу как в текущий момент, так как в дальнейшем. “Хороший начальник, – сказал однажды Эрнест Викторович, – это тот, кем довольно и руководство и подчиненные”. И он действительно был хорошим начальником: в период его руководства и кафедра зоологии, и биологический факультет ПетрГУ были максимальны по числу преподавателей. По его инициативе была открыта вторая специальность на нашем

факультете — экология, а кафедра зоологии стала по праву кафедрой зоологии и экологии.

Живость ума Эрнеста Викторовича позволяла ко всему относиться с юмором. По воспоминаниям его сверстников, и в студенческие годы он всегда был в центре внимания, владея аудиторией. Приятно вспомнить праздничные заседания кафедры в период его правления — все это было легко и радостно! Чувство юмора помогало ему и в работе с аспирантами, позволяя преодолевать дистанцию между членом-корреспондентом и недавним студентом. Помнится его шутка, которую он приписывал своему учителю Б.А. Кузнецову: “В кандидатской диссертации может быть только одна новая мысль, а лучше ни одной: если мысль правильная, то руководитель выглядит дураком, раз до нее сам не додумался; если она неправильная, дураком выглядит аспирант. Как Вы думаете, какой вариант выберет руководитель?” Однако фактически Эрнест Викторович всегда поощрял своих учеников и сотрудников к новому, новаторскому, особенно в области обработки собранных данных, количественного анализа экологических зависимостей. Не раз он ставил задачу применить тот или иной современный метод, о котором узнавал из публикаций.

Общение с ним — это было общение с живой историей советской биологии. Он часто вспоминал годы своей юности, истории из тех времен и знаменитый КЮБЗ — Кружок юных биологов Московского Зоопарка. Круг его ближайших

друзей, с которыми он долгие годы поддерживал отношения, сложился именно тогда, и все они для нас сплошь легенды отечественной зоологии. Регулярно кто-то из них появлялся в Петрозаводске в гостях у гостеприимной четы Ивантеров. Татьяна Всеволодовна, жена Эрнеста Викторовича, тоже зоолог, чудесно дополняла мужа и была подлинным хранителем домашнего очага.

Эрнест Викторович был еще и завзятым коллекционером. Объекты коллекционирования в основном, естественно, были околзоологическими: фарфоровые и металлические фигурки не только птиц и зверей, но и разных беспозвоночных; раковины моллюсков; картины с животными. Все это он привозил почти из каждой поездки по стране и из-за рубежа. За свою жизнь он собрал две библиотеки: первая — биологическая, которую он потом передал на кафедру в университет, вторая — детективная. Причем он был не только читателем: знаменита история, как он в письмах отправлял другу П.И. Данилову (известному зоологу) детектив с продолжениями, который сам же и сочинял.

Эрнест Викторович был удивительным, ярким, полным кипучей энергии человеком, которому все всегда было интересно, который до конца жизни был полон планов и всегда умел всех окружающих вовлечь в осуществление этих планов.

И вот его не стало. Это невероятно грустно. Нам будет очень его не хватать.

Сведения об авторах

Александр Михайлович Макаров — доктор биологических наук, профессор кафедры зоологии и экологии, ФГБОУВО “Петрозаводский государственный университет”, Петрозаводск, Российская Федерация; E-mail: a.makarov@karelia.ru
<https://orcid.org/>

Андрей Викторович Коросов — доктор биологических наук, профессор кафедры зоологии и экологии, ФГБОУВО “Петрозаводский государственный университет”, Петрозаводск, Российская Федерация; E-mail: korosov@mail.ru;
<https://orcid.org/0000-0001-9598-5612>

About the authors

Alexander Mikhailovich Makarov — Doctor of Biological Sciences, Professor of the Department of Zoology and Ecology, Federal State Budgetary Educational Institution of Higher Education “Petrozavodsk State University, Petrozavodsk”, Russian Federation; E-mail: a.makarov@karelia.ru;
<https://orcid.org/>

Andrey Viktorovich Korosov — Doctor of Biological Sciences, Professor of the Department of Zoology and Ecology, Federal State Budgetary Educational Institution of Higher Education “Petrozavodsk State University, Petrozavodsk”, Petrozavodsk, Russian Federation; E-mail: korosov@mail.ru;
<https://orcid.org/0000-0001-9598-5612>

В связи с непредвиденными обстоятельствами произведена замена DOI статей с префиксом Российской академии наук за 2025 год. В первом выпуске журнала РАН за 2026 год размещена информация о замене цифрового идентификатора на действующий DOI.

Таблица соответствия архивных и действующих цифровых идентификаторов объектов (DOI) выпусков журнала за 2025 г.

№	Наименование статьи	Автор / авторский коллектив	Цифровой идентификатор объекта (DOI)	
			архивный	действующий
Зоологический журнал № 1/2025				
1	New faunistic and taxonomic data on oribatid mites (Acari, Oribatida) from Guatemala	S. G. Ermilov 3	10.31857/S0044513425010011	10.7868/S3034545625010011
2	Описание <i>Candona fuscorara</i> sp. n. с данными по 18S рРНК и переописания <i>Candona uschunica</i> Mazerova 1990 (Ostracoda, Podocopida, Candonidae) из озера Байкал	Т. М. Алексеева, Р. С. Кривороткин, А. Г. Королева, О. А. Тимошкин 16	10.31857/S0044513425010024	10.7868/S3034545625010024
3	Оценка влияния инвазии самшитовой огнёвки (<i>Cydalima perspectalis</i> , Lepidoptera, Crambidae) на фауну двупарноногих многоножек (Diploroda) Кавказского биосферного заповедника	А. П. Евсюков, Ю. А. Чумаченко, И. В. Попов 40	10.31857/S0044513425010038	10.7868/S3034545625010038
4	Биоразнообразие офиур (Echinodermata, Ophiuroidea) морей России	Е. А. Стратаненко, В. Г. Степанов, Е. Г. Панина 52	10.31857/S0044513425010049	10.7868/S3034545625010049
5	“Правило ресурсов” Макнаба и адаптивные изменения черепа обыкновенной бурозубки (<i>Sorex araneus</i> L., Eulipotyphla, Soricidae) из различных экосистем	В. Н. Орлов, А. В. Бобрецов, Д. М. Кривоногов, А. В. Щегольков 65	10.31857/S0044513425010059	10.7868/S3034545625010059
6	К морфологии восточносибирского лоса (<i>Alces americanus</i> pflizenmayeri, Cervidae) в Якутии	А. В. Аргунов 83	10.31857/S0044513425010064	10.7868/S3034545625010064
7	Кожа байкальской нерпы (<i>Pusa sibirica</i> , Phocidae): норма и патология	И. В. Аникиенко, Н. И. Рядинская, Е. А. Петров, К. Ю. Костюнин, С. Е. Белова, Д. Р. Иконникова 93	10.31857/S0044513425010076	10.7868/S3034545625010076
8	Новый вид мух-журчалок из рода <i>Eumerus</i> Meigen 1822 (Diptera, Syrphidae) с территории Туркмении	А. В. Баркалов	10.31857/S0044513425010086	10.7868/S3034545625010086
Зоологический журнал № 2/2025				
1	Переописание <i>Cytherissa pennata</i> Mazerova 1990 и <i>Cytherissa latirecta</i> Mazerova 1985 (Ostracoda, Podocopida, Cytherideidae) из озера Байкал	Т. М. Алексеева, Р. С. Кривороткин, О. А. Тимошкин	10.31857/S0044513425020019	10.7868/S3034545625020019
2	Постювенальная линька юрка (<i>Fringilla montifringilla</i> , Passeriformes, Fringillidae): исследование в четырех точках ареала	Т. А. Рымкевич, В. Н. Рыжановский, Е. В. Шутова, Е. Г. Стрельников	10.31857/S0044513425020028	10.7868/S3034545625020028
3	Волосистой покров разновозрастных особей шерстистого носорога (<i>Coelodonta antiquitatis</i> †): сравнительно-морфологический анализ	О. Ф. Чернова, Г. Г. Боевский	10.31857/S0044513425020033	10.7868/S3034545625020033
4	Проявления “бдительности” в группах кабанов (<i>Sus scrofa ussuricus</i>) на охраняемой территории Центрального Сихотэ-Алиня	В. А. Зайцев	10.31857/S0044513425020042	10.7868/S3034545625020042
5	Эпигенетическая изменчивость неметрических признаков черепа линий американской норки (<i>Neogale vison</i> Schreber, Carnivora, Mustelidae) после селекции по признакам оборонительного поведения	И. А. Васильева, О. В. Трапезов	10.31857/S0044513425020058	10.7868/S3034545625020058

№	Наименование статьи	Автор / авторский коллектив	Цифровой идентификатор объекта (DOI)	
			архивный	действующий
6	Обыкновенный хомяк (<i>Cricetus cricetus</i> L., 1758, Cricetidae, Rodentia) в Москве: генетическая структура, природоохран- ный статус	Н. Ю. Феоктисто- ва, И. Г. Мещерский, С. И. Мещерский, Т. Н. Карманова, П. Л. Богомолов, А. В. Суров	10.31857/S0044513425020066	10.7868/S3034545625020066
7	Статистический анализа многолетней динамики численности рыжей полевки (<i>Clethrionomys glareolus</i> Schreber, Rodentia, Cricetidae) на северо-западной периферии ареала	Э. В. Ивантер	10.31857/S0044513425020073	10.7868/S3034545625020073
8	Настоящие лемминги (<i>Lemmini</i> , Arvicolinae, Rodentia) эоплейстоцена (ка- лабрия) севера Западной Сибири	Е. А. Маркова, А. В. Бородин	10.31857/S0044513425020089	10.7868/S3034545625020089

Зоологический журнал № 3/2025

1	Интересные находки долгоносикообраз- ных жуков (Coleoptera, Curculionoidea) на заповедных территориях Северного Приазовья	С. В. Дедюхин	10.31857/S0044513425030011	10.7868/S3034545625030011
2	Структура корреляций фенотипических признаков в индивидуальном и истори- ческом развитии усачей комплекса <i>Varbus</i> (= <i>Labeobarbus</i>) <i>intermedius</i> в озере Тана, Эфиопия	А. Н. Миронов- ский, А. В. Кожара, Е. Е. Слынько	10.31857/S0044513425030026	10.7868/S3034545625030026
3	Энергетические резервы и некоторые связанные с ними популяционные ха- рактеристики травяной лягушки (<i>Rana temporaria</i>) на противоположных краях ареала	Н. А. Булахова, К. И. Шишкина, А. С. Семухина	10.31857/S0044513425030034	10.7868/S3034545625030034
4	Речные полыньи – температурные оа- зисы для бурой оляпки и горного дупеля на северо-востоке Азии?	Д. И. Берман, А. В. Ал- фимов	10.31857/S0044513425030047	10.7868/S3034545625030047
5	Структура и организация песенного ре- пертуара синехвостки (<i>Tarsiger cyanurus</i> , Passeriformes, Muscicapidae)	А. С. Опаев	10.31857/S0044513425030053	10.7868/S3034545625030053
6	Дистанции бегства кабана (<i>Sus scrofa ussuricus</i>) и расстояния нападения на него тигра (<i>Panthera tigris altaica</i>)	В. А. Зайцев	10.31857/S0044513425030066	10.7868/S3034545625030066
7	Весенние ледовые залёжки и поведение байкальской нерпы (<i>Pusa sibirica</i> Gmelin, 1788, Phocidae)	Е. А. Петров, А. Б. Купчинский, А. А. Сыроватский	10.31857/S0044513425030073	10.7868/S3034545625030073
8	Репродуктивные характеристики цокоров (<i>Myospalax</i> , Rodentia, Spalacidae) востока России	Ю. А. Баженов, М. В. Павленко	10.31857/S0044513425030086	10.7868/S3034545625030086
9	Мониторинг крупных позвоночных ар- ктической фауны с использованием ин- теллектуальной технологии AutoML	В. А. Соболевский, Л. А. Колпашиков, С. Б. Розенфельд, В. В. Михайлов	10.31857/S0044513425030095	10.7868/S3034545625030095

Зоологический журнал № 4/2025

1	<i>Bathynella bazikalovae</i> sp. n. и <i>Bathynella gara</i> sp. n. (Crustacea, Syncarida, Bathynellidae) из озера Байкал	Т. М. Алексеева, Р. С. Кривороткин, О. А. Тимошкин	10.31857/S0044513425040018	10.7868/S3034545625040018
2	<i>Trypoxylus dichotomus septentrionalis</i> Kôno, 1931 (Coleoptera, Scarabaeidae, Dynastinae) – новые вид и род фауны России	В. Г. Безбородов, А. А. Воронков, В. А. Головизин	10.31857/S0044513425040021	10.7868/S3034545625040021
3	Анализ фауны и населения птиц острова Онекотан (Большая Курильская гряда)	А. А. Рома- нов, Я. А. Рель- кин, Е. А. Коблик, П. А. Смирнов, Е. Н. Барканова, А. Н. Каландадзе	10.31857/S0044513425040036	10.7868/S3034545625040036

№	Наименование статьи	Автор / авторский коллектив	Цифровой идентификатор объекта (DOI)	
			архивный	действующий
4	Анализ климатических факторов, лимитирующих распространение лебедя-шипунa (<i>Cygnus olor</i> , Anatidae, Anseriformes) на внутренних водоемах Северо-Запада России	С. А. Коузов, А. В. Кравчук, В. М. Храбрый, Ю. Ю. Смирнов, С. В. Лукьянов, Е. В. Абакумов	10.31857/S0044513425040041	10.7868/S3034545625040041
5	Особенности популяционной структуры черного коршуна (<i>Milvus migrans</i> , Accipitridae) на востоке Азии: мигрирующие и оседлые популяции	Н. Г. Андреевкова, И. В. Карякин	10.31857/S0044513425040054	10.7868/S3034545625040054
6	Особенности роста клюва у птенцов кобчика (<i>Falco vespertinus</i> , Falconidae, Falconiformes) в гнездовой период в антропогенном биотопе в долине реки Маныч (Ростовская область)	А. И. Ермолаев, В. В. Кутилина	10.31857/S0044513425040063	10.7868/S3034545625040063
7	Регистрация эколокационных сигналов <i>Pipistrellus abramus</i> и <i>Nyctalus aviator</i> (Chiroptera, Vespertilionidae) на крайнем востоке России	С. А. Черепушкин, В. Г. Потопаева, Д. Г. Смирнов	10.31857/S0044513425040079	10.7868/S3034545625040079
8	К вопросу взаимоотношений соболя (<i>Martes zibellina</i>) и кабарги (<i>Moschus moschiferus</i>) в Якутии	А. В. Аргунов, В. М. Сафронов	10.31857/S0044513425040082	10.7868/S3034545625040082
9	Распределение темной полевки (<i>Microtus agrestis</i> (Linnaeus, 1761), Rodentia, Cricetidae, Arvicolinae) в Западной Сибири	А. А. Кислый, Ю. С. Равкин, В. П. Стариков	10.31857/S0044513425040098	10.7868/S3034545625040098
10	Применение косметических блёсток (глиттера) в качестве неперевариваемого маркера при массовом мечении грызунов	В. Ю. Олейниченко, М. А. Извольская, М. Г. Плескачева	10.31857/S0044513425040109	10.7868/S3034545625040109

Зоологический журнал № 5/2025

1	Особенности строения биссусного аппарата и биссусной бороздки ноги у мидии средиземноморской (<i>Mytilus galloprovincialis</i> , Bivalvia, Mytilidae) из бухты Житкова Японского моря	Е. Е. Вехова, К. В. Киселев	10.31857/S0044513425050019	10.7868/S3034545625050019
2	Кариотип черноморского гребешка (<i>Flexorecten glaber ponticus</i> , Bivalvia, Pectinidae)	А. В. Пиркова	10.31857/S0044513425050027	10.7868/S3034545625050027
3	Faunistic and taxonomic data on oribatid mites (Acari, Oribatida) from the Amhara Region, Ethiopia	S. G. Ermilov, L. B. Rybalov	10.31857/S0044513425050032	10.7868/S3034545625050032
4	Два новых вида щетинохвосток рода <i>Petrobiellus</i> Silvestri, 1943 (Microcoryphia, Machilidae, Petrobiellinae) с Дальнего Востока России	В. Г. Каплин	10.31857/S0044513425050044	10.7868/S3034545625050044
5	Два новых вида рода <i>Thinodromus</i> Kraatz, 1857 (Coleoptera, Staphylinidae, Oxytelinae) из Брунея и Филиппин	М. Ю. Гильденков	10.31857/S0044513425050051	10.7868/S3034545625050051
6	Исследовательское поведение молоди плотвы (<i>Rutilus rutilus</i> , Cyprinidae) разного возраста в крестообразном лабиринте	Н. А. Панкова, Е. А. Осипова	10.31857/S0044513425050066	10.7868/S3034545625050066
7	Дистанционное отслеживание пространственно-временного распределения западного лесного гуменника (<i>Anser fabalis fabalis</i> , Anseriformes, Aves) в России в контексте его сохранения	С. В. Волков, С. Б. Розенфельд	10.31857/S0044513425050078	10.7868/S3034545625050078
8	Динамика относительной численности <i>Mammuthus primigenius</i> (Blumenbach, 1799) на Северо-Западной Чукотке в конце позднего плейстоцена	Г. К. Павлюков, Г. К. Данилов, В. И. Цыганкова, С. Л. Вартамян	10.31857/S0044513425050085	10.7868/S3034545625050085

№	Наименование статьи	Автор / авторский коллектив	Цифровой идентификатор объекта (DOI)	
			архивный	действующий
9	Длительная депрессия и восстановление локальной популяции обыкновенной полевки (<i>Microtus arvalis</i> , Cricetidae, Rodentia) на юго-востоке Тверской области	Н. А. Шипанов, М. В. Касаткин, С. В. Павлова	10.31857/S0044513425050093	10.7868/S3034545625050093
10	Динамика температуры тела и двигательной активности обыкновенной слепушонки (<i>Ellobius talpinus</i> , Cricetidae, Rodentia) в теплое время года	Д. В. Петровский, И. А. Васильев, Е. А. Новиков	10.31857/S0044513425050101	10.7868/S3034545625050101
11	Использование данных кольцевания водоплавающих птиц для расчета неистощительных норм их охотничьего изъятия	С. П. Харитонов	10.31857/S0044513425050119	10.7868/S3034545625050119
12	Первый случай обнаружения аномально-рога у самки восточносибирского лося (<i>Alces americanus pfitzenmayeri</i> , Cervidae) в Якутии	А. В. Аргунов	10.31857/S0044513425050126	10.7868/S3034545625050126

Зоологический журнал № 6/2025

1	Новые и редкие виды микротурбеллярий рода <i>Opisthocystis</i> Sekera, 1911 (Plathelminthes, Kalyptorhynchia, Polycystididae) из озера Байкал	Р. С. Кривороткин, О. А. Тимошкин	10.31857/S0044513425060014	10.7868/S3034545625060014
2	Особенности биологического состояния гладкого гребешка (<i>Flexorpecten glaber</i> (Linnaeus, 1758), Bivalvia, Pectinidae) в районе добычи песка в Черном море	И. П. Бондарев	10.31857/S0044513425060025	10.7868/S3034545625060025
3	Новые виды щетинохвосток рода <i>Pedetontus</i> Silvestri, 1911 (Microsoyphia, Machilidae) с Дальнего Востока	В. Г. Каплин	10.31857/S0044513425060034	10.7868/S3034545625060034
4	О жуках-листоедах (Coleoptera, Chrysomelidae, Galerucinae, Alticini) рода <i>Longitarsus</i> Berthold, 1827 Кавказа с описанием нового вида <i>Longitarsus kovali</i> sp. n.	П. В. Романцов	10.31857/S0044513425060046	10.7868/S3034545625060046
5	Два новых вида выемчатокрылых молей рода <i>Gelechia</i> Hübner [1825] (Lepidoptera, Gelechiidae) из Малайзии и Филиппин	М. М. Омелько, Н. В. Омелько	10.31857/S0044513425060059	10.7868/S3034545625060059
6	К материалам по летне-осеннему питанию тетерева (<i>Lagopus tetrix</i> , Galliformes, Tetraonidae) на юге лесной зоны Русской равнины	В. Г. Боршевский, А. П. Сухорук, С. Ю. Фокин, М. Е. Черняховский	10.31857/S0044513425060068	10.7868/S3034545625060068
7	Характеристики сна, как сравнительный показатель осторожности в популяциях северных оленей (<i>Rangifer tarandus</i>)	Л. М. Баскин	10.31857/S0044513425060076	10.7868/S3034545625060076
8	Апикальное удлинение моляров у водяной полевки (<i>Arvicola amphibius</i> (L.), Rodentia, Arvicolinae)	Л. П. Проскурняк, Г. Г. Назарова	10.31857/S0044513425060087	10.7868/S3034545625060087
9	Влияние погодных условий на активность обыкновенной полевки (<i>Microtus arvalis</i> Pallas, 1778, Cricetidae, Rodentia)	О. В. Толкачёв, К. В. Маклаков	10.31857/S0044513425060093	10.7868/S3034545625060093
10	Микростациональные предпочтения у некоторых видов сообщества мышевидных грызунов, обитающих в Высокогорной зоне Республики Дагестан	М. Ш. Магомедов	10.31857/S0044513425060105	10.7868/S3034545625060105
11	IX Meeting of the A. M. Nikolsky Herpetological Society (Russia, Kaluga, 7–12 October 2024)	I. V. Doronin, E. L. Konstantinov, L. F. Mazanaeva, N. B. Ananjeva	10.31857/S0044513425060114	10.7868/S3034545625060114

Зоологический журнал № 7/2025

1	Расширение ареала трематоды <i>Clinostomum complanatum</i> (Plathelminthes, Trematoda) на север в бассейне реки Волги	А. Е. Жохов, М. Н. Пугачёва	10.31857/S0044513425070019	10.7868/S3034545625070019
---	---	-----------------------------	----------------------------	---------------------------

№	Наименование статьи	Автор / авторский коллектив	Цифровой идентификатор объекта (DOI)	
			архивный	действующий
2	Внутривидовое разнообразие метатеркарий <i>Diplostomum numericum</i> Niewiadomska, 1988 (Digenea, Diplostomidae) в условиях техногенного загрязнения водоемов	Л. В. Аникиева, Д.И. Лебедева	10.31857/S0044513425070026	10.7868/S3034545625070026
3	Oribatid mites (Acari, Oribatida) from a bamboo forest of the Dharti Walal National Park, Ethiopia, with descriptions of two new species	S. G. Ermilov, L. B. Rybalov	10.31857/S0044513425070033	10.7868/S3034545625070033
4	Участие воробьиных птиц в прокормлении личинок и нимф <i>Ixodes persulcatus</i> (Acari, Ixodidae) в Республике Карелия	А. О. Толстогузов, Л.А. Беспятова, Н.А. Лютикова, С.В. Бугмырин	10.31857/S0044513425070041	10.7868/S3034545625070041
5	Новый вид щетинохвосток рода <i>Machilontus</i> Silvestri, 1912 (Microcoyphia, Meinertellidae) из южного Вьетнама	В. Г. Каплин	10.31857/S0044513425070059	10.7868/S3034545625070059
6	Пространственная структура гнездовых поселений белолобого гуся (<i>Anser albifrons</i>) и гуменника (<i>Anser fabalis</i>) в тундрах Таймыра	С. П. Харитонов	10.31857/S0044513425070069	10.7868/S3034545625070069
7	Пространственная структура и динамика сезонных миграций воробьеобразных (Passeriformes, Aves) на плато Путорана, Сибирь	А. А. Романов	10.31857/S0044513425070075	10.7868/S3034545625070075
8	Новые данные о распространении гигантской вечерницы (<i>Nyctalus lasiopterus</i>) (Chiroptera, Vespertilionidae) в Краснодарском крае	В. П. Снитко, Л.В. Снитко	10.31857/S0044513425070088	10.7868/S3034545625070088
9	Кормовая конкуренция – возможная причина вымирания бизонов в Евразии, аборигенных лошадей в Северной Америке	Б. Д. Абатуров	10.31857/S0044513425070095	10.7868/S3034545625070095
10	Распределение мышевидных грызунов Горного Алтая	Ю. С. Равкин, С.М. Цыбулин, Л.А. Хляп, И.Н. Богомолова	10.31857/S0044513425070106	10.7868/S3034545625070106
11	К изучению пространственной структуры популяции темной полевки (<i>Microtus (Agricola) agrestis</i> L.) на таежном Северо-Западе России	Э. В. Ивантер	10.31857/S0044513425070112	10.7868/S3034545625070112

Зоологический журнал № 8/2025

1	Сообщества гельминтов серебристых чаек (<i>Larus argentatus</i>) Мурманского побережья Баренцева моря: состав, анализ, подходы к оценке	В. В. Ку克林, М.М. Кукина	10.31857/S0044513425080017	10.7868/S3034545625080017
2	New faunistic and taxonomic data on oribatid mites (Acari, Oribatida) from the Can Gio Biosphere Nature Reserve, Vietnam	S. G. Ermilov, V.M. Salavatulin, V.A. Khaustov	10.31857/S0044513425080029	10.7868/S3034545625080029
3	<i>Bryocamptus</i> (<i>Bryocamptus</i>) <i>timoshkini</i> sp. n. (Copepoda, Harpacticoida, Canthocamptidae) из озера Байкал	Т. М. Алексеева, Р.С. Кривороткин	10.31857/S0044513425080038	10.7868/S3034545625080038
4	Популяция обыкновенного ужа (<i>Natrix natrix</i> Linnaeus, 1758, Colubridae, Reptilia) города Москвы. 1. История формирования и особенности пространственной структуры	И. В. Кузиков	10.31857/S0044513425080042	10.7868/S3034545625080042
5	Клуша <i>Larus fuscus fuscus</i> (Laridae, Charadriiformes) на Онежском озере (Красная книга Российской Федерации)	Т. Ю. Хохлова, А.В. Артемьев	10.31857/S0044513425080056	10.7868/S3034545625080056

№	Наименование статьи	Автор / авторский коллектив	Цифровой идентификатор объекта (DOI)	
			архивный	действующий
6	Изменения численности короткохвостого (<i>Stercorarius parasiticus</i> (L., 1758)) и большого (<i>Stercorarius skua</i> (Brunnich, 1764)) поморников (<i>Stercorariidae</i>) на островах Мурмана как ответная реакция на динамику трофических условий в юго-западной части Баренцева моря	Ю. В. Краснов, Н.Г. Николаева, А.В. Ежов	10.31857/S0044513425080069	10.7868/S3034545625080069
7	Анализ разнообразия переднего отдела m1 темной полевки (<i>Microtus agrestis</i> , <i>Arvicolinae</i> , <i>Rodentia</i>)	А. А. Поздняков, С.А. Абрамов	10.31857/S0044513425080076	10.7868/S3034545625080076
8	Фоторегистрация при учетах морских птиц: как это делать правильно	Н. Б. Конохов	10.31857/S0044513425080082	10.7868/S3034545625080082
9	Тестирование неинвазивного метода оценки стрессированности диких кабанов (<i>Sus scrofa</i> L., 1758; <i>Artiodactyla</i>)	С. Н. Калинина, С.В. Найдено, В.А. Илюха, Д.В. Панченко, П.С. Журавлёва, И.А. Зайцева	10.31857/S0044513425080099	10.7868/S3034545625080099

Зоологический журнал № 9/2025

1	New faunistic and taxonomic data on oribatid mites (<i>Acari</i> , <i>Oribatida</i>) from the Arsi Mountains National Park, Ethiopia	S. G. Ermilov, L. B. Rybalov	10.31857/S0044513425090018	10.7868/S3034545625090018
2	Типология гнезд муравьев <i>Formica forsslundi</i> (Hymenoptera, Formicidae) в условиях верховых болот	Д. А. Левочки	10.31857/S0044513425090027	10.7868/S3034545625090027
3	Адаптация личиночного развития травяной лягушки (<i>Rana temporaria</i>) к укороченному сезону активности и ее вероятные генетические основы	С. М. Ляпков, В.А. Скобеева	10.31857/S0044513425090031	10.7868/S3034545625090031
4	Популяция обыкновенного ужа (<i>Natrix natrix</i> Linnaeus, 1758, <i>Colubridae</i> , <i>Reptilia</i>) города Москвы. 2. Популяционно-морфологическая характеристика и особенности экологии ужа на Шукинском полуострове	И. В. Кузиков	10.31857/S0044513425090047	10.7868/S3034545625090047
5	Остатки пещерного льва (<i>Panthera spelaea</i> Goldfuss, 1810, <i>Carnivora</i> , <i>Felidae</i>) из местонахождений среднего и позднего плейстоцена юга Западной и Средней Сибири	С. К. Васильев	10.31857/S0044513425090059	10.7868/S3034545625090059
6	Малоизвестный случай захода белого медведя (<i>Ursus maritimus</i> , <i>Carnivora</i> , <i>Ursidae</i>) в таежную зону Европейского Северо-Востока России	А. Н. Королев	10.31857/S0044513425090068	10.7868/S3034545625090068
7	Морфотипическая изменчивость третьего верхнего щечного зуба хромосомных рас <i>Alexandromys evoronensis</i> (<i>Arvicolinae</i> , <i>Rodentia</i>) из природных и лабораторных популяций	И. В. Картавцева, А.А. Поздняков, А.И. Степанова, И.Н. Шереметьева, М.В. Павленко	10.31857/S0044513425090078	10.7868/S3034545625090078

Зоологический журнал № 10/2025

1	Juvenile instars of <i>Pergalumna emarginata</i> (Banks, 1895) (<i>Acari</i> , <i>Oribatida</i> , <i>Galumnidae</i>)	S. G. Ermilov 3	10.31857/S0044513425100015	10.7868/S3034545625100015
2	Hindlimb myology and syndesmology of the Haast's eagle	A. V. Zinoviev 13	10.31857/S0044513425100026	10.7868/S3034545625100026
3	Гемоспоридии оседлых и мигрирующих видов птиц Хинганского заповедника (Амурская область)	А. С. Опаев, М.С. Бабыкина, А.И. Антонов, Я.В. Домбровская, Е.В. Платонова 28	10.31857/S0044513425100038	10.7868/S3034545625100038
4	Распространение рукокрылых (<i>Chiroptera</i> , <i>Vespertilionidae</i>) в Республике Башкортостан	В. П. Снитыко, Л.В. Снитыко 44	10.31857/S0044513425100046	10.7868/S3034545625100046

№	Наименование статьи	Автор / авторский коллектив	Цифровой идентификатор объекта (DOI)	
			архивный	действующий
5	“Материковая” и “островная”: две глубоко дивергировавшие митохондриальные линии длиннопалой ночницы (<i>Myotis macrodactylus</i> (Temminck, 1840), Vespertilionidae, Chiroptera)	У. В. Горобейко, Е. В. Крохаева, А. А. Кадетова, Д. В. Казаков, А. А. Маслов, С. Ю. Стефанов 72	10.31857/S0044513425100052	10.7868/S3034545625100052
6	Потенциальное влияние отлова с изъятием на отсроченный результат продолжающегося мониторинга. Мелкие млекопитающие	Н. А. Шипанов 86	10.31857/S0044513425100061	10.7868/S3034545625100061
7	Медновский песец (<i>Vulpes lagopus semenovi</i> (Ognev, 1931)): исчезающий островной эндемик	М. Е. Гольцман, Е. П. Крученкова, И. К. Дорфман, Н. А. Бочарова, Е. Г. Мамаев, Л. О. Доронина	10.31857/S0044513425100075	10.7868/S3034545625100075

Зоологический журнал № 11/2025

1	Faunistic and taxonomic data on oribatid mites (Acari, Oribatida) from the Kon Chu Rang Nature Reserve, Vietnam	S. G. Ermilov	10.7868/S3034543X25110017	10.7868/S3034545625110017
2	<i>Bryocamptus</i> (<i>Bryocamptus</i>) <i>oesculus</i> sp. n. (Copepoda, Harpacticoida) from the hyporheic complex of the Iskar River, Bulgaria	A. M. Apostolov	10.7868/S3034543X25110026	10.7868/S3034545625110026
3	Холодостойкость и северная граница ареала обыкновенного ужа (<i>Natrix natrix</i> , Squamata, Reptilia)	Д. И. Берман, А. В. Алфимов, Н. А. Булахова, Е. Н. Мещерякова	10.7868/S3034543X25110033	10.7868/S3034545625110033
4	Продолжительность тонической неподвижности позволяет предсказать поведение молодого глухаря (<i>Tetrao urogallus</i> , Aves) при встрече с хищником	М. А. Минина, А. М. Климова, О. Р. Друзяка, А. В. Друзяка	10.7868/S3034543X25110048	10.7868/S3034545625110048
5	Регистрация полимелии у чирка-свистунка (<i>Anas crecca</i>) на Камчатке	Н. Н. Герасимов, Ю. Б. Аргюхин	10.7868/S3034543X25110058	10.7868/S3034545625110058
6	Сравнительная морфология кожного покрова водяного оленя (<i>Hydropotes inermis</i>) и мунтжаков (<i>Muntiacus</i> spp.), Cervidae, Artiodactyla	О. Ф. Чернова, Е. М. Щелканов, Р. М. Хацаева, Д. В. Панкратов	10.7868/S3034543X25110067	10.7868/S3034545625110067
7	Строение волосяного покрова мумии гололопного бурого медведя (<i>Ursus arctos</i> Linnaeus, 1758) из многолетнемерзлых отложений Якутии	О. Ф. Чернова, Г. Г. Босескоров, М. Ю. Чепрасов, Г. П. Новгородов	10.7868/S3034543X25110071	10.7868/S3034545625110071
8	Генетическая изменчивость и подвидовая дифференциация степной пеструшки (<i>Lagurus lagurus</i> Pall., Cricetidae, Rodentia) на основе анализа вариаций митохондриального гена цитохрома b	Т. А. Дупал, И. В. Моролдоев, А. В. Кривопапов	10.7868/S3034543X25110085	10.7868/S3034545625110085
9	Морфологическая верификация подродового статуса ольхонской полевки (<i>Alticola olchonensis</i> Litvinov, 1960, Arvicolinae, Rodentia) на основе анализа изменчивости формы третьего верхнего щёчного зуба (M3)	И. А. Васильева, А. Г. Васильев, В. Н. Большаков	10.7868/S3034543X25110097	10.7868/S3034545625110097

Зоологический журнал № 12/2025

1	Определение популяционной принадлежности кальмаров <i>Beryteuthis magister</i> (Cephalopoda, Gonatidae) с использованием морфометрических характеристик статолитов	В. Р. Зиминая, Д. О. Алексеев, А. И. Буяновский	—	10.7868/S3034545625120011
2	New faunistic and taxonomic data on oribatid mites (Acari, Oribatida) of Guadeloupe	S. G. Ermilov, D. Georgiev	—	10.7868/S3034545625120025
3	Первая находка длиннопалого рака (<i>Pontastacus leptodactylus</i> , Decapoda, Astacidae) в озере Косьюсозеро, Северная Карелия (Россия)	Е. С. Савосин, А. Ю. Тамулёнис, Д. С. Савосин	—	10.7868/S3034545625120035

№	Наименование статьи	Автор / авторский коллектив	Цифровой идентификатор объекта (DOI)	
			архивный	действующий
4	Новый вид щетинохвосток рода <i>Allopsontus</i> Silvestri, 1911 (<i>Microscorypha</i> , <i>Machilidae</i>) из юго-западного Казахстана	В. Г. Каплин	–	10.7868/S3034545625120047
5	Влияние гидрохимических характеристик термальных водоемов Камчатки на рост и размеры озерных лягушек (<i>Pelophylax ridibundus</i> Pallas, 1771, <i>Amphibia</i> , <i>Ranidae</i>)	М. А. Брякова, С. М. Ляпков	–	10.7868/S3034545625120054
6	Дальние предметы-ориентиры не являются основными для запоминания местоположения цели в лабиринте у взрослых серых жаб (<i>Bufo bufo</i> L.)	В. С. Громова, С. В. Огурцов	–	10.7868/S3034545625120068
7	<i>Gara Somateria mollissima v-nigrum</i> Bonaparte, 1855 Охотского моря	Д. В. Соловьёва, О. Д. Прокопенко, Д. А. Барыкина, В. В. Данилова, Г. В. Киртаев, С. Б. Розенфельд	–	10.7868/S3034545625120072
8	Первый опыт разведения и сезонная биология гобийского хомячка (<i>Cricetulus sokolovi</i> Orlov et Malygin, 1988)	С. Ю. Гуреев, Н. Ю. Феоктистова, М. Е. Диатроптов, В. П. Куприянов, М. Ю. Смагина, А. В. Суров	–	10.7868/S3034545625120086