



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

Российская Академия Наук

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ/ RUSSIAN JOURNAL OF ZOOLOGY

2026 Том 105 № 3 Март

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:// zoojournras.ru](https://zoojournras.ru)



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

Российская Академия Наук

ZOOLOGICHESKIY ZHURNAL / RUSSIAN JOURNAL OF ZOOLOGY

2026 Volume 105 No. 3 March

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

Chief of Editorial Staff 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://zoojournras.ru>

СОДЕРЖАНИЕ

Том 105, Номер 3, 2026

Март

Состав, структура и географические особенности сообществ гельминтов у морских птиц в субарктической и арктической зонах Баренцева моря <i>В.В. Куклин, М.М. Куклина</i>	5
Влияние температуры и света на вылупление гигантской африканской улитки (<i>Achatina fulica</i>) <i>И. Цао, Г. Ниу, Ю. Лю, М. Чэнь, Ю. Ван, Ш. Хань, Ч. Пань</i>	23
Культивирование и описание ювенильных и взрослой стадий <i>Scheloribates (Scheloribates) milleri</i> Jacot, 1936 (Acari, Oribatida, Scheloribatidae) <i>С.Г. Ермилов, Х. Мзик</i>	33
Новый вид щетинохвосток рода <i>Ditrigoniophthalmus</i> (Microcoryphia, Machilidae) из Западного Алтая <i>В.Г. Каплин</i>	49
Паразитоиды (Hymenoptera) липовой моли-пестрянки (<i>Phyllonorycter issikii</i> , Lepidoptera, Gracillariidae) <i>И.В. Ермолаев</i>	60
Пространственная структура смешанных гнездовых поселений зимняков (<i>Buteo lagopus</i> , Accipitridae, Accipitriormes), белых сов (<i>Bubo scandiacus</i> , Strigidae, Strigiformes) и средних поморников (<i>Stercorarius pomarinus</i> , Stercorariidae, Charadriiformes) в тундрах северо-западного Таймыра <i>С.П. Харитонов</i>	74
Сравнение морфотипической изменчивости первого нижнего коренного зуба (m1) полевки Максимовича (<i>Alexandromys maximowiczii</i>) и восточной полевки (<i>Alexandromys fortis</i>) (Rodentia, Cricetidae) <i>М.А. Винокурова, М.П. Тиунов</i>	90
Видовые особенности антиоксидантной защиты у мелких млекопитающих таежного северо-запада России <i>Т.Н. Ильина, И.В. Баишникова, А.Е. Якимова, Е.П. Антонова</i>	106

Contents

Volume 105, № 3, 2026

March

The Composition, Structure and Geographical Features of Seabird Helminth Communities in the Subarctic and Arctic Zones of the Barents Sea <i>V.V. Kuklin, M.M. Kuklina</i>	5
The Effects of Temperature and Light on the Hatching of the Giant African Snail (<i>Achatina fulica</i>) <i>Y. Cao, G. Niu, Y. Liu, M. Chen, Y. Wang, S. Han, Z. Pan</i>	23
Culturing and Descriptions of the Juvenile and Adult Instars of <i>Scheloribates</i> (<i>Scheloribates</i>) <i>milleri</i> Jacot, 1936 (Acari, Oribatida, Scheloribatidae) <i>S.G. Ermilov, H. Mzeek</i>	33
A New Species of Bristletails of the Genus <i>Ditrigoniophthalmus</i> (Microcoryphia, Machilidae) from the Western Altai <i>V.G. Kaplin</i>	49
Parasitoids (Hymenoptera) of the Lime Leaf Miner (<i>Phyllonorycter issikii</i> , Lepidoptera, Gracillariidae) <i>I.V. Ermolaev</i>	60
Spatial Structure of Combined Breeding Settlements of Rough-legged Buzzard (<i>Buteo lagopus</i> , Accipitridae, Accipitriormes), Snowy Owls (<i>Bubo scandiacus</i> , Strigidae, Strigiformes) and Pomarine Skuas (<i>Stercorarius pomarinus</i> , Stercorariidae, Charadriiformes) in the Tundra of the North-Western Taimyr Peninsula <i>S.P. Kharitonov</i>	74
Comparison of the Morphotypic Variability of the First Lower Molar (m1) in Maximovicz's Vole (<i>Alexandromys maximowiczii</i>) and the Eastern Vole (<i>Alexandromys fortis</i>) (Rodentia, Cricetidae) <i>M.A. Vinokurova, M.P. Tiunov</i>	90
Species-specific Features of Antioxidant Defense in Small Mammals of the Taiga Northwest of Russia <i>T.N. Ilyina, I.V. Baishnikova, A.E. Yakimova, E.P. Antonova</i>	106

Состав, структура и географические особенности сообществ гельминтов у морских птиц в субарктической и арктической зонах Баренцева моря

В.В. Ку克林*, М.М. Кукулина

Мурманский морской биологический институт РАН,

Мурманск, Российская Федерация

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

Аннотация. Проведен анализ состава и структуры сообществ гельминтов у птиц, имеющих повсеместное распространение и разную степень пищевой пластичности (толстоклювых кайр, моевок и бургомистров), в арктической (архипелаги Шпицберген, Земля Франца-Иосифа, Новая Земля) и субарктической (Мурманское побережье, Печорское море) зонах Баренцева моря. Установлено, что повсеместное распространение характерно в первую очередь для паразитов, которые циркулируют в пелагических экосистемах, не имеют свободноживущих личиночных стадий и проявляют широкую специфичность к хозяевам. В арктической зоне не обнаружено эндемичных гельминтов, хотя у некоторых видов значения количественных показателей инвазии были выше, чем в Субарктике. В субарктической зоне значительный вклад в разнообразие сообществ вносят виды, реализующие жизненные циклы в морском прибрежье и пресноводных биоценозах. В значениях базовых индексов инфрасообществ и компонентных сообществ статистически достоверные различия между арктической и субарктической зонами отмечены только для моевок. Для других видов птиц было отмечено одно различие — более высокое значение индекса Шеннона компонентных сообществ гельминтов толстоклювых кайр в субарктической зоне. Оценка видового разнообразия компонентных сообществ гельминтов с помощью теста ANOSIM не выявила значимых различий ни у одного вида птиц. Показано, что ключевые факторы для формирования устойчивых ассоциативных связей между видами гельминтов в сообществах — это разделение эконош в организме окончательного хозяина и ослабление конкуренции за пространство и ресурсы.

Ключевые слова: сообщества гельминтов, морские птицы, Баренцево море, Арктика, Субарктика

Финансирование. Работа выполнена в рамках программы исследований по Государственному заданию FMEE-2024-0012 “Экология, физиология и паразитология птиц Арктического бассейна в условиях климатических и антропогенных трансформаций среды обитания” (№ государственной регистрации 124013000721-1).

Соблюдение этических стандартов. Все процедуры, выполненные в исследованиях с участием животных, соответствовали этическим стандартам, утвержденным правовыми актами РФ, принципам Базельской декларации и рекомендациям Комиссии по биоэтике Мурманского морского биологического института Российской академии наук (Протокол № 14 от 20.11.2025 г.).

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

Вклад авторов. Концепция оригинальной статьи — КВВ, анализ данных литературы — КВВ, обработка данных — КВВ, написание и редактирование манускрипта — КВВ, КММ, работа со списком литературы и рисунками — КВВ, КММ.

Благодарности. Авторы выражают благодарность администрации и сотрудникам Кандалакшского государственного природного заповедника, в первую очередь старшему научному сотруднику А.В. Ежову, за помощь в проведении полевых работ.

Ссылка для цитирования: Ку克林 В.В., Кукулина М.М. Состав, структура и географические особенности сообществ гельминтов у морских птиц в субарктической и арктической зонах Баренцева моря // Зоологический журнал / Russian Journal of Zoology. 2026. Т. 105. № 3. С. 5–22. <https://doi.org/10.7868/S3034545626030018>

The Composition, Structure and Geographical Features of Seabird Helminth Communities in the Subarctic and Arctic Zones of the Barents Sea

V.V. Kuklin*, M.M. Kuklina

*Murmansk Marine Biological Institute, Russian Academy of Sciences,
Murmansk, Russian Federation*

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

Abstract. The composition and structure of helminth communities in birds with widespread distribution and varying degrees of dietary plasticity (Brünnich's guillemots, kittiwakes and glaucous gulls) in the Arctic (Spitsbergen, Franz Josef Land, and Novaya Zemlya archipelagos) and Subarctic (Murmansk coast and Pechora Sea) zones of the Barents Sea were analyzed. Ubiquitous distributions are revealed to be primarily typical of parasites that circulate in pelagic ecosystems, have no free-living larval stages, and show broad host specificity ranges. No helminthes endemic to the Arctic zone have been found, although in some species the values of quantitative parameters of invasion were higher than in the Subarctic. In the Subarctic zone, species that complete their life cycles in marine coastal areas and freshwater biocenoses contribute significantly to the diversity of communities. In the values of the basic indices of infracommunities and component communities, statistically significant differences between the Arctic and Subarctic zones have been noted only for kittiwakes. One difference was found in other bird species: a higher Shannon index value for the component communities of Brünnich's guillemots in the Subarctic zone. An assessment of the species diversity of component helminth communities using the ANOSIM test revealed no significant differences in any bird species. The key factor for the formation of stable associative links between helminth species in communities has been shown to be the division of niches in the final host's body and the weakening of competition for space and resources.

Keywords: helminth communities, seabirds, Barents Sea, Arctic, Subarctic

Funding. The work was performed within the framework of the state assignment for the Murmansk Marine Biological Institute of the Russian Academy "Ecology, physiology and parasitology of birds of the Arctic basin in conditions of climatic and anthropogenic transformations of the habitat" (state registration number 124013000721-1).

Ethics declarations. All procedures performed in animal studies complied with ethical standards approved by the legal acts of the Russian Federation, the principles of the Basel Declaration and the recommendations of the Commission on Bioethics of the Murmansk Marine Biological Institute of the Russian Academy of Sciences (Protocol No. 14 dated 11/20/2025).

Conflict of interests. None.

Authors contribution. The concept of the original article – KVV, the analysis of literature data – KVV, data processing – KVV, writing and editing a manuscript – KVV, KMM, working with a list of references and figures – KVV, KMM.

Acknowledgements. The authors would like to thank the administration and staff of the Kandalaksha State Nature Reserve, primarily Senior researcher A.V. Ezhov, for their assistance in carrying out field work.

For Citation: Kuklin V.V., Kuklina M.M. The Composition, Structure and Geographical Features of Seabirds Helminth Communities in the Subarctic and Arctic Zones of the Barents Sea. *Zoologicheskii zhurnal / Russian Journal of Zoology*. 2026. Vol. 105, no. 3, pp. 5–22. (In Russ.) <https://doi.org/10.7868/S3034545626030018>

Благодаря особенностям гидрологического режима (прежде всего взаимодействию привносимых Гольфстримом теплых и соленых атлантических и холодных распресненных арктических вод), Баренцево море имеет уникальный биогеографический статус. Структура водных масс достаточно устойчива (Петров, 2009), а зона, разделяющая их (Полярный фронт), одновременно служит основной биогеографической границей арктической и субарктической областей — в юго-западной части моря доминирует бореальная биота, на севере и северо-востоке преобладают арктические гидробионты. В западной части моря эта граница четко определена и стабильна, в восточной — менее выражена и подвержена межгодовым колебаниям, которые зависят от интенсивности притока атлантических вод (Loeng, 1991). Различаясь в деталях (сезонное распределение, долговременная динамика состава и биомассы), эта граница в целом совпадает для разных экологических групп организмов (рис. 1).

Для субарктической зоны Баренцева моря, помимо общего доминирования бореальных форм, характерно более высокое разнообразие прибрежной, пелагической и донной фауны, а также морских птиц и млекопитающих. Обилие и пространственная близость гидробионтов (потенциальных хозяев), их разнообразные и разветвленные трофические связи, а также относительно благоприятные абиотические условия способствуют успешной циркуляции многих видов гельминтов, в том числе и со сложными жизненными циклами. В арктической области общий уровень видового разнообразия паразитов существенно ниже, а эндемичные для северных широт гельминты полностью отсутствуют (Куклин, Куклина, 2005; Galaktionov, 1996).

Различия в видовом составе гельминтов птиц Баренцева моря в арктической и субарктической областях изучены довольно детально (Куклин, Куклина, 2005; Галактионов, 2016; Baer, 1956; Galaktionov, 1996). Установлено, что обеднение гельминтофауны птиц в высоких широтах происходит во многом за счет исчезновения видов, использующих в качестве промежуточных хозяев бореальных беспозвоночных и рыб и имеющих активных во внешней среде личиночные стадии. Кроме того, у птиц в Арктике практически нет паразитов, циркулирующих в пресноводных биоценозах, а доминирующее положение занимают виды, не проявляющие строгой специфичности к промежуточным и окончательным хозяевам.

При этом сравнительный биогеографический анализ гельминтофауны птиц на уровне сообществ до настоящего времени не проводился. Между тем состав сообществ паразитов может быть отражением разных жизненных стратегий и собственно



Рис. 1. Граница Полярного фронта в Баренцевом море по данным наблюдений в 1960–2016 гг. (по: Onarheim, Teigen, 2018)

Fig. 1. The boundary of the Polar Front in the Barents Sea according to observations in 1960–2016 (according to: Onarheim, Teigen, 2018)

гельминтов, и их хозяев в различных участках ареала (Вакай, 2025). Значения количественных параметров инфрасообществ и компонентных сообществ могут свидетельствовать как о тесной связи особей хозяев в составе единой популяции, так и о существовании нескольких отдельных популяций в регионе. В наибольшей степени это актуально именно по отношению к морским птицам. На фоне их высокой мобильности и отсутствия видимой пространственной изоляции дифференциация в плане состава кормов и пищевого поведения в разных популяциях одного вида может быть столь значительной, что их можно рассматривать как совершенно разные в экологическом смысле виды (Белопольский, 1957). Широкое распространение в Баренцевоморском регионе характерно для ограниченного числа видов морских птиц (Состояние популяций..., 2003). Ключевое значение имеет разная экологическая пластичность тех или иных видов, прежде всего в плане пищевого спектра и условий для гнездования. С учетом этого в качестве объектов исследования нами были выбраны толстоклювая кайра (*Uria lomvia* L., 1758), моровка (*Rissa tridactyla* L., 1758) и бургомистр (*Larus*

hyperboreus Gunnerus, 1767). Для этих видов характерны высокая численность, адаптивная стратегия питания, а также различные маршруты и районы сезонных миграций (SEATRACK Seabirds Tracking, 10.07.2025).

Основные цели исследования: анализ состава и структуры сообществ гельминтов у птиц, имеющих повсеместное распространение и разную степень пищевой пластичности (толстоклювые кайры, моевки и бургомистры), в арктической (архипелаги Шпицберген, Земля Франца-Иосифа, Новая Земля) и субарктической (Мурманское побережье, Печорское море) зонах Баренцева моря, определение специфических особенностей сообществ; выделение ключевых факторов, влияющих на распространение и частоту встречаемости гельминтов в разных географических областях, у разных видов хозяев и в составе различных видовых комплексов (на уровне интрасообществ и компонентных сообществ); оценка потенциала проникновения в арктические широты гельминтов со сложными жизненными циклами и потенциала колонизации ими новых видов окончательных хозяев.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Паразитологический материал от толстоклювых кайр был собран в пяти точках субарктической зоны в период 1992–2018 гг. ($n = 53$) и в пяти точках арктической зоны в период 1996–2021 гг. ($n = 43$); от моевок — в пяти точках субарктической зоны в период 1991–2024 гг. ($n = 191$) и в трех точках арктической зоны в период 1996–2018 гг. ($n = 45$); от бургомистров — в пяти точках субарктической зоны в период 2005–2015 гг. ($n = 13$) и в трех точках арктической зоны в период 1996–2021 гг. ($n = 28$) (рис. 2). Все обследованные птицы были взрослыми особями.

Птицы подвергались полному гельминтологическому вскрытию. Камеральная обработка материала проведена в лаборатории Мурманского морского биологического института по стандартным паразитологическим методикам (Куклин, Куклина, 2005). После видовой идентификации гельминтов параметры инвазии оценивали по стандартной методике (Bush et al., 1997). Определены состав гельминтофауны и количественные показатели заражения птиц каждого вида — экстенсивность инвазии (ЭИ), интенсивность инвазии (ИИ) и индекс обилия (ИО). Самцы и самки не различаются по параметрам инвазии, поэтому данные по их зараженности приведены в общих выборках. Для ЭИ и ИО были рассчитаны доверительные интервалы при 5% уровне значимости, достоверность обнаруженных различий между границами доверительных интервалов проверяли, используя точный критерий

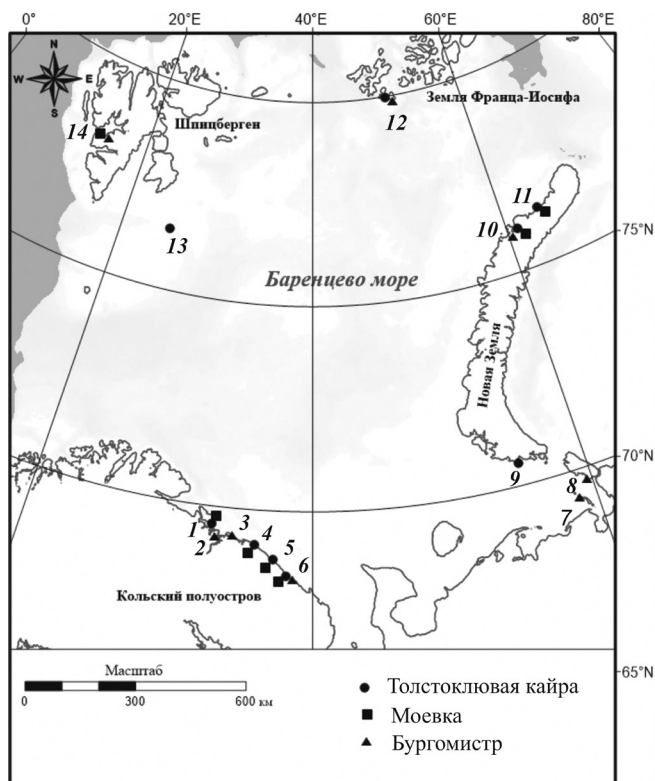


Рис. 2. Районы сбора материала: 1 – п-ов Рыбачий, 2 – Сайда губа, 3 – о-в Кильдин, 4 – мыс Крутик, 5 – архипелаг Семь Островов, 6 – губа Дворовая, 7 – о-в Долгий, 8 – о-в Вайгач, 9 – мыс Саханина, 10 – губа Архангельская, 11 – залив Русская Гавань, 12 – мыс Флора, 13 – о-в Надежды, 14 – залив Грэн фьорд

Fig. 2. Sampling sites: 1 – Rybachiy Peninsula, 2 – Saida Bay, 3 – Kildin Island, 4 – Cape Krutik, 5 – Seven Islands Archipelago, 6 – Dvorovaya Bay, 7 – Dolgiy Island, 8 – Vaigach Island, 9 – Cape Sakhanina, 10 – Arkhangelskaya Bay, 11 – Russkaya Gavan Bay, 12 – Cape Flora, 13 – Hopen Island, 14 – Green Fjord

Фишера (F) ($p = 0.05$). Проведена оценка сходства состава гельминтофауны птиц в различных районах с использованием коэффициента Серенсена (K_s) (Песенко, 1982).

Для описания структуры интрасообществ регистрировали число видов гельминтов на одну особь птиц и количество червей всех видов гельминтов в каждой особи птиц. Параметры интрасообществ оценивались с использованием следующих статистических индексов (Мэггарран, 1992):

- меры разнообразия по количеству видов и особей видов – индексы Бриллюэна (НВ) и Шеннона (Н);
- мера выравнивания распределения особей видов – индекс Пieloу (Е);
- мера доминирования по обилию вида – индекс Бергера–Паркера (D).

Значения параметров инфрасообществ проводили на нормальность распределения по критерию Шапиро–Уилка (Shapiro, Wilk, 1965), достоверность различий для толстоклювых кайр и бургомистров определяли по тесту Манна–Уитни (Mann, Whitney, 1947) ($\alpha = 0.05$), для моевок (в связи с большим объемом выборки в субарктической зоне) — по t -критерию Стьюдента (Лакин, 1990) ($\alpha = 0.05$). При анализе взаимосвязи между разнообразием инфрасообществ и компонентных сообществ рассчитывали индекс насыщенности разнообразия (I_{DS}) (Куклин, Куклина, 2025).

При анализе компонентных сообществ были рассчитаны еще два параметра (Мэггарран, 1992):

— мера доминирования по обилию видов — индекс Симпсона (Smp);

— мера полидоминантности — индекс Вильямса (S).

Сравнение состава компонентных сообществ проводилось по методу ANOSIM с использованием R -теста и расстояния Брея–Кертиса (Clarke, 1993).

При изучении ассоциативных связей между парами видов гельминтов (независимо от их численности), часто встречавшимися вместе в одной особи хозяина, рассчитывали индекс сродства Фэгера–МакГоуэна (I_{FM}) (Fager, McGowan, 1963). Ассоциированность видов считали достоверной при значении индекса ≥ 0.50 .

Для расчетов использованы компьютерные программы Quantitative Parasitology 3.0 (Rozsa et al., 2000) и Past 3 (Hammer et al., 2001).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Состав гельминтофауны

У толстоклювых кайр обнаружено 13 видов гельминтов (1 — трематод, 5 — цестод, 6 — нематод, 1 — скребней). Из них 6 встречаются в баренцевоморском регионе повсеместно, 4 вида — только в субарктической зоне, 3 — только в арктической (табл. 1). Находки 4 видов были единичными (*C. obvelatus* — в Субарктике, *A. dominicana*, *T. jaegerskioeldi*, *C. strumosum* — в Арктике). Отмечено наличие 4 неспецифичных видов паразитических червей (*Anisakis* sp., *Contracaecum* sp. и *C. strumosum* завершают развитие в морских млекопитающих, *H. aduncum* — в рыбах).

Из числа видов с широкой встречаемостью в Баренцевом море и значениями ЭИ $\geq 10\%$ у цестод *A. armillaris* не обнаружено достоверных различий между показателями ЭИ и ИО в Арктике и в Субарктике. У нематод *S. stellaepolaris* ЭИ была заметно выше в Арктике, по значениям ИО различий не зарегистрировано. В свою очередь,

параметры ЭИ и ИО у нематод *Anisakis* sp. выше в субарктической зоне.

Значение коэффициента Серенсена для гельминтофауны кайр в Арктике и в Субарктике составило 0.63.

У моевок обнаружено 29 видов гельминтов (10 — трематод, 11 — цестод, 7 — нематод, 1 — скребней). Из них 6 встречаются в баренцевоморском регионе повсеместно, 20 видов — только в субарктической зоне, 3 вида — только в арктической (табл. 2). Находки 12 видов были единичными (10 — в Субарктике, 2 — в Арктике). Отмечено наличие четырех неспецифичных видов паразитических червей (*Anisakis* sp., *Contracaecum* sp. и *C. strumosum* завершают развитие в морских млекопитающих, *P. atomon* — в рыбах).

Из числа видов с широкой встречаемостью в баренцевоморском регионе и значениями ЭИ $\geq 10\%$ у цестод *A. larina* и *T. erostris* не обнаружено достоверных различий между показателями ЭИ и ИО в Арктике и в Субарктике. У цестод *A. m. micracantha* и скребней *C. strumosum* значения обоих параметров были заметно выше в Арктике. У нематод *S. stellaepolaris* различий по ИО не обнаружено, однако значение ЭИ (при использовании критерия Фишера на фоне незначительного перекрытия границ доверительных интервалов) достоверно выше оказалось в Арктике ($F = 0.006866$, $\chi^2 = 9.28$, $p = 0.05$).

Значение коэффициента Серенсена для гельминтофауны моевок в Арктике и в Субарктике составило 0.33.

У бургомистров обнаружено 34 вида гельминтов (9 — трематод, 15 — цестод, 8 — нематод, 2 — скребней). Из них 10 встречаются в баренцевоморском регионе повсеместно, 16 видов — только в субарктической зоне, 8 — только в арктической (табл. 3). Находки 13 видов были единичными (11 — в Субарктике, 2 — в Арктике). Отмечено наличие четырех неспецифичных видов паразитических червей (*Anisakis* sp., *Contracaecum* sp. и *C. strumosum* завершают развитие в морских млекопитающих, *H. aduncum* — в рыбах).

Из числа видов с широкой встречаемостью в баренцевоморском регионе и значениями ЭИ $\geq 10\%$ не обнаружено различий между показателями ЭИ и ИО в Арктике и в Субарктике у цестод *M. ductilis* и *T. erostris*, у нематод *S. stellaepolaris* и *Anisakis* sp., а также у скребней *P. phippsi*. У нематод *P. adunca* значения обоих параметров были заметно выше в Субарктике. У трематод *C. lingua* значение ИО выше в Субарктике, по ЭИ достоверных различий не обнаружено. У цестод *A. dominicana* картина обратная (в Субарктике более высокие значения ЭИ и отсутствие различий по величине ИО).

Таблица 1. Гельминтофауна толстоклювых кайр и показатели инвазии в арктической и субарктической зонах Баренцева моря**Table 1.** Helminth fauna of Brünnich's guillemots and parameters of infestation in the Arctic and Subarctic zones of the Barents Sea

Виды гельминтов	Субарктика ($n = 53$)		Арктика ($n = 43$)	
	ЭИ, %	ИО, экз.	ЭИ, %	ИО, экз.
<i>Alcataenia armillaris</i> (Rudolphi, 1810) Spasskaya, 1971	49.06 (35.06–63.17)	6.70 (3.87–11.38)	58.14 (42.12–72.99)	4.21 (2.07–10.16)
<i>Neovalipora</i> sp.	5.66 (1.18–15.67)	0.26 (0.00–0.68)	4.65 (0.56–15.82)	0.19 (0.00–0.65)
<i>Tetrabothrius erostris</i> (Loennberg, 1889) Baylis, 1926	5.66 (1.18–15.67)	0.06 (0.00–0.11)	2.33 (0.05–12.29)	0.05 (0.00–0.14)
<i>Anisakis</i> sp. L.	41.51 (28.13–55.87)	1.49 (0.83–3.08)	11.63 (3.88–25.09)	0.16 (0.05–0.37)
<i>Stegophorus stellaepolaris</i> (Parona, 1901)	30.19 (18.34–44.35)	2.62 (1.17–5.77)	60.47 (44.40–75.03)	6.93 (4.21–11.63)
<i>Contracaecum</i> sp. L.	5.66 (1.18–15.67)	0.21 (0.02–0.74)	2.33 (0.05–12.29)	0.02 (0.00–0.07)
<i>Cryptocotyle lingua</i> (Creplin, 1825) Fiscoeder, 1903	11.32 (4.26–23.03)	0.60 (0.13–2.21)	—	—
<i>Streptocara crassicauda</i> (Creplin, 1829) Skrzabin, 1916	7.55 (2.09–18.22)	0.08 (0.2–0.13)	—	—
<i>Cosmocephalus obvelatus</i> (Creplin, 1825) Seurat, 1919	1.89 (0.04–10.08)	0.02 (0.00–0.06)	—	—
<i>Hysterothylacium aduncum</i> (Rudolphi, 1802) Deardorff, Overstreet, 1981	3.77 (0.46–12.98)	0.04 (0.00–0.09)	—	—
<i>Alcataenia dominicana</i> (Raillet, Henry, 1912)	—	—	2.33 (0.05–12.29)	0.02 (0.00–0.07)
<i>Tetrabothrius jaegerskioeldi</i> (Nybelin, 1916)	—	—	2.33 (0.05–12.29)	0.07 (0.00–0.21)
<i>Corynosoma strumosum</i> (Rudolphi, 1802) Lühe, 1904	—	—	2.33 (0.05–12.29)	0.21 (0.00–0.63)

Примечание. Здесь и в табл. 2–3 в скобках приведены значения нижней и верхней границ точного 95%-го доверительного интервала.

Note. Here and in Tables 2–3 for the prevalence of invasion and the abundance index, the values of the lower and upper limits of the exact 95% confidence interval are given in brackets.

Таблица 2. Гельминтофауна моевок и показатели инвазии в арктической и субарктической зонах Баренцева моря**Table 2.** Helminth fauna of black-legged kittiwakes and parameters of infestation in the Arctic and Subarctic zones of the Barents Sea

Виды гельминтов	Субарктика ($n = 191$)		Арктика ($n = 45$)	
	ЭИ, %	ИО, экз.	ЭИ, %	ИО, экз.
<i>Alcataenia larina</i> (Krabbe, 1869)	51.83 (44.50–59.11)	7.88 (4.94–16.15)	48.89 (33.70–64.23)	5.71 (3.51–9.91)
<i>Anomotaenia micracantha micracantha</i> (Krabbe, 1869)	1.05 (0.12–3.74)	0.02 (0.00–0.05)	75.56 (60.46–87.12)	26.89 (17.22–39.67)
<i>Tetrabothrius erostris</i> (Loennberg, 1889) Baylis, 1926	35.60 (28.82–42.84)	1.46 (1.04–2.01)	35.56 (21.86–51.22)	1.73 (0.82–3.71)
<i>Anisakis</i> sp. L.	7.85 (4.46–12.63)	0.25 (0.10–0.55)	2.22 (0.05–11.78)	0.02 (0.00–0.07)

Таблица 2. Окончание / Table 2. The end

Виды гельминтов	Субарктика (n = 191)		Арктика (n = 45)	
	ЭИ, %	ИО, экз.	ЭИ, %	ИО, экз.
<i>Stegophorus stellaepolaris</i> (Parona, 1901)	8.38 (4.86–13.25)	0.24 (0.08–0.81)	24.44 (12.88–39.54)	1.16 (0.53–2.18)
<i>Corynosoma strumosum</i> (Rudolphi, 1802) Lühe, 1904	0.52 (0.01–2.89)	0.02 (0.00–0.06)	24.44 (12.88–39.54)	1.16 (0.53–2.18)
<i>Cryptocotyle lingua</i> (Creplin, 1825) Fiscoeder, 1903	13.61 (9.08–19.31)	1.79 (0.73–5.61)	—	—
<i>Cryptocotyle concava</i> (Creplin, 1825) Lühe, 1899	6.28 (3.28–10.72)	1.60 (0.31–4.99)	—	—
<i>Mesorchis pseudoechinatus</i> (Olsson, 1876) Dietz, 1909	6.81 (3.67–11.36)	0.26 (0.10–0.80)	—	—
<i>Diplostomum indistinctum</i> (Guberlet, 1923) Hughes, 1929	6.28 (3.28–10.72)	0.25 (0.09–0.58)	—	—
<i>Diplostomum nordmanni</i> Shigin, Shapirov in Shigin, 1986	1.57 (0.32–4.53)	0.12 (0.01–0.52)	—	—
<i>Diplostomum spathaceum</i> (Rudolphi, 1819) Olsson, 1876	0.52 (0.01–2.89)	0.03 (0.00–0.08)	—	—
<i>Diplostomum</i> sp.	2.09 (0.57–5.28)	0.10 (0.01–0.38)	—	—
<i>Gymnophallus</i> sp.	0.52 (0.01–2.89)	0.04 (0.00–0.11)	—	—
<i>Microphallus</i> sp.	0.52 (0.01–2.89)	0.03 (0.00–0.08)	—	—
<i>Podocotyle atomon</i> (Rudolphi, 1802) Odhner, 1905	0.52 (0.01–2.89)	0.02 (0.00–0.05)	—	—
<i>Alcataenia dominicana</i> (Raillet, Henry, 1912)	1.57 (0.32–4.53)	0.08 (0.00–0.22)	—	—
<i>Tetrabothrius cylindraceus</i> (Rudolphi, 1819)	3.67 (1.48–7.41)	0.43 (0.13–1.08)	—	—
<i>Nadejdolepis nutidulans</i> (Krabbe, 1882)	0.52 (0.01–2.89)	0.01 (0.00–0.02)	—	—
<i>Aploparaksis</i> sp.	0.52 (0.01–2.89)	0.01 (0.00–0.02)	—	—
<i>Paricterotaenia porosa</i> (Rudolphi, 1810)	0.52 (0.01–2.89)	0.01 (0.00–0.03)	—	—
<i>Paracuaria adunca</i> (Creplin, 1846) Anderson, Wong, 1981	37.70 (30.80–44.98)	0.90 (0.68–1.25)	—	—
<i>Contracaecum</i> sp. L.	4.19 (1.82–8.09)	0.04 (0.02–0.07)	—	—
<i>Quasiamidostomum fulicae</i> (Rudolphi, 1819) Lomakin, 1991	0.52 (0.01–2.89)	0.01 (0.00–0.02)	—	—
<i>Streptocara crassicauda</i> (Creplin, 1829) Skrjabin, 1916	0.52 (0.01–2.89)	0.01 (0.00–0.03)	—	—
<i>Capillaria contorta</i> (Creplin, 1839)	0.52 (0.01–2.89)	0.01 (0.00–0.02)	—	—
<i>Microsomacanthus ductilis</i> (Linton, 1928)	—	—	2.22 (0.05–11.78)	0.09 (0.00–0.27)
<i>Microsomacanthus diorchis</i> (Fuhrmann, 1913) Burt, McLaughlin, 1975	—	—	2.22 (0.05–11.78)	0.04 (0.00–0.13)
<i>Tetrabothrius morschtini</i> (Murav'eva, 1968)	—	—	8.89 (2.47–21.23)	0.24 (0.04–0.62)

Таблица 3. Гельминтофауна бургомистров и показатели инвазии в арктической и субарктической зонах Баренцева моря**Table 3.** Helminth fauna of glaucous gulls and parameters of infestation in the Arctic and subarctic zones of the Barents Sea

Виды гельминтов	Субарктика ($n = 13$)		Арктика ($n = 28$)	
	ЭИ, %	ИО, экз.	ЭИ, %	ИО, экз.
<i>Cryptocotyle lingua</i> (Creplin, 1825) Fiscoeder, 1903	53.85 (25.13–80.78)	94.39 (15.69–293.54)	25.00 (10.69–44.88)	1.36 (0.39–4.29)
<i>Gymnophallus</i> sp.	7.69 (0.19–36.03)	0.15 (0.00–0.46)	7.14 (0.87–23.51)	0.14 (0.00–0.36)
<i>Alcataenia dominicana</i> (Raillet, Henry, 1912)	69.23 (38.57–90.91)	14.08 (4.23–43.31)	17.86 (6.06–36.90)	2.14 (0.50–5.75)
<i>Microsomacanthus ductilis</i> (Linton, 1928)	61.54 (31.57–86.15)	42.46 (15.77–87.00)	64.29 (44.06–81.36)	47.14 (27.82–76.21)
<i>Tetrabothrius erostris</i> (Loennberg, 1889) Baylis, 1926	53.85 (25.13–80.78)	5.39 (2.15–12.54)	39.29 (21.50–59.43)	5.79 (2.25–12.89)
<i>Anisakis</i> sp. L.	15.39 (1.92–45.45)	0.46 (0.00–1.62)	3.57 (0.09–18.35)	0.11 (0.00–0.32)
<i>Paracuaria adunca</i> (Creplin, 1846) Anderson, Wong, 1981	53.85 (25.13–80.78)	3.62 (1.31–7.31)	3.57 (0.09–18.35)	0.04 (0.00–0.11)
<i>Stegophorus stellaepolaris</i> (Parona, 1901)	23.07 (5.03–53.82)	3.08 (0.15–11.69)	25.00 (10.69–44.88)	0.71 (0.29–1.57)
<i>Polymorphus phippii</i> (Kostylew, 1922)	23.07 (5.03–53.82)	1.15 (0.08–3.38)	7.14 (0.87–23.51)	0.14 (0.00–0.36)
<i>Corynosoma strumosum</i> (Rudolphi, 1802) Lühe, 1904	7.69 (0.19–36.03)	0.08 (0.00–0.23)	42.86 (24.46–62.83)	1.00 (0.54–1.61)
<i>Cryptocotyle concava</i> (Creplin, 1825) Lühe, 1899	7.69 (0.19–36.03)	0.08 (0.00–0.23)	—	—
<i>Gymnophallus deliciosus</i> (Olsson, 1893) Odhner, 1900	38.46 (13.85–68.43)	3.69 (0.92–7.23)	—	—
<i>Himasthla larina</i> (Ishkulov et Kuklin, 1998)	23.07 (5.03–53.82)	3.69 (0.54–9.38)	—	—
<i>Maritrema arenaria</i> (Hadley, Castle, 1940)	7.69 (0.19–36.03)	0.46 (0.00–1.38)	—	—
<i>Diplostomum helveticum</i> (Dubois, 1929) Shigin, 1977	7.69 (0.19–36.03)	0.15 (0.00–0.46)	—	—
<i>Diplostomum</i> sp.	7.69 (0.19–36.03)	0.08 (0.00–0.23)	—	—
<i>Alcataenia larina</i> (Krabbe, 1869)	7.69 (0.19–36.03)	0.08 (0.00–0.23)	—	—
<i>Paricterotaenia porosa</i> (Rudolphi, 1810)	30.77 (9.09–61.43)	1.08 (0.15–2.85)	—	—
<i>Laricanthus lateralis</i> (Mayhew, 1925) Spasskii, 1962	7.69 (0.19–36.03)	0.23 (0.00–0.69)	—	—
<i>Wardium cirrosa</i> (Krabbe, 1869)	7.69 (0.19–36.03)	29.39 (0.00–88.15)	—	—
<i>Wardium fryei</i> (Mayhew, 1925)	15.39 (1.92–45.45)	3.69 (0.00–9.08)	—	—
<i>Tetrabothrius morschtini</i> (Murav'eva, 1968)	7.69 (0.19–36.03)	0.15 (0.00–0.46)	—	—
<i>Diphyllobothrium dendriticum</i> (Nitzsch, 1824) Lühe, 1910	15.39 (1.92–45.45)	0.23 (0.00–0.62)	—	—

Таблица 3. Окончание / Table 3. The end

Виды гельминтов	Субарктика (<i>n</i> = 13)		Арктика (<i>n</i> = 28)	
	ЭИ, %	ИО, экз.	ЭИ, %	ИО, экз.
<i>Cosmocephalus obvelatus</i> (Creplin, 1825) Seurat, 1919	7.69 (0.19–36.03)	0.08 (0.00–0.23)	—	—
<i>Capillaria</i> sp.	7.69 (0.19–36.03)	0.08 (0.00–0.23)	—	—
<i>Contracaecum</i> sp. L.	7.69 (0.19–36.03)	0.08 (0.00–0.23)	—	—
<i>Microphallus</i> sp.	—	—	7.14 (0.87–23.51)	8.43 (0.00–31.07)
<i>Anomotaenia micracantha micracantha</i> (Krabbe, 1869)	—	—	32.14 (15.87–52.36)	10.29 (1.50–44.11)
<i>Arctotaenia tetrabothrioides</i> (Loennberg, 1890)	—	—	14.29 (4.03–32.67)	6.29 (0.39–23.39)
<i>Microsomacanthus diorchis</i> (Fuhrmann, 1913) Burt, McLaughlin, 1975	—	—	3.57 (0.09–18.35)	9.07 (0.00–27.21)
<i>Microsomacanthus microsoma</i> (Creplin, 1829)	—	—	7.14 (0.87–23.51)	0.43 (0.00–1.39)
<i>Tetrabothrius cylindraceus</i> (Rudolphi, 1819)	—	—	3.57 (0.09–18.35)	0.21 (0.00–0.64)
<i>Streptocara crassicauda</i> (Creplin, 1829) Skrjabin, 1916	—	—	7.14 (0.87–23.51)	0.14 (0.00–0.36)
<i>Hysterothylacium aduncum</i> (Rudolphi, 1802) Deardorff, Overstreet, 1981	—	—	25.00 (10.69–44.88)	0.50 (0.18–1.00)

Таблица 4. Общие виды гельминтов и их встречаемость в Арктике и в Субарктике у трех видов птиц Баренцева моря

Table 4. Common species of helminths and their occurrence in the Arctic and Subarctic in three bird species of the Barents Sea

Виды гельминтов	Толстоклювая кайра		Моевка		Бургомистр	
	Субарктика	Арктика	Субарктика	Арктика	Субарктика	Арктика
<i>Tetrabothrius erostris</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Anisakis</i> sp. L.	+	+	+	+	+	+
<i>Stegophorus stellaepolaris</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Cryptocotyle lingua</i>	+	—	+	—	+	+
<i>Alcataenia dominicana</i>	—	+	+	—	+	+
<i>Streptocara crassicauda</i>	+	—	+	—	—	+
<i>Contracaecum</i> sp. L.	+	+	+	—	+	—
<i>Corynosoma strumosum</i>	—	+	+	+	+	+

У скребней *C. strumosum* значение ИО было более высоким в Арктической зоне, значение ЭИ на фоне незначительного перекрытия границ доверительных интервалов при использовании критерия Фишера выше также оказалось в Арктике ($F = 0.0326$, $\chi^2 = 5.07$, $p = 0.05$).

Значение коэффициента Серенсена для гельминтофауны бургомистров в Арктике и в Субарктике составило 0.45.

8 видов паразитических червей (1 — трематод, 2 — цестод, 4 — нематод, 1 — скребней) оказались общими для гельминтофауны всех видов птиц, причем 3 из них зарегистрированы и в арктической, и в субарктической зонах Баренцева моря (табл. 4).

Межвидовые ассоциации и многовидовые комплексы гельминтов

У толстоклювых кайр статистически достоверная ассоциативная связь была характерна

для пары *A. armillaris* + *S. stellaepolaris* в арктической зоне ($I_{FM} = 0.68$) и для Баренцева моря в целом ($I_{FM} = 0.56$). Однако в субарктической зоне связь видов в этой паре была гораздо слабее ($I_{FM} = 0.33$), а самой значимой она оказалась в паре *A. armillaris* + *Anisakis* sp. ($I_{FM} = 0.45$).

Помимо пары *A. armillaris* + *S. stellaepolaris*, и в арктической, и в субарктической зоне у толстоклювых кайр в составе различных инфрасообществ отмечено еще 5 двувидовых комплексов (*A. armillaris* + *Neovalipora* sp., *A. armillaris* + *Anisakis* sp., *Neovalipora* sp. + *S. stellaepolaris*, *S. stellaepolaris* + *Anisakis* sp., *S. stellaepolaris* + *Contracaecum* sp.). Из общего числа трехвидовых комплексов только четыре зарегистрированы более одного раза, при этом и в арктической, и в субарктической областях отмечены сочетания *A. armillaris* + *Neovalipora* sp. + *S. stellaepolaris* и *A. armillaris* + *S. stellaepolaris* + *Anisakis* sp.

У моевок статистически значимых межвидовых ассоциаций гельминтов не зарегистрировано — ни в целом по Баренцеву морю, ни в арктической и субарктической зонах по отдельности. Наивысшие значения индекса Фагера—МакГоуэна были характерны для следующих пар видов: по всему региону и в субарктической зоне — *A. larina* + *T. erostris* (0.40 и 0.39 соответственно), в арктической зоне — *A. larina* + *A. m. micracantha* ($I_{FM} = 0.37$).

И в арктической, и в субарктической зонах в составе различных инфрасообществ у моевок, как и у кайр, отмечено еще 5 двувидовых комплексов (*A. larina* + *A. m. micracantha*, *A. larina* + *Anisakis* sp., *A. larina* + *S. stellaepolaris*, *A. m. micracantha* + *Anisakis* sp., *T. erostris* + *S. stellaepolaris*). Из трехвидовых комплексов и в арктической, и в субарктической областях отмечено сочетание *A. larina* + *A. m. micracantha* + *Anisakis* sp.

Статистически значимых межвидовых ассоциаций у гельминтов бургомистра в целом по Баренцеву морю не зарегистрировано. Наивысшее значение индекса Фагера—МакГоуэна было характерно для пар видов *A. dominicana* + *M. ductilis* и *T. erostris* + *M. ductilis* (по 0.44). В субарктической зоне высокая степень ассоциативной связи отмечена в парах *G. deliciosus* + *T. erostris* ($I_{FM} = 0.62$) и *A. dominicana* + *M. ductilis* ($I_{FM} = 0.53$). В арктической зоне устойчивых межвидовых ассоциаций не обнаружено, самое высокое значение индекса Фагера—МакГоуэна было характерно для пары *T. erostris* + *M. ductilis* ($I_{FM} = 0.42$).

У бургомистров 22 пары видов гельминтов в составе различных инфрасообществ встречались и в арктической, и в субарктической зонах баренцевоморского региона. Из трехвидовых комплексов и в арктической, и в субарктической областях отмечено 10 сочетаний, а из четырехвидовых

комплексов — одно (*C. lingua* + *A. dominicana* + *M. ductilis* + *T. erostris*).

Инфрасообщества и компонентные сообщества гельминтов

Значения основных параметров инфрасообществ и компонентных сообществ гельминтов представлены в табл. 5.

Моноинвазии отмечены у 17 толстоклювых кайр в Субарктике и у 12 — в Арктике. Заражение двумя видами гельминтов было характерно для 15 и 18 особей соответственно, заражение тремя видами — для девяти и пяти соответственно. Инвазия четырьмя видами гельминтов зарегистрирована у трех птиц в Субарктической зоне. При этом, согласно данным проверки по критерию Манна—Уитни, статистически значимые различия между значениями всех основных параметров инфрасообществ (среднее количество видов и экземпляров, индексы Бриллюэна, Пиеллоу, Бергера—Паркера и насыщенности разнообразия) у толстоклювых кайр в Арктике и в Субарктике не найдены. Согласно данным теста ANOSIM, по составу компонентные сообщества гельминтов толстоклювых кайр в Арктике и Субарктике практически не различаются ($R = 0.029$, $p = 0.056$). Однако значение индекса Шеннона в Субарктике было более высоким ($p = 0.05$).

Моноинвазии отмечены у 69 моевок в Субарктике и у 11 — в Арктике. Заражение двумя видами гельминтов было характерно для 39 и 20 особей соответственно, заражение тремя видами — для 37 и 13 соответственно. Инвазия более чем тремя видами гельминтов зарегистрирована только у птиц в Субарктической зоне (четырьмя видами — у 16, пятью видами — у семи птиц, 6 видами — у одной птицы, восемью видами — также у одной птицы). Различия между значениями среднего количества видов и индекса насыщенности разнообразия у моевок в Арктике и Субарктике не найдены. Но при этом величины таких параметров, как среднее количество экземпляров гельминтов в инфрасообществах и индекс Бергера—Паркера, были заметно выше в Арктике, а значения индексов Бриллюэна и Пиеллоу — в Субарктике. Согласно данным теста ANOSIM, по составу компонентные сообщества гельминтов моевок в Арктике и Субарктике различаются незначительно ($R = 0.180$, $p = 0.0001$). Однако значение индекса Шеннона в Субарктике было более чем в 2 раза выше ($p = 0.05$).

Моноинвазии отмечены у четырех бургомистров в Арктике. Заражение двумя видами гельминтов было характерно для пяти птиц (четырех — в арктической зоне, одной — в субарктической), заражение тремя видами — для семи (все — в Субарктике). Инвазия четырьмя видами гельминтов

Таблица 5. Основные параметры инфрасообществ и компонентных сообществ гельминтов у трех видов птиц в арктической и субарктической зонах Баренцева моря**Table 5.** Parameters of the infracommunities and component communities of helminths in 3 bird species in the Arctic and Subarctic zones of the Barents Sea

Параметры	Толстоклювая кайра		Моевка		Бургомистр	
	Субарктика	Арктика	Субарктика	Арктика	Субарктика	Арктика
Инфрасообщества						
Количество						
обследованных птиц	53	43	191	45	13	28
зараженных птиц	44	35	170	44	13	28
видов гельминтов	10	9	26	9	26	18
экземпляров гельминтов	640	510	2973	1616	2705	2625
вариантов инфрасообществ	23	12	74	16	13	26
Среднее число						
видов гельминтов в инфрасообществах	1.95 ± 0.14 1–4	1.80 ± 0.11 1–3	2.18 ± 0.10 1–8	2.07 ± 0.11 1–3	$5.77 \pm 0.63^*$ 2–9	$3.36 \pm 0.30^*$ 1–7
экземпляров гельминтов в инфрасообществах	14.55 ± 2.97 1–109	14.37 ± 2.84 1–70	$17.49 \pm 3.26^*$ 1–403	$36.70 \pm 6.01^*$ 2–180	$208.08 \pm 72.37^*$ 34–960	$92.89 \pm 18.19^*$ 3–312
Индекс Бриллюэна (НВ)	0.51 ± 0.06 0.07–1.00	0.40 ± 0.04 0.08–0.82	$0.55 \pm 0.06^*$ 0.06–1.22	$0.41 \pm 0.03^*$ 0.04–0.77	0.74 ± 0.20 0.05–1.63	0.58 ± 0.06 0.19–1.02
Индекс Пиелу (Е)	0.76 ± 0.07 0.13–1.00	0.68 ± 0.08 0.14–1.00	$0.75 \pm 0.05^*$ 0.09–1.00	$0.59 \pm 0.05^*$ 0.07–1.00	0.47 ± 0.06 0.08–0.85	0.56 ± 0.05 0.23–1.00
Индекс Бергера–Паркера (D)	0.66 ± 0.03 0.33–0.98	0.73 ± 0.03 0.50–0.98	$0.64 \pm 0.03^*$ 0.22–0.99	$0.80 \pm 0.01^*$ 0.63–0.94	0.73 ± 0.05 0.33–0.99	0.74 ± 0.03 0.33–0.94
Индекс насыщенности разнообразия (I_{DS})	0.52	0.34	0.44	0.36	1.00	0.93
Компонентные сообщества						
Индекс Симпсона (S_{mp})	0.37	0.47	0.29	0.59	0.27	0.29
Индекс Вильямса (S)	2.68	2.13	3.40	1.69	3.70	3.45
Индекс Шеннона (H)	1.31*	0.95*	1.77*	0.83*	1.72	1.72
Индекс Пиелу (Е)	0.57	0.43	0.54	0.38	0.53	0.60
Индекс Бергера–Паркера (D)	0.55	0.58	0.51	0.75	0.45	0.50

Примечания. Для среднего числа видов и экземпляров в инфрасообществах указаны над чертой $m \pm SE$, под чертой – min–max, для индексов Бриллюэна, Пиелу и Бергера–Паркера указаны над чертой $m \pm \sigma^2$, под чертой – min–max. * – статистически достоверные различия.

Notes. For the mean number of species and specimens in infracommunities $m \pm SE$ are indicated, below the line – min–max, for Brillouin, Pielou and Berger-Parker indices $m \pm \sigma^2$ are indicated, below the line – min–max. * – statistically significant differences.

зарегистрирована у 12 особей (восьми – в арктической зоне, четырех – в субарктической), пятью видами – у четырех (по 2 в Арктике и Субарктике), шестью видами – у трех (двух и одной соответственно), семью видами – также у трех (одной и двух соответственно). Кроме того, у трех птиц в субарктической зоне найдено по 9 видов гельминтов. Различия характерны для среднего количества видов и экземпляров в инфрасообществах

(оба значения выше у птиц из субарктической области). Остальные параметры (индексы Бриллюэна, Пиелу, Бергера–Паркера, насыщенности разнообразия) у бургомистров в Арктике в Субарктике в значительной степени не различались. Согласно данным теста ANOSIM, по составу компонентные сообщества гельминтов бургомистров в Арктике и Субарктике различаются незначительно ($R = 0.152$, $p = 0.0323$). Эта же особенность была

характерна для значений всех основных параметров компонентных сообществ.

ОБСУЖДЕНИЕ

Особенность исходных данных (гетерогенные выборки, собранные в течение длительного периода в удаленных друг от друга точках), бесспорно, накладывает определенные ограничения на интерпретацию полученных результатов. Не имея возможности получить сопоставимые по объему ряды повторяющихся данных из каждого района, в качестве единственного возможного на сегодняшний день формата анализа материала мы выбрали сравнение двух пространственных «генеральных совокупностей». Дальнейшие исследования позволяют внести существенные коррективы в трактовку материала, однако наши данные могут быть приняты в качестве исходной рабочей гипотезы.

Инфрасообщества

Из 13 видов гельминтов, найденных у толстоклювых кайр, половозрелого состояния в этих птицах достигают лишь четыре (*C. lingua*, *A. armillaris*, *T. jaegerskioeldi* и *S. stellaepolaris*). Для остальных специфическими окончательными хозяевами служат либо рыбы, либо другие виды птиц, либо морские млекопитающие. Соответственно, эти паразиты встречаются у кайр относительно редко и в небольшом количестве (за исключением нематод *Anisakis* sp. в субарктической зоне) и не оказывают заметного влияния на структуру инфрасообществ. К тому же из трех изученных видов птиц для толстоклювых кайр характерны наименьшая степень полифагии и добывание основных пищевых объектов (пелагических рыб и планктонных ракообразных) исключительно в открытом море (Белопольский, 1957; Успенский, 1959; Краснов и др., 1995). Поэтому наблюдаемое для высоких широт снижение разнообразия гельминтов, циркулирующих в прибрежных экосистемах, практически не отражается на значениях основных количественных параметров паразитарных инфрасообществ толстоклювых кайр в арктической зоне. Различий ни по одному из этих показателей у толстоклювых кайр в субарктической и арктической областях Баренцева моря не отмечено (табл. 5).

У моевок в арктической зоне заметно снижаются значения мер разнообразия и выравненности, возрастает значение меры доминирования и одновременно увеличивается среднее количество экземпляров гельминтов в инфрасообществах на фоне заметного обеднения видового состава паразитофауны. В то же время значимых различий по среднему количеству видов гельминтов в инфрасообществах и индексу насыщенности разнообразия

у птиц в Арктике и Субарктике не зарегистрировано (табл. 5).

Возможно, столь противоречивые данные до некоторой степени объясняются разницей в объемах выборок и общей «паразитарной емкости» моевок на уровне отдельных особей. Обследование большого количества экземпляров птиц в субарктической зоне привело, с одной стороны, к увеличению числа находок редких видов (11 видов из 26 были отмечены только по одному разу), с другой — к более равномерному распределению численности массовых видов гельминтов и, соответственно, увеличению показателей разнообразия и выравненности. Вместе с тем моевки — сравнительно небольшие птицы (средняя масса обследованных самок 370 г, самцов — 425 г) с коротким (50–60 см) пищеварительным трактом и весьма интенсивным метаболизмом (Gabrielsen et al., 1988; Bryant, Furness, 1995). Поэтому в качестве среды обитания они могут предоставить гельминтам очень ограниченный выбор и пищевых, и пространственных ресурсов. Эти обстоятельства, вероятно, усиливают межвидовую конкуренцию между паразитами. Как следствие, на фоне общего высокого разнообразия гельминтофауны у 64.12% зараженных моевок в субарктической зоне отмечена инвазия одним или двумя видами паразитических червей. В высоких широтах межвидовая конкуренция значительно ослаблена, поскольку из гельминтофауны моевок практически полностью выпадают виды, циркулирующие в морском побережье и пресноводных биоценозах. При этом ИИ массовым видом цестод *A. m. micracantha* часто достигает высоких значений, что и стало причиной увеличения среднего количества экземпляров гельминтов и значения индекса Бергера—Паркера у птиц в арктической зоне.

У бургомистров достоверные различия отмечены только для двух параметров инфрасообществ — среднего количества видов и среднего количества экземпляров (оба показателя выше у птиц в субарктической зоне). Первое связано, скорее всего, с большим количеством видов (10), имеющих значение ЭИ > 20% при относительно небольшом объеме выборки, второе — с высоким обилием некоторых мелких гельминтов (прежде всего трематод *C. lingua* на западном участке Мурманского побережья и цестод *M. ductilis* в Печорском море). Причиной отсутствия различий по остальным параметрам служит своеобразный эффект замещения. Состав гельминтофауны бургомистров в арктической и субарктической зонах Баренцева моря, на первый взгляд, имеет много различий (табл. 3), но для большого числа видов, отмеченных только в одной из областей, характерны низкие значения ЭИ и ИО. Их влияние на основные

показатели инфрасообществ незначительно. Виды с более частой зональной встречаемостью и более высоким обилием (*G. deliciosus*, *H. larina*, *P. porosa* в субарктической области, *A. tetrabothrioides*, *A. m. micracantha*, *H. aduncum* в арктической) в определенной степени уравнивают значения большинства показателей.

Компонентные сообщества

При анализе компонентных сообществ толстоклювых кайр было установлено, что в арктической зоне 93.92% от общего количества экземпляров всех паразитов толстоклювых приходится на 2 вида — *A. armillaris* и *S. stellaepolaris*, а суммарное количество особей любого другого вида не более девяти. В субарктической области *A. armillaris* и *S. stellaepolaris* тоже доминируют и по встречаемости, и по обилию (77.19% от общего числа всех экземпляров гельминтов), но определенный количественный вклад в выравненность разнообразия вносят некоторые другие виды (*C. lingua*, *Neovalipora* sp., *Anisakis* sp.). Вероятно, это основные причины того, что у толстоклювых кайр коэффициент Серенсена имеет высокое значение, практически отсутствуют различия между сообществами гельминтов птиц в арктической и субарктической зонах согласно данным теста ANOSIM, но значение индекса Шеннона статистически достоверно выше у сообществ в Субарктике.

Для компонентных сообществ моевок в субарктической зоне были характерны заметно более высокие значения параметров разнообразия, полидоминантности и выравненности и более низкие значения мер доминирования (табл. 5). Очевидно, в наибольшей степени это, как и в случае с инфрасообществами, обусловлено эффектом большого объема выборки в Субарктике и, как следствие, более равномерным распределением большинства показателей инвазии (по аналогии с законом больших чисел). Однако оценка разнообразия компонентных сообществ гельминтов моевок в арктической и субарктической зонах с помощью теста ANOSIM (не зависящего от распределения данных) не выявила принципиальных различий между ними, хотя значение коэффициента Серенсена было низким. Вероятно, в значительной мере это объясняется тем, что в суммарном количестве всех гельминтов и в Арктике, и в Субарктике значительная доля приходилась на виды с повсеместным распространением в баренцевоморском регионе (96.41 и 63.74% соответственно).

У компонентных сообществ гельминтов бургомистров в субарктической и арктической областях Баренцева моря не обнаружено достоверных различий ни по одному из параметров (хотя значение коэффициента Серенсена было невысоким).

Особенно показательны полностью идентичные значения индекса Шеннона (табл. 5). Очевидно, это связано с тем, что основные индексы отражают общую структуру сообществ — независимо от их видового состава. В частности, схожие значения индекса Бергера—Паркера объясняются примерно одинаковой относительной долей наиболее обильных видов в суммарной численности гельминтов, но в арктической зоне это цестоды *M. ductilis*, а в субарктической — трематоды *C. lingua*. Кроме того, в данном случае имеет место определенная компенсация уменьшения видового разнообразия в арктической зоне за счет достаточно высокого обилия тех видов, которые не были найдены у бургомистров в Субарктике (*Microphallus* sp., *A. tetrabothrioides*, *A. m. micracantha*, *M. diorchis*). При этом данные теста ANOSIM не выявили значимых различий в видовом разнообразии компонентных сообществ в арктической и субарктической зонах, а в суммарном количестве всех гельминтов относительная доля видов с повсеместным распространением составляла 62.44 и 79.22% соответственно. По всей видимости, для компонентных сообществ гельминтов бургомистров характерна эффективная саморегуляция, механизмы которой пока остаются неясными.

Ассоциативные связи между видами гельминтов в сообществах

У толстоклювых кайр в Баренцевом море в целом и в арктической зоне в частности по значениям индекса Фагера—Макгоуэна заметно выделяется пара *A. armillaris* + *S. stellaepolaris*. Это может быть связано с особенностями их биологии (оба вида циркулируют в пелагиали и не имеют свободноживущих личиночных стадий), практически повсеместным распространением потенциальных промежуточных хозяев и, видимо, широкой специфичностью паразитов. Кроме того, оба вида гельминтов локализованы в разных отделах пищеварительной системы птиц (*A. armillaris* — в переднем отделе тонкого кишечника, *S. stellaepolaris* — под кутикулой мускульного отдела желудка), что исключает межвидовую конкуренцию за пространство и ресурсы. Однако в субарктической зоне ассоциативная связь между этими видами ослабевает ($I_{FM} = 0.33$) — в первую очередь из-за более редкой встречаемости нематод *S. stellaepolaris* (табл. 1). Вероятно, условия для реализации их жизненного цикла в Субарктике менее благоприятны.

У моевок статистически достоверных ассоциативных связей не выявлено ни для одной пары видов ни в арктической, ни в субарктической областях. Наиболее вероятная причина — доминирование в их гельминтофауне и в Арктике, и в Субарктике относительно крупных цестод из семейств

Dilepididae и Tetrabothriidae, предпочитающих паразитировать в передних и средних отделах тонкого кишечника. С учетом этих обстоятельств, а также вышеуказанных особенностей анатомии и экологии моевок, конкурентная борьба между гельминтами этих птиц, по-видимому, носит острый характер и оставляет мало возможностей для их «мирного сосуществования».

Отсутствие конкурентных взаимоотношений — наиболее вероятная причина значимой ассоциативной связи между трематодами *G. deliciosus* (паразитами желчного пузыря) и цестодами *T. erostris* (локализуются в среднем отделе кишечника) у бургомистров в субарктической зоне. Вместе с тем нельзя не отметить, что значение индекса Фагера—МакГоуэна в Субарктике было высоким и для пары цестод *A. dominicana* + *M. ductilis*, наиболее часто встречающихся в двенадцатиперстной кишке. Возможно, это объясняется значительной разницей в размерах (длина стробил у *A. dominicana* может достигать 100 мм при ширине до 0.62 мм, у *M. ductilis* — 15–25 мм и 0.18–0.28 мм соответственно) (Куклина, Куклин, 2019) и, соответственно, в требованиях к пространству и пище. Это несколько сглаживает конкуренцию. Также обращает на себя внимание тот факт, что *T. erostris* и *A. dominicana* реализуют жизненные циклы в пелагических биоценозах, а *G. deliciosus* и *M. ductilis* — в прибрежье. Совместное паразитирование в одном хозяине гельминтов со столь разными путями циркуляции возможно благодаря широкой пищевой пластичности бургомистров — по сути эти птицы являются эврифагами (Состояние популяций..., 2003). В арктической зоне статистически достоверных ассоциативных связей между гельминтами бургомистров не обнаружено, но наивысшее значение I_{FM} было характерно для пары *T. erostris* (пелагиаль) + *M. ductilis* (прибрежье).

Многовидовые комплексы гельминтов

О наличии устойчивых трехвидовых комплексов гельминтов у толстоклювых кайр говорить сложно, поскольку даже в сочетаниях, зарегистрированных более одного раза и встреченных и в Арктике, и в Субарктике, в качестве третьего компонента инфрасообществ отмечены гельминты, не специфичные для этих птиц (обычно цестоды *Neovalipora* sp. и нематоды *Anisakis* sp.).

У моевок частота встречаемости самых устойчивых трехвидовых комплексов гельминтов также была невысокой — 13.64% в Арктике (*A. larina* + *A. m. micracantha* + *T. erostris*) и 7.06% в Субарктике (*A. larina* + *T. erostris* + *P. adunca*). Из-за небольшого количества птиц, зараженных тремя видами гельминтов в арктической зоне, и доминирования в этих инфрасообществах цестод *A. m. micracantha*,

лишь дважды найденных у моевок в Субарктике, находки комплекса *A. larina* + *A. m. micracantha* + *Anisakis* sp. и в арктической, и в субарктической зонах можно считать скорее случайным совпадением. К тому же *Anisakis* sp., будучи паразитом морских млекопитающих, не достигает в моевках полового зрелого состояния.

Из десяти трехвидовых комплексов гельминтов бургомистров (обнаруженных и в арктической, и в субарктической зонах) более одного раза в обеих областях отмечены только 2 комплекса — *A. dominicana* + *M. ductilis* + *T. erostris* (в Арктике — 3 находки, в Субарктике — 4) и *C. lingua* + *A. dominicana* + *M. ductilis* (в Арктике — 2 находки, в Субарктике — 3). Таким образом, в обоих комплексах одновременно присутствуют виды, использующие в качестве промежуточных хозяев и планктонных ракообразных (*A. dominicana*), и рыб (*C. lingua* и *T. erostris*), и литоральных гаммарид (*M. ductilis*). К тому же одни виды (*A. dominicana* и *T. erostris*) циркулируют в пелагических экосистемах, другие (*C. lingua* и *M. ductilis*) в прибрежных. В первую очередь это объясняется эврифагией бургомистров и пластичностью их пищевого поведения, а также повсеместным распространением многих видов промежуточных хозяев (прежде всего пелагических ракообразных) и широкой специфичностью ряда гельминтов. В частности, цестоды *M. ductilis* в субарктической зоне в качестве промежуточных хозяев используют амфипод *Gammarus oceanicus* (Успенская, 1963; Марасаева, 1990), в арктической зоне — *G. setosus* (Куклин, 2001; Galaktionov et al., 2021). По этим же причинам указанные виды гельминтов входят в состав единственного четырехвидового комплекса, зарегистрированного у бургомистров и в арктической, и в субарктической зонах Баренцева моря (*C. lingua* + *A. dominicana* + *M. ductilis* + *T. erostris*).

Наиболее интересен вопрос о находках у бургомистров в арктической зоне трематод *C. lingua*. Роль первых промежуточных хозяев этих гельминтов играют литоральные гастроподы р. *Littorina*, роль вторых промежуточных — рыбы, заходящие в зону литорали и верхней сублиторали, а в жизненном цикле есть стадия свободноплавающей церкарии (Stunkard, 1930). Поэтому циркуляция *C. lingua* в высоких широтах сопряжена с большими сложностями. И если находки этих трематод у птиц на Шпицбергене имеют определенное объяснение (Куклин, Куклина, 2005), то факт обнаружения 8 экземпляров марит *C. lingua* у бургомистра на Земле Франца-Иосифа (о-в Нордбрук, мыс Флора, июль 2021 г.) сложно поддается трактовке. Бореальные гастроподы в прибрежье Земли Франца-Иосифа отсутствуют, а окно трансмиссии в этом районе настолько непродолжительно, что

возникновение очага инвазии практически невозможно. Можно предположить занос гельминтов в район гнездования птиц с мест зимовок или с маршрутов миграций. Бургомистры, гнездящиеся на Земле Франца-Иосифа, в основном зимуют в западном секторе Баренцева моря, частично — у южного побережья Исландии (SEATRACK Seabirds Tracking, 10.07.2025). Поэтому такой вариант возможен, но в этом случае для марины *C. lingua* должна быть характерна высокая продолжительность жизни в окончательном хозяине (3–4 месяца). Точных данных по этому вопросу в литературе пока нет. Также существует вероятность инвазии птиц из-за современного смещения на север и восток Баренцева моря районов летнего нагула многих видов рыб, включая и тех, которые используются *C. lingua* в качестве вторых промежуточных хозяев (мойва, треска) (Орлова и др., 2014; Кровнин и др., 2019). После заражения трематодами в периоды нерестовых подходов к берегам Мурмана и Финмаркена рыбы, содержащие метацеркарий, могут совершать нагульные миграции в высокие широты и там становиться добычей птиц. Таким образом, в данном случае климатические изменения в Арктике и сопровождающие их экологические пертурбации могут способствовать экспансии гельминтов в северном направлении, но пока только на уровне отдельных стадий жизненного цикла.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ состава и структуры сообществ гельминтов у толстоклювых кайр, моевок и бургомистров в субарктической и в арктической зонах Баренцева моря позволил установить, что повсеместное распространение в регионе характерно в первую очередь для паразитов, циркулирующих в пелагических экосистемах, не имеющих свободноживущих личиночных стадий и проявляющих широкую специфичность к хозяевам. В субарктической зоне у птиц-полифагов (моевок и бургомистров) значительный вклад в разнообразие сообществ вносят виды, реализующие жизненные циклы в морском прибрежье и пресноводных биоценозах. В арктической зоне не обнаружено эндемичных гельминтов, хотя у некоторых видов (*S. stellaepolaris* у толстоклювых кайр, *A. m. micracantha* у моевок) значения количественных показателей инвазии были выше, чем в Субарктике — вероятно, из-за ослабления конкуренции или более благоприятных условий для циркуляции.

Устойчивые ассоциативные связи между видами гельминтов были характерны для одной пары видов у толстоклювых кайр в Арктике и для двух пар видов у бургомистров в Субарктике. В качестве основной причины формирования таких ассоциаций следует выделить разделение эконош

в организме окончательного хозяина (за счет локализации в разных отделах пищеварительной системы) и, как следствие, ослабление конкуренции за пространство и ресурсы. Определенную роль могут играть также размеры и паразитов, и хозяев — в гельминтофауне относительно небольших моевок с коротким пищеварительным трактом доминируют крупные цестоиды. Конкуренция между ними служит серьезным препятствием для возникновения стойких межвидовых ассоциаций.

В значениях базовых индексов инфрасообществ статистически достоверные различия между арктической и субарктической зонами отмечены только для моевок. Однако и это может быть обусловлено так называемой статистической ошибкой второго рода (принятием неправильной основной гипотезы) (Белоусов и др., 2024), поскольку объем выборки в Субарктике был в 4.24 раза больше, чем в Арктике. При схожих значениях среднего количества видов в инфрасообществах и отсутствии значимых различий в индексах насыщенности разнообразия в обеих областях распределение массовых видов в большой выборке (в субарктической зоне) неизбежно становится более равномерным, и это нашло отражение в значениях индексов. Поэтому для формулировки корректных выводов важным условием следует считать схожий объем выборок из сравниваемых районов. В равной степени это относится и к параметрам компонентных сообществ гельминтов моевок в Арктике и Субарктике.

При сравнении компонентных сообществ у других видов птиц было отмечено лишь одно различие — более высокое значение индекса Шеннона в субарктической зоне у толстоклювых кайр. Это различие обусловлено, вероятно, достаточно высоким обилием видов, не встречающихся в Арктике. Оценка же видового разнообразия компонентных сообществ гельминтов с помощью методов количественной статистики (теста ANOSIM) вообще не выявила значимых различий ни у одного вида птиц. Таким образом, дифференциация между популяциями птиц, гнездящихся в заметно отличающихся друг от друга по экологическим условиям участках ареала, не настолько принципиальна, чтобы найти отражение в структуре и параметрах паразитарных сообществ. Очевидно, не влияет на эти показатели и разная степень пищевой пластичности у толстоклювых кайр, моевок и бургомистров.

Оценивая перспективы проникновения в Арктику новых видов гельминтов со сложными морскими жизненными циклами и перспективы колонизации ими новых окончательных хозяев (на фоне флуктуаций климата), необходимо подчеркнуть, что наибольший интерес в этом плане представляют трематоды — для других групп паразитических червей непреодолимых экологических

барьеров намного меньше. Если справедливо наше предположение о возможности заноса метациклов трематод в северные районы, в частности, со вторыми промежуточными хозяевами (мигрирующими рыбами), то вполне вероятны находки половозрелых стадий этих гельминтов и у других видов рыбоядных птиц в высоких широтах — например, у белых чаек (*Pagophila eburnea* Phipps, 1774) на Земле Франца-Иосифа. Однако это еще не будет

сигналом о появлении стабильного очага инвазии в районах гнездования птиц. Для ответа на этот вопрос необходим паразитологический мониторинг литорального макробентоса (в первую очередь гастропод), результаты которого позволят установить факты проникновения в Арктику специфичных промежуточных хозяев трематод либо освоения ими в этом качестве новых видов моллюсков из местной фауны.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Белопольский Л. О. Экология морских колониальных птиц Баренцева моря. М. — Л.: Изд-во АН СССР, 1957. 460 с.
2. Белоусов Н. А., Махов Д. С., Захаров М. Ю. О методах нахождения вероятностей ошибок 1-го и 2-го рода при бинарной классификации // Научные труды КубГТУ. 2024. № 3. С. 74–79.
3. Галактионов К. В. Особенности трансмиссии паразитов в прибрежье арктических морей и возможный эффект климатических изменений // Зоологический журнал. 2016. Т. 95. № 9. С. 996–1016.
4. Краснов Ю. В., Матишов Г. Г., Галактионов К. В. и др. Морские колониальные птицы Мурмана. СПб.: Наука, 1995. 224 с.
5. Кровнин А. С., Мельников С. П., Никитенко А. И. и др. Влияние современных изменений климата на сообщества морских рыб в Североатлантическом регионе // Ученые записки Российского Государственного Гидрометеорологического Университета. 2019. № 56. С. 110–125.
6. Куклин В. В. К гельминтофауне морских птиц губы Архангельской (Северный остров Новой Земли) // Паразитология. 2001. Т. 35. № 2. С. 124–134.
7. Куклин В. В., Куклина М. М. Гельминты птиц Баренцева моря: фауна, экология, влияние на хозяев. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2005. 290 с.
8. Куклин В. В., Куклина М. М. Сообщества гельминтов серебристых чаек (*Larus argentatus*) Мурманского побережья Баренцева моря: состав, анализ, подходы к оценке // Зоологический журнал. 2025. Т. 104. № 8. С. 3–22.
9. Куклина М. М., Куклин В. В. Особенности локализации ленточных червей в тонком кишечнике серебристой чайки (*Larus argentatus*) // Зоологический журнал. 2019. Т. 98. № 3. С. 268–277.
10. Лакин Г. Ф. Биометрия. М.: Высшая школа, 1990. 352 с.
11. Марсаева Е. Ф. Экологический анализ паразитофауны бокоплава *Gammarus oceanicus* на литорали Восточного Мурмана // Морфология и экология паразитов морских животных. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 1990. С. 76–88.
12. Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. (пер. с англ.). 181 с.
13. Орлова Э. Л., Ушаков Н. Г., Долгов А. В. и др. Особенности миграций, нагула и состояния популяций мойвы в период потепления Арктики // Особенности формирования биопродуктивности северных районов Баренцева моря в период потепления Арктики. Мурманск: Изд-во ПИНРО. 2014. С. 93–125.
14. Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 287 с.
15. Петров К. М. Большие морские экосистемы: принципы построения иерархической системы единиц районирования арктических морей на примере Баренцева моря // Биосфера. 2009. Т. 1. № 2. С. 133–152.
16. Состояние популяций морских птиц, гнездящихся в регионе Баренцева моря (Отв. ред. Анкера-Нильссен Т., Бакен В., Стрем Х., Головкин А. Н., Бианки В. В., Татаринкова И. П.). Тромсе: Изд-во Норвежского полярного института, 2003. 216 с.
17. Успенская А. В. Паразитофауна бентических ракообразных Баренцева моря. М. — Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 128 с.
18. Успенский С. М. Морские колониально гнездящиеся птицы северных и дальневосточных морей СССР, их размещение, численность и роль как потребителей планктона и бентоса // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отделение биологии. 1959. Т. LXIV. № 2. С. 39–52.
19. Baer J. G. Parasitic helminths collected in West Greenland // Meddelelser om Grønland. 1956. Bd. 124. № 10. P. 5–55.
20. Bakay Y. I. Formation and Ecological Features of the Parasite Communities of Redfish of the Genus *Sebastes* (Perciformes: Sebastidae) in the Arctic Ocean // Biology Bulletin Reviews. 2025. V. 15. P. 623–637.
21. Bryant D. M., Furness R. W. Basal metabolic rates of North Atlantic seabirds // Ibis. 1995. V. 137. I. 2. P. 219–226.
22. Bush A. O., Lafferty K. D., Lotz J. M., Shostak A. W. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited // Journal of Parasitology. 1997. V. 83. I. 4. P. 575–583.
23. Clarke K. R. Nonparametric multivariate analyses of change in community structure // Austral Ecology. 1993. V. 18. I. 1. P. 117–143.

24. *Fager E.W., McGowan J.A.* Zooplankton Species Groups in the North Pacific // *Science*. 1963. V. 40. I. 3566. P. 453–460.
25. *Gabrielsen G.W., Mehlum F., Karlsen H.E.* Thermoregulation in four species of arctic seabird // *Journal of Comparative Physiology B*. 1988. V. 157. I. 6. P. 703–708.
26. *Galaktionov K.V.* Life cycles and distribution of seabird helminths in arctic and sub-arctic regions // *Bulletin of the Scandinavian Society for Parasitology*. 1996. V. 6. № 2. P. 31–49.
27. *Galaktionov K.V., Weslawski J.M., Stempniewicz L.* Food chain, parasites and climate changes in the high Arctic: a case study on trophically transmitted parasites of common eider *Somateria mollissima* at Franz Josef Land // *Polar Biology*. 2021. V. 44. I. 1. P. 1321–1342.
28. *Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D.* PAST: Paleontological Statistics Software Package for education and data analysis // *Palaeontologia Electronica*. 2001. V. 4. I. 1. P. 1–9.
29. *Loeng H.* Features of the physical oceanographic conditions of the Barents Sea // *Polar Research*. 1991. V. 10. I. 1. P. 5–18.
30. *Mann H.B., Whitney D.R.* On a test whether one of two random variables is stochastically larger than other // *Annals of mathematical statistics*. 1947. V. 8. I. 1. P. 50–60.
31. *Onarheim I.H., Teigen S.H.* Statistical position of the oceanic polar front in the Barents Sea // *Basec rapport of Barents Sea Exploration Collaboration*. 2018. № 11. Equinor Press. 16 p.
32. *Rozsa L., Reiczigel J., Majoros G.* Quantifying parasites in samples of hosts // *Journal of Parasitology*. 2000. V. 86. I. 2. P. 228–232.
33. *SEATRACK Seabirds Tracking*. [Электронный ресурс]. Режим доступа – <http://seatrack.net/>. Дата обновления – 10.07.2025.
34. *Shapiro S.S., Wilk M.B.* An analysis of variance test for normality (complete samples) // *Biometrika*. 1965. V. 52. I. 3–4. P. 591–611.
35. *Stunkard H.W.* Life history of *Cryptocotyle lingua* (Creplin) with notes on the physiology of the metacercariae // *Journal of Morphology*. 1930. V. 50. P. 143–190.

REFERENCES

1. *Belopol'skii L.O.* Ecology of Sea Colony Birds of the Barents Sea. Moscow–Leningrad: Publishing House of the USSR Academy of Sciences. 1957. 460 p. (In Russ.)
2. *Belousov N.A., Mahov D.S., Zaharov M.Y.* About methods for finding probabilities of errors of the first and second kind in binary classification // *Scientific works of KubSTU*. 2024. № 3. P. 74–79. (In Russ.)
3. *Galaktionov K.V.* Transmission of parasites in the coastal waters of the Arctic seas and the possible effect of climate change // *Zoologicheskii Zhurnal*. 2016. V. 95. № 9. P. 996–1016. (In Russ.)
4. *Krasnov Y.V., Matishov G.G., Galaktionov K.V. et al.* Murman's colonial seabirds. St. Petersburg. "Nauka" Publisher. 1995. 224 p. (In Russ.)
5. *Krovnin A.S., Melnikov S.P., Nikitenko A.I. et al.* Climate change impact of fish communities in the North Atlantic region // *Scientific notes of the Russian State Hydrometeorological University*. 2019. № 56. P. 110–125. (In Russ.)
6. *Kuklin V.V.* Helminthofauna of seabirds of Arkhangelskaya Bay (Northern Island of Novaya Zemlya) // *Parazitologiya*. 2001. V. 35. I. 2. P. 124–134. (In Russ.)
7. *Kuklin V.V., Kuklina M.M.* Helminths of Birds of the Barents Sea: Fauna, Ecology, Impact on the Hosts. Apatity: KSC RAS Publisher. 2005. 290 p. (In Russ.)
8. *Kuklin V.V., Kuklina M.M.* Helminth communities of herring gulls (*Larus argentatus*) on the Murmansk coast of the Barents Sea: composition, analysis, approaches to assessment // *Zoologicheskii Zhurnal*. 2025. V. 104. № 8. P. 3–22. (In Russ.)
9. *Kuklina M.M., Kuklin V.V.* Peculiarities of the localization of tapeworms in the intestine of herring gulls (*Larus argentatus*) // *Zoologicheskii Zhurnal*. 2019. V. 98. № 3. P. 268–277. (In Russ.)
10. *Lakin G.F.* Biometry. Moscow: "High Education" Publisher. 1990. 352 p. (In Russ.)
11. *Marasaeva E.F.* Ecological analysis of the parasite fauna of the Noel's amphipod *Gammarus oceanicus* on the littoral of East Murman // *Morphology and Ecology of Marine Animal Parasites*. 1990. Apatity: KSC RAS Publisher. P. 76–88. (In Russ.)
12. *Magurran A.* Ecological Diversity and Its Measurement. Moscow: "Mir" Publisher. 1992. 181 p.
13. *Orlova E.L., Ushakov N.G., Dolgov A.V. et al.* Capelin migrations, feeding and population state in the period of warming in the Arctic // *The formation of bioproductivity in the northern Barents Sea in the period of warming in the Arctic: selected papers*. 2014. Murmansk: PINRO Press. P. 93–125. (In Russ.)
14. *Pesenko Y.A.* The principles and methods of quantitative analysis of faunal studies. Moscow: "Nauka" Publisher. 1982. 287 p. (In Russ.)
15. *Petrov K.M.* Large Marine Ecosystems: Construction Principles for a Hierarchical System of Arctic Seas Regionalization as Exemplified with Barents Sea // *Biosphere*. 2009. V. 1. № 2. P. 133–152. (In Russ.)

16. *Status of Seabird Populations Nesting in the Barents Sea Region*. Anker-Nil'ssen, T., Baken, V., Strøm, H., Golovkin, A.N., Bianki, V.V., and Tatarinkova, I.P., Eds. Tromsø: Norv. Polar Inst. Press. 2003. 216 p. (In Russ.)
17. *Uspenskaya A.V.* Parasite Fauna of Benthic Crustaceans of the Barents Sea. Moscow–Leningrad: Publishing House of the USSR Academy of Sciences. 1963. 128 p. (In Russ.)
18. *Uspenskii S.M.* Nesting colonial seabirds of the northern and Far Eastern seas of the USSR, their distribution, numbers, and role as consumers of plankton and benthos // *Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological Series*. 1959. V. 64. № 2. P. 39–52. (In Russ.)
19. *Baer J.G.* Parasitic helminths collected in West Greenland // *Meddelelser om Grønland*. 1956. Bd. 124. № 10. P. 5–55.
20. *Bakay Y.I.* Formation and Ecological Features of the Parasite Communities of Redfish of the Genus *Sebastes* (Perciformes: Sebastidae) in the Arctic Ocean // *Biology Bulletin Reviews*. 2025. V. 15. P. 623–637.
21. *Bryant D.M., Furness R.W.* Basal metabolic rates of North Atlantic seabirds // *Ibis*. 1995. V. 137. I. 2. P. 219–226.
22. *Bush A.O., Lafferty K.D., Lotz J.M., Shostak A.W.* Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited // *Journal of Parasitology*. 1997. V. 83. I. 4. P. 575–583.
23. *Clarke K.R.* Nonparametric multivariate analyses of change in community structure // *Austral Ecology*. 1993. V. 18. I. 1. P. 117–143.
24. *Fager E.W., McGowan J.A.* Zooplankton Species Groups in the North Pacific // *Science*. 1963. V. 40. I. 3566. P. 453–460.
25. *Gabrielsen G.W., Mehlum F., Karlsen H.E.* Thermoregulation in four species of arctic seabird // *Journal of Comparative Physiology B*. 1988. V. 157. I. 6. P. 703–708.
26. *Galaktionov K.V.* Life cycles and distribution of seabird helminths in arctic and sub-arctic regions // *Bulletin of the Scandinavian Society for Parasitology*. 1996. V. 6. № 2. P. 31–49.
27. *Galaktionov K.V., Weslawski J.M., Stempniewicz L.* Food chain, parasites and climate changes in the high Arctic: a case study on trophically transmitted parasites of common eider *Somateria mollissima* at Franz Josef Land // *Polar Biology*. 2021. V. 44. I. 1. P. 1321–1342.
28. *Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D.* PAST: Paleontological Statistics Software Package for education and data analysis // *Palaeontologia Electronica*. 2001. V. 4. I. 1. P. 1–9.
29. *Loeng H.* Features of the physical oceanographic conditions of the Barents Sea // *Polar Research*. 1991. V. 10. I. 1. P. 5–18.
30. *Mann H.B., Whitney D.R.*, On a test whether one of two random variables is stochastically larger than other // *Annals of mathematical statistics*. 1947. V. 8. I. 1. P. 50–60.
31. *Onarheim I.H., Teigen S.H.* Statistical position of the oceanic polar front in the Barents Sea // *Basec rapport of Barents Sea Exploration Collaboration*. 2018. № 11. Equinor Press. 16 p.
32. *Rozsa L., Reiczgel J., Majoros G.* Quantifying parasites in samples of hosts // *Journal of Parasitology*. 2000. V. 86. I. 2. P. 228–232.
33. *SEATRACK Seabirds Tracking*. [Электронный ресурс]. Режим доступа — <http://seatrack.net/>. Дата обновления — 10.07.2025.
34. *Shapiro S.S., Wilk M.B.* An analysis of variance test for normality (complete samples) // *Biometrika*. 1965. V. 52. I. 3–4. P. 591–611.
35. *Stunkard H.W.* Life history of *Cryptocotyle lingua* (Creplin) with notes on the physiology of the metacercariae // *Journal of Morphology*. 1930. V. 50. P. 143–190.

Сведения об авторах

About the authors

Вадим Владимирович Куклин — канд. биол. наук; ведущий научный сотрудник, Мурманский морской биологический институт Российской академии наук, Мурманск, Российская Федерация
E-mail: VV_Kuklin@mail.ru
<https://orcid.org/0000-0002-7517-2056>

Vadim Vladimirovich Kuklin — PhD (Biology), principal researcher, Murmansk marine biological institute Russian academy of sciences, Murmansk, Russian Federation
E-mail: VV_Kuklin@mail.ru
<https://orcid.org/0000-0002-7517-2056>

Марина Михайловна Куклина — канд. биол. наук; ведущий научный сотрудник, Мурманский морской биологический институт Российской академии наук, Мурманск, Российская Федерация
E-mail: MM_Kuklina@mail.ru
<https://orcid.org/0000-0003-3293-6383>

Marina Michaylovna Kuklina — PhD (Biology), principal researcher, Murmansk marine biological institute Russian academy of sciences, Murmansk, Russian Federation
E-mail: MM_Kuklina@mail.ru
<https://orcid.org/0000-0003-3293-6383>

Поступила в редакцию 25.11.2025
После доработки 05.03.2026
Принята к публикации 08.03.2026

Received November 25, 2025
Revised March 05, 2026
Accepted March 08, 2026

The Effects of Temperature and Light on the Hatching of the Giant African Snail (*Achatina fulica*)

Y. Cao^{1,2}, G. Niu^{1,2}, Y. Liu^{1,2}, M. Chen^{1,2}, Y. Wang^{1,2}, S. Han^{1,2}, Z. Pan^{1,2,*}

¹College of Marine Science, Hebei Agricultural University, Qinhuangdao, Hebei China

²Hebei Key Laboratory of Nutritional Regulation and Disease Control for Aquaculture, Ocean College, Hebei Agricultural University, Qinhuangdao China

*e-mail: lfpanzhe@163.com

Abstract. This study examined how temperature and light affect the hatching performance of giant African snail (*Achatina fulica*) eggs. In the temperature experiment, eggs were incubated at 20, 25, 30, 35 and 40°C for 14 days. Temperature strongly affected hatchability (Pearson's chi-square test, $\chi^2(4) = 82.92$, $P < 0.001$): hatchability peaked at 30–35°C (93.33%, 28/30), decreased at 25°C (73.33%, 22/30) and 20°C (33.33%, 10/30), and no eggs hatched at 40°C. Higher temperatures also accelerated hatching; the first hatch occurred on days 3–4 at 35°C (maximum 5.33 hatchlings/day), whereas hatching was delayed to days 10–13 at 20°C. In the light experiment at 25°C, continuous light produced a slightly higher hatchability than continuous darkness (33.33% vs 26.67%), but the difference was not significant ($\chi^2(1) = 0.08$, $P = 0.78$). Overall, the results identify a suitable incubation temperature range for *A. fulica* eggs and suggest that the effect of light is modest compared with temperature.

Keywords: *Achatina fulica* eggs, temperature, light, hatching rate, hatching speed

Funding. This research was funded by the Hebei Province Graduate Curriculum Ideological and Political Education Demonstration Project (No. YKCSZ2024033); College Students' Innovation and Entrepreneurship Training Program Project (No. 2025098); Hebei Agricultural University First-Class Undergraduate Course Construction Project (Environmental Monitoring and Assessment of Marine Fisheries); Hebei Agricultural University High-Quality Course Construction Project for Specialty-Innovation Integration (Design and Maintenance of Aquariums); Hebei Agricultural University Demonstration Course Construction Project for Specialty-Innovation Integration (Marine Survey Techniques).

Ethics declarations. This study did not involve any endangered or protected species. No ethical approval was required as the research was conducted on an invasive invertebrate species (*Achatina fulica*), which is not subject to animal welfare regulations. All experimental procedures followed standard practices for snail husbandry.

Conflict of interests. The authors declare no conflicts of interest, financial or otherwise, related to the publication of this article.

Authors contribution. Y. Cao: conceptualization, investigation, data curation, writing – original draft; G. Niu: investigation, formal analysis; Y. Liu: investigation, methodology; M. Chen: formal analysis, visualization; Y. Wang: data curation, validation; S. Han: resources, writing – review & editing; Z. Pan: conceptualization, supervision, funding acquisition, writing – review & editing. All authors read and approved the final manuscript.

Acknowledgements. Hebei Agricultural University supported this work. We sincerely thank Dr. Zhuo-Nan Wang from the Natural Resource Ecology Laboratory, Colorado State University, USA, for his careful guidance and valuable assistance in the English writing and language polishing of this paper.

For Citation: Cao Y., Niu G., Liu Y., Chen M., Wang Y., Han S., Pan Z. The Effects of Temperature and Light on the Hatching of the Giant African Snail (*Achatina fulica*). *Zoologicheskii zhurnal / Russian Journal of Zoology*. 2026. Vol. 105, no. 3, pp. 23–32. (In Russ.) <https://doi.org/10.7868/S3034545626030023>

Влияние температуры и света на вылупление гигантской африканской улитки (*Achatina fulica*)

И. Цао^{1,2}, Г. Ниу^{1,2}, Ю. Лю^{1,2}, М. Чэнь^{1,2}, Ю. Ван^{1,2}, Ш. Хань^{1,2}, Ч. Пань^{1,2,*}

¹Колледж морских наук, Хэбэйский аграрный университет, г. Циньхуандао, провинция Хэбэй, Китай

²Хэбэйская ключевая лаборатория питания, регуляции и контроля заболеваний в аквакультуре, Колледж океанологии, Хэбэйский аграрный университет, г. Циньхуандао, провинция Хэбэй, Китай

*e-mail: lfpangzhe@163.com

Аннотация. Исследовано влияние температуры и освещенности на выводимость яиц гигантской африканской улитки (*Achatina fulica*). В температурном опыте яйца инкубировали при 20, 25, 30, 35 и 40°C в течение 14 суток. Температура существенно влияла на выводимость: максимальные значения наблюдались при 30–35°C (93.33%), при 25°C выводимость составила 73.33%, при 20°C – 33.33%, а при 40°C вылупления не происходило. Повышение температуры ускорило развитие: при 35°C первое вылупление отмечалось на 3–4 сутки, тогда как при 20°C – на 10–13 сутки. В опыте по освещению при 25°C сравнили непрерывный свет и полную темноту; свет обуславливал немного более высокую выводимость (33.33 против 26.67%), однако различия были статистически незначимыми. Полученные результаты позволяют определить подходящий диапазон температур инкубации и показать, что влияние света существенно слабее влияния температуры.

Ключевые слова: яйца *Achatina fulica*, температура, освещение, вылупляемость, скорость вылупления

Финансирование. Работа выполнена при поддержке демонстрационного проекта по идеологическому и политическому образованию в аспирантских программах провинции Хэбэй (№ YKCSZ2024033); проекта программы инноваций и предпринимательства для студентов колледжей (№ 2025098); проекта строительства первоклассного бакалаврского курса Хэбэйского аграрного университета (мониторинг и оценка окружающей среды морского рыболовства); проекта строительства высококачественного курса Хэбэйского аграрного университета по интеграции специальности и инноваций (дизайн и обслуживание аквариумов); проекта строительства демонстрационного курса Хэбэйского аграрного университета по интеграции специальности и инноваций (методы морских исследований).

Соблюдение этических стандартов. Данное исследование не проводилось на исчезающих или охраняемых видах. Этическое одобрение не требовалось, поскольку исследование проводилось на инвазивном беспозвоночном виде (*Achatina fulica*), который не подпадает под действие правил защиты животных. Все экспериментальные процедуры соответствовали стандартным методам содержания улиток.

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

Вклад авторов. И. Цао – концепция, проведение экспериментов, обработка данных, написание черновика; Г. Ниу – проведение экспериментов, формальный анализ; Ю. Лю – проведение экспериментов, методология; М. Чэнь – формальный анализ, визуализация; Ю. Ван – обработка данных, валидация; Ш. Хань – ресурсы, написание – рецензирование и редактирование; Ч. Пань – концепция, руководство, привлечение финансирования, написание – рецензирование и редактирование. Все авторы прочитали и одобрили окончательный вариант рукописи.

Благодарности. Работа поддержана Хэбэйским аграрным университетом. Авторы искренне благодарят доктора Чжо-Нань Вана из Лаборатории экологии природных ресурсов Университета штата Колорадо (США) за тщательное руководство и ценную помощь в написании и языковой обработке текста на английском языке.

Ссылка для цитирования: Цао И., Ниу Г., Лю Ю., Чэнь М., Ван Ю., Хань Ш., Пань Ч. Влияние температуры и света на вылупление гигантской африканской улитки (*Achatina fulica*) // Зоологический журнал / Russian Journal of Zoology. 2026. Т. 105. № 3. С. 23–32. <https://doi.org/10.7868/S3034545626030023>

INTRODUCTION

The giant African snail (*Achatina fulica*) is a terrestrial gastropod species. Its complete taxonomic classification is as follows: Kingdom Animalia Linnaeus, 1758; Phylum Mollusca Linnaeus, 1758; Class Gastropoda Cuvier, 1795; Family Achatinidae Swainson, 1840; Genus *Achatina* Lamarck, 1799; Species *Achatina fulica* (Bowdich, 1822). Native to East Africa, the species is now widely distributed across tropical and subtropical regions of Asia, the Pacific, the Indian Ocean islands, and parts of the United States (Fontanilla et al., 2014; Cowie, 2025). In China, a selectively bred variant, characterized by pure white flesh and a distinct shell morphology, is commercially cultivated and marketed as the “white jade snail” (Wang et al., 2021). Contemporary taxonomic databases treat this species as *Lissachatina fulica*; however, the name *Achatina fulica* remains widely used in aquaculture and applied farming literature. For consistency with the majority of the breeding/production references cited in this study, we retain *Achatina fulica* in the text while acknowledging *Lissachatina fulica* as the currently accepted combination (MolluscaBase eds., 2025).

Achatina fulica is recognized as a health – promoting food, noted for its tender meat and rich nutritional profile, which includes over 20 amino acids, high protein, low fat, and zero cholesterol (Guan et al., 2016). Proximate composition analysis indicates that its dried meat contains 73.61 g of protein and 2.4 g of fat per 100 g (Wu, 2023). Furthermore, it exhibits a high total amino acid content (80.33%) with a balanced essential amino acid ratio (coefficient: 89.90), where valine is identified as the first limiting amino acid (Huang, Xiang, 2015). This composition, rich in vitamins and minerals, underscores its potential as a promising novel food resource.

Artificial breeding of *A. fulica* in China began in the early 1960s. Following years of selective breeding, a successful variant was developed by the Ye Abin Institute in Zhangzhou, Fujian Province, in 1984. Subsequent pilot cultivation by farmers in Zhejiang Province between 1987 and 1992 established the foundation for commercial production. In 2001, Yuxin Town was designated the “Hometown of Snails” by the Zhejiang Provincial Ocean and Fisheries Bureau (Tan et al., 2009). Research on *A. fulica* has expanded our understanding of its edibility and bioactive properties. Notably, its mucus contains thermally stable antioxidants with potential applications in functional foods, while digestive gland extracts yield a complex of over 30 bioactive “snail enzymes,” including cellulase, hemicellulase, and protease (Li, 2008). This cell wall–lytic enzyme system is widely utilized in cellular biotechnology for protoplast studies and in industries such as fermentation and cosmetics.

Achatina fulica exhibits favorable traits for sustainable organic farming: it is exclusively herbivorous, requires no agricultural chemicals, and has a rapid

reproductive rate and short growth cycle. These characteristics enable low–input cultivation in diverse environments and support the development of pollution–free organic products with substantial market potential (Li, 2008).

The optimal growth temperature for *A. fulica* ranges from 16°C to 30°C, with relative humidity between 60% and 85% and a preferred soil pH of 5–7. Temperatures below 15°C or above 30°C induce dormancy, halting growth and reproduction (Wang et al., 2020). In forest ecosystems, these snails contribute to soil formation and calcium cycling and serve as an important food source for various predators. Certain mollusks are useful bioindicators of environmental quality (Lange, Mwinzi, 2003). For example, the terrestrial snail *Helix aspersa* has been employed as a sentinel species to monitor the ecotoxicological effects of urban air pollution (Gorbi et al., 2008). In snails, shell size, thickness, strength, and calcium content are interrelated and can be influenced by environmental factors such as predation pressure and heavy metal contamination. Compared to shells from uncontaminated sites, those from polluted areas exhibit higher cadmium and zinc concentrations, although calcium levels remain similar across sites. Zinc concentration shows a negative correlation with several shell structural parameters (Jordaens et al., 2006).

Achatina fulica is a simultaneous hermaphrodite. Fertilization typically occurs during the night and early morning (Xu et al., 2012). The species displays complex mating behaviors that enhance reproductive success under varying population densities (Tomiya, 1994). Egg–laying occurs primarily from April to June and September to November. Average lifespan is 5–6 years, and the species is highly sensitive to environmental conditions (Kang, Li, 1997). Under unfavorable humidity or temperature, individuals retract into their shells and secrete an epiphragm – a protective mucus layer that seals the aperture to withstand adverse conditions. Activity resumes once conditions improve. In cultivation, temperature and humidity significantly influence hatching success and growth rates (Li et al., 2009). With suitable artificial conditions, *A. fulica* can breed year–round. Sexual maturity is reached after approximately six months of shell growth (Dong et al., 2004). After mating and fertilization, eggs are deposited in burrows. Clutch size ranges from 1 to 150 eggs, which hatch within 8–15 days under optimal conditions (Angilletta, 2009; Pörtner, Farrell, 2008). Hatching ceases below 15°C. Optimal incubation conditions include temperatures of 16–30°C, air humidity of 60–85%, soil humidity around 40%, and a pH of 5–7 (Chun et al., 2004). These ranges align with embryonic developmental requirements, as temperatures below 15°C induce developmental arrest via metabolic suppression (Raut, Barker, 2002).

This study investigates the effects of temperature and light conditions on the hatching of *Achatina fulica* eggs by assessing hatching rate and speed. The research aims to identify the optimal incubation temperature and the minimum duration required for hatching. The findings are expected to provide valuable insights for snail breeding practices and to establish a foundation for future studies on the nutritional, medicinal, and ecological applications of this species.

MATERIALS AND METHODS

Experimental Materials

The *Achatina fulica* eggs were purchased from the Jiaxing Zhonghua *Achatina fulica* Breeding Base.

The culture soil was collected from within the campus of Hebei Agricultural University, Qinhuangdao, Hebei Province, China and consisted of humus-rich soil. It was sun-dried for a week, then crushed and filtered through a 2 mm pore size stainless steel sieve, followed by high-temperature sterilization in an oven at 120°C. Finally, an appropriate amount of phosphate solution was added to adjust the soil pH to around 7.

For the culture environment, a 0.1% potassium permanganate solution was sprayed twice on the floor, walls, polyethylene bottles, and all other equipment to ensure thorough disinfection.

Other instruments and materials: light-controlled incubator, constant temperature water bath, polyethylene wide-mouth bottles, and gauze. A light-controlled

incubator (model GXZ-280B, Ningbo Jiangnan Instrument Factory, China) was used to maintain constant temperature and light conditions during egg incubation. Temperature was controlled with an accuracy of $\pm 0.5^\circ\text{C}$. For treatments requiring stable thermal conditions independent of light exposure, a constant-temperature water bath (model HH-4, Changzhou Guohua Electric Appliance Co., China) was used to ensure uniform heat transfer. Eggs were incubated individually in polyethylene wide-mouth bottles (250 mL), which served as standardized incubation containers and minimized evaporation. Sterilized gauze was placed over the bottle openings to allow gas exchange while maintaining humidity and preventing contamination.

Experimental Methods

Five temperature treatments were established: 20°C, 25°C, 30°C, 35°C, and 40°C. For each temperature, 30 freshly laid eggs were randomly assigned to three replicate containers (10 eggs per replicate) and incubated for 14 days in constant-temperature incubators. Eggs were placed on soil adjusted to 40% moisture content; soil moisture was prepared gravimetrically based on the mass ratio between oven-dried soil and target-moisture soil. Containers were inspected once per day, and newly hatched juveniles were counted and removed. Hatchability (%) was calculated as $(\text{number hatched} / \text{total eggs}) \times 100$, and daily hatching speed was recorded as the number of hatchlings per day.

For the light experiment, two light regimes were applied at 25°C: continuous light and continuous darkness. The experimental setup (number of eggs,

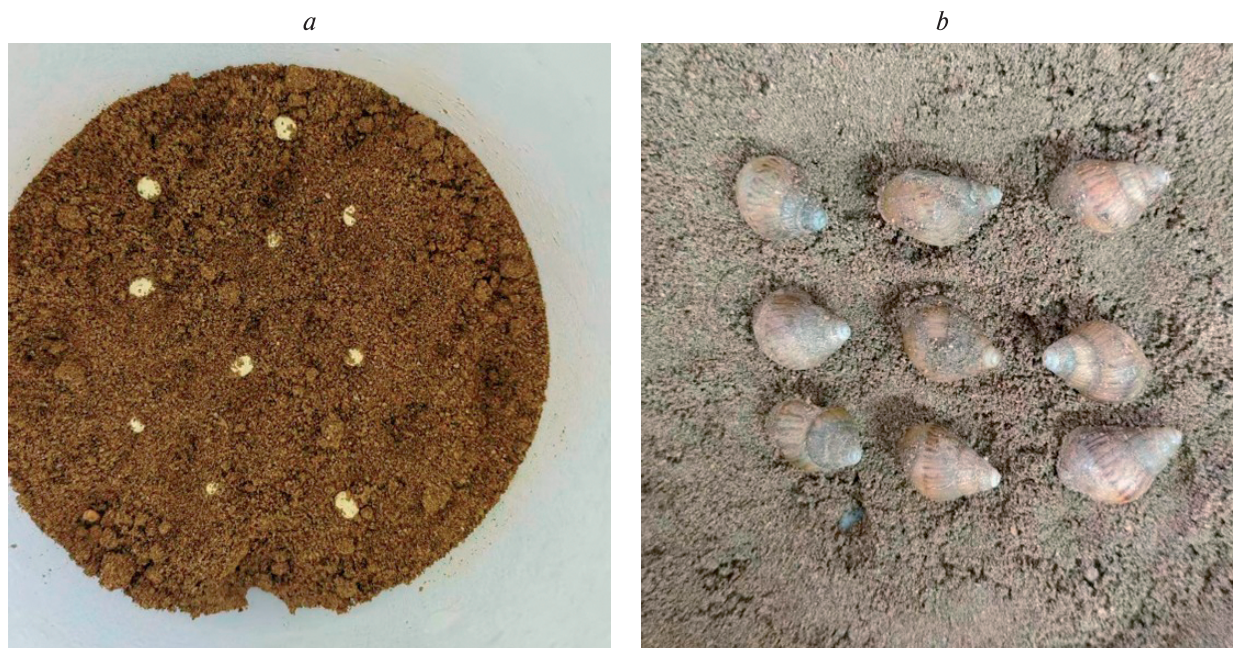


Fig 1. Giant African snail (*Achatina fulica*) eggs (a) and successfully hatched juvenile snails (b)

Рис. 1. Яйца гигантской африканской улитки (*Achatina fulica*) (a) и успешно вылупившиеся молодые улитки (b)

replicates, substrate moisture, inspection frequency, and hatchability calculation) was identical to that described for the temperature experiment (Fig. 1).

RESULTS AND ANALYSIS

The Effect of Temperature on the Hatching Rate of *Achatina fulica* Eggs

The Effect of Temperature on Hatching Rate

At 20°C, hatching commenced on day 10 with a daily mean of 1.33 individuals, followed by progressive declines to 1.00 (day 11), 0.00 (day 12), and 1.00 (day

13). These results demonstrate substantially suppressed hatching efficiency under this thermal regime.

Elevating temperature to 25°C initiated hatching 4 days earlier (day 6), with daily means peaking at 2.67 individuals before gradually decreasing to 2.33 (day 7), 1.33 (day 8), and 1.00 (day 9), indicating moderate enhancement of embryonic development.

The 30°C treatment accelerated developmental kinetics, yielding peak hatching (3.33 individuals) on day 4. Subsequent daily means exhibited fluctuations: 2.67 (day 5), 1.33 (day 6), and 2.00 (day 7), representing optimal viability among experimental groups.

Table 1. Daily Number of Hatched *Achatina fulica* Eggs at Different Temperatures

Таблица 1. Ежедневное количество вылупившихся яиц *Achatina fulica* при разных температурах

Day	Temperature, °C				
	20	25	30	35	40
1	0	0	0	0	0
2	0	0	0	0	0
3	0	0	0	4.00	0
4	0	0	3.33	5.33	0
5	0	0	2.67	0	0
6	0	2.67	1.33	0	0
7	0	2.33	2.00	0	0
8	0	1.33	0	0	0
9	0	1.00	0	0	0
10	1.33	0	0	0	0
11	1.00	0	0	0	0
12	0	0	0	0	0
13	1.00	0	0	0	0
14	0	0	0	0	0

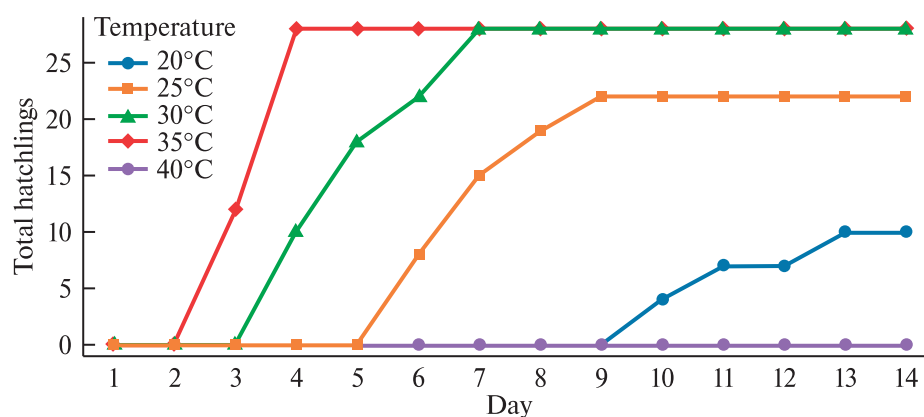


Fig. 2. Total cumulative hatching count of *Achatina fulica* under different temperatures

Рис. 2. Общее кумулятивное количество вылупившихся *Achatina fulica* при разных температурах

Notably, 35°C induced precocious hatching initiation (day 3) with a sharp increase from 4.00 to 5.33 ind./day within 24 hours, establishing the maximum recorded hatching rate despite abbreviated observation duration.

Complete developmental arrest occurred at 40°C, with zero emergent individuals throughout the experimental period, confirming thermal inhibition of embryogenesis in *Achatina fulica* (Table 1, Fig. 2).

The Effect of Temperature on Hatching Rate, %

During the 14-day experimental period, hatchability differed markedly among temperature treatments (Pearson’s chi-square test on hatched vs. unhatched counts, $\chi^2(4) = 82.92, P < 0.001$). The highest hatchability was observed at 30°C and 35°C (both 93.33%, 28/30), followed by 25°C (73.33%, 22/30) and 20°C (33.33%, 10/30), while no eggs hatched at 40°C (0/30). Temperature also affected the timing and speed of hatching: at 35°C, hatching began on day 3 and was largely completed by day 4 (maximum 5.33 hatchlings/day), whereas at 20°C, hatching was delayed and sporadic, occurring mainly between days 10 and 13 (maximum 1.33 hatchlings/day). These results indicate that 30–35°C is a suitable temperature range for efficient hatching, while excessively high temperature (40°C) prevents

successful development (Table 2). In addition, temperature significantly affected the mean total number of hatchlings per replicate container (one-way ANOVA on container totals, $F(4,10) = 25.33, P < 0.05$; three replicate containers per temperature). Consistent with this, the mean ($\pm$ SD) total number of hatchlings per replicate container was 3.3 ± 2.5 ind. at 20°C, 7.3 ± 3.1 ind. at 25°C, 9.3 ± 1.2 ind. at 30°C, 9.3 ± 1.2 ind. at 35°C, and no hatching occurred at 40°C (Fig. 3).

The Effect of Light Conditions on the Hatching Rate of *Achatina fulica* Eggs

Under light conditions, hatching began on day 9, with an average hatching rate of 1.33 ind./day. On days 10 and 11, no hatching occurred. On day 12, the average hatching rate was 1 ind./day. On day 13, the average hatching rate was 1.33 ind./day.

Under no light conditions, hatching began on day 10, with an average hatching rate of 1 individual/day. On day 11, the average hatching rate was 1 individual/day. On day 12, no hatching occurred. On day 13, the average hatching rate was 0.667 ind./day.

By comparing the experiments under light and no-light conditions, the hatching rate under light conditions was higher than that under no-light conditions (Table 3, Fig. 4).

Table 2. Hatching Rate of *Achatina fulica* Eggs at Different Temperatures

Таблица 2. Вылупляемость яиц *Achatina fulica* при разных температурах

Temperature, °C	20	25	30	35	40
Hatchability, %	33.33	73.33	93.33	93.33	0

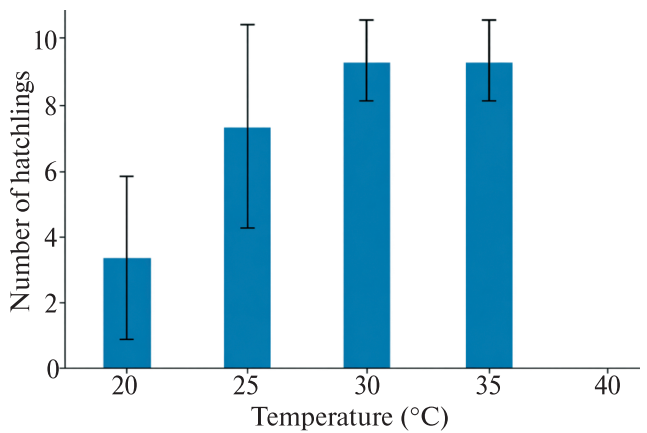


Fig. 3. Hatched individuals under different temperatures (mean $\pm$ SD)

Рис. 3. Количество вылупившихся особей при разных температурах (среднее $\pm$ стандартное отклонение)

Table 3. Daily number of hatchlings (individual/day) of *Achatina fulica* eggs under different light conditions

Таблица 3. Ежедневное количество вылупившихся особей (особей/день) из яиц *Achatina fulica* при разных условиях освещения

Day	With light	Without light
1	0	0
2	0	0
3	0	0
4	0	0
5	0	0
6	0	0
7	0	0
8	0	0
9	1.33	0
10	0	1.00
11	0	1.00
12	1.33	0
13	1.00	0.67
14	0	0

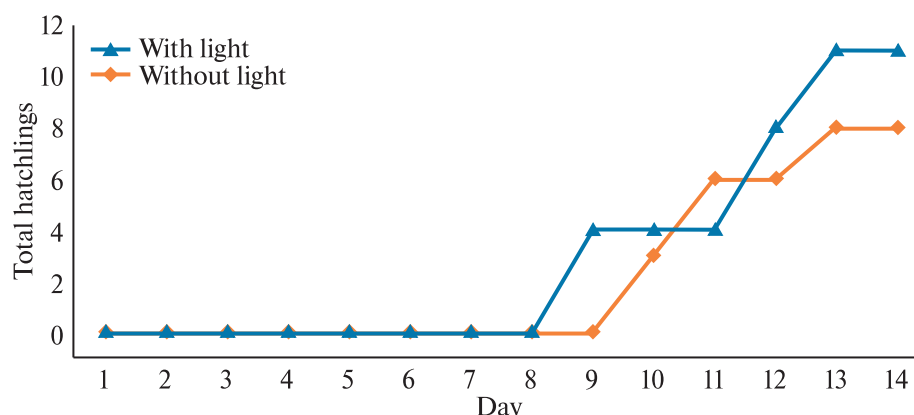


Fig. 4. Total cumulative hatching count of *Achatina fulica* under varying light conditions

Рис. 4. Общее кумулятивное количество вылупившихся *Achatina fulica* при переменном освещении

The Effect of Light Conditions on Hatching Rate

In the 14-day light experiment conducted at 25°C, eggs hatched under both continuous light and continuous darkness. Hatchability was 33.33% (10/30) under continuous light and 26.67% (8/30) under continuous darkness; the difference was not statistically significant ($\chi^2(1) = 0.08$, $P = 0.78$). Hatching under light began on day 9 and continued through day 13, with a maximum of 1.33 hatchlings/day, whereas hatching in darkness occurred mainly on days 10–13 with a maximum of 1.00 hatchlings/day. Overall, light exposure showed a modest tendency to increase hatching performance, but the effect was much smaller than that of temperature under the conditions tested. Replicate-level

variation in total hatchlings was 3.3 ± 2.5 ind. under continuous light and 2.7 ± 2.1 ind. under continuous darkness (Fig. 5).

DISCUSSION

This study examined the effects of temperature and light on the hatching of *Achatina fulica* eggs. Our results showed a notably shorter incubation period compared to previous studies under similar temperatures. We strictly controlled temperature and moisture throughout the experiment to minimize environmental fluctuations. In addition, the soil substrate was sterilized, which reduced potential microbial interference. Specifically, while Ma and Zhang (2016) reported hatching required 8–15 days at 20–30°C and 80–90% humidity, our experiment demonstrated significantly accelerated development under equivalent thermal conditions (Ma, Zhang, 2016); Shen and Lou (2023) observed a 7–15 day incubation period for *Achatina fulica* eggs at 23–27°C (Shen, Lou, 2023). In a systematic study by Guan and Ma (2016), incubation periods were reported as 15–30 days at 17–20°C, 10–15 days at 20–25°C, 7–10 days at 25–30°C, and 4–7 days at 30–34°C (Guan, Ma, 2016). In contrast, the present study recorded incubation periods of 10–14 days at 20°C, 6–10 days at 25°C, 4–7 days at 30°C, and 3–5 days at 35°C, demonstrating significantly shortened hatching duration and improved efficiency under comparable temperature conditions.

Temperature serves as the primary environmental factor regulating embryonic development rate and success. This study demonstrates that *Achatina fulica* embryogenesis strictly follows temperature-dependent principles (Angilletta, 2009). The observed developmental progression – from delayed hatching initiation at 20°C (beginning day 10) to accelerated hatching emergence at 30–35°C (initiating days 3–4) – represents

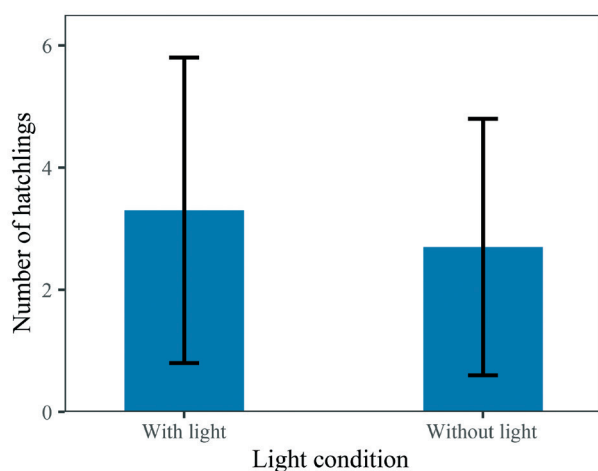


Fig. 5. Hatched individuals under different light conditions (ind. mean $\pm$ SD)

Рис. 5. Количество вылупившихся особей при разных условиях освещения (инд. среднее $\pm$ стандартное отклонение)

a characteristic thermal response pattern in ectothermic embryogenesis. Notably, complete hatching failure at 40 °C delineates the upper thermal tolerance threshold for this species. This finding aligns with established thermotolerance theory in ectotherms, where extreme temperatures disrupt oxygen balance, induce oxidative stress, and ultimately lead to physiological collapse of embryonic development (Pörtner, Farrell, 2008). Regarding light effects, existing literature shows limited research on the relationship between light exposure and snail egg hatching. This study systematically compared hatching under light and dark conditions, revealing a significantly higher hatching rate with light (33.33%) than without (26.67%). This phenomenon demonstrates broader relevance across oviparous taxa. In birds, light–dark cycles from parental incubation synchronize hatching timing (DuRant et al., 2013), while in many fish and amphibians, photoperiod serves as a key environmental cue regulating hatching enzyme secretion and initiation of eclosion behavior (Warkentin, 2011).

Although the hatching mechanism in snails may differ from these species, light likely acts as a reliable environmental signal that synchronizes internal physiological processes, enabling embryos to eclosion under favorable conditions and thereby maximizing early juvenile survival (Bradshaw, Holzapfel, 2007). In this study, the observed higher hatching rate and earlier hatching initiation under light conditions support the hypothesis that light positively regulates embryonic development.

By setting different temperature gradients and light conditions, this study systematically analyzed the effects of temperature and light on the hatching rate and hatching time of *Achatina fulica* eggs. Compared to related studies, this experiment further clarified that the optimal hatching temperature for *A. fulica* eggs is 30–35°C, and also highlighted that light significantly promotes its hatching rate, providing scientific evidence for optimizing its hatching conditions.

CONCLUSION

The optimal hatching temperature for *Achatina fulica* eggs in this study was 30–35°C, where hatchability reached 93.33% (28/30). At 35°C, hatching started earliest (day 3) and proceeded fastest (maximum 5.33 hatchlings/day), while at 20°C hatching was delayed (days 10–13) and hatchability was low (33.33%, 10/30). No eggs hatched at 40°C. In the light experiment conducted at 25°C, hatchability under continuous light (33.33%) was slightly higher than under continuous darkness (26.67%), but the difference was not significant. Future studies should test a wider range of light intensities and photoperiods, and evaluate potential interactions between temperature and light using factorial designs with adequate replication.

Because only one temperature (25°C) was used for the light comparison in this study, the possible interaction between temperature and light remains unclear and should be addressed in future experiments.

REFERENCES

1. Angilletta M.J. Jr. *Thermal adaptation: a theoretical and empirical synthesis*. Oxford; New York: Oxford Univ Press, 2009.
2. Bradshaw W.E., Holzapfel C.M. 2007. Evolution of animal photoperiodism // *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 2007. V. 38. № 1. P. 1–25.
3. Cowie R.H. Biology and Impacts of Pacific Island Invasive Species. 17. *Lissachatina fulica*, the Giant African Snail (Gastropoda: Achatinidae) // *Pacific Science*. 2025. V. 79. № 1. P. 1–35.
4. Chun S. – S., Vattam A.V., Lin Y. – T., Shetty K. Phenolic antioxidants from clonal oregano (*Origanum vulgare*) with antimicrobial activity against *Helicobacter pylori* // *Process Biochem.* 2004. V. 40. № 2. P. 65–68.
5. Dong C.H., Yang S.T., Yang Z.A. et al. A C-type lectin associated and translocated with cortical granules during oocyte maturation and egg fertilization in fish // *Dev. Biol.* 2004. V. 265. № 2. P. 341–354.
6. DuRant S.E., Hopkins W.A., Hepp G.R. et al. Ecological, evolutionary, and conservation implications of incubation temperature-dependent phenotypes in birds // *Biol. Rev.* 2013. V. 88. № 2. P. 499–509.
7. Fontanilla I.K.C., Sta. Maria I.M.P., Garcia J.R.M., Ghate H., Naggs F., Wade C.M. et al. Restricted genetic variation in populations of *Achatina* (*Lissachatina*) *fulica* outside of East Africa and the Indian Ocean Islands points to the Indian Ocean Islands as the earliest known common source // *PLoS One*. 2014. V. 9. № 9. P. e105151.
8. Gorbi S., Notti A., Fattorini D., Bocchetti R., Benedetti M. et al. Use of the land snail *Helix aspersa* as sentinel organism for monitoring ecotoxicological effects of atmospheric pollution in urban areas // *Comp. Biochem. Physiol. A Mol. Integr. Physiol.* 2008. V. 151. P. S19–S20.
9. Guan J., Ma J. Key points of *Achatina fulica* farming technology // *Breed Feed*. 2016. № 8. P. 25–27.
10. Huang D., Xiang D. Nutrient composition analysis and nutritional value evaluation of *Achatina fulica* // *Food Ind. Sci. Technol.* 2015. V. 36. № 3. P. 357–360.
11. Jordaens K., De Wolf H., Vandecasteele B., Blust R., Backeljau T. Associations between shell strength, shell morphology and heavy metals in the land snail *Cepaea nemoralis* (Gastropoda, Helicidae) // *Sci. Total Environ.* 2006. V. 363. № 1–3. P. 285–293.

12. Kang Q., Li W. Development prospects and feasibility study of *Achatina fulica* // *Neijiang Sci. Technol.* 1997. № 6. P. 25–27. [in Chinese]
13. Lange C., Mwinzi M. Snail diversity, abundance and distribution in Arabuko Sokoke forest, Kenya // *Afr. J. Ecol.* 2003. V. 41. P. 61–67.
14. Li B. Prospects and benefit analysis of *Achatina fulica* // *Farm Rural New Technol.* 2008. № 7. P. 62–63.
15. Li K.Q., Sun Y.N., Du J.P., Xie C.F., Liu J.Z. Indoor pollution-free farming techniques of white jade snail (*Achatina fulica*) // *Aquaculture Sci. Technol.* 2009. № 2. P. 20–21, 13.
16. Ma J., Zhang H. A new path for farmers to prosper – white jade snail farming // *Science in Farming.* 2016. № 7. P. 55–56.
17. Masahiro S., Maki N., Shigeru I. High molecular weight lectin isolated from the mucus of the giant African snail *Achatina fulica* // *Biosci. Biotechnol. Biochem.* 2011. V. 35. № 6. P. 23–25.
18. MolluscaBase eds. *Lissachatina fulica* (Bowdich, 1822) // MolluscaBase. Available at: <https://www.molluscabase.org/aphia.php?p=taxdetails&id=881469>. Accessed on 14.01.2026.
19. Pörtner H.O., Farrell A.P. Physiology and climate change // *Science.* 2008. V. 322. № 5902. P. 690–692.
20. Raut S.K., Barker G.M. *Achatina fulica* Bowdich and other Achatinidae as pests in tropical agriculture // In: *Molluscs as crop pests.* 2002. Barker G.M. (ed.). Wallingford, Oxon, UK; New York: CABI Pub. P. 55–114.
21. Shen F., Lou B. Breeding and farming techniques of the white jade snail // *New Rural.* 2023. № 5. P. 29–31.
22. Tan L., Zhu H., Tong Z. Farming technology of *Achatina fulica* // *Aquaculture.* 2009. V. 30. № 3. P. 18–20.
23. Tomiyama K. Courtship behaviour of the giant African snail, *Achatina fulica* (Férussac) (Stylommatophora: Achatinidae) in the field // *J. Molluscan Stud.* 1994. V. 60. № 1. P. 47–54.
24. Wang J., Jiang Y., Wang F., Song G., Wu C., Zhou X. Biological characteristics and farming models of *Achatina fulica* // *Anhui Agric. Bull.* 2020. V. 26. № 11. P. 83–84.
25. Wang Z., Zhang M., Zeng S., Zhang C. Evaluation of nutrition and protein composition of white jade snail meat // *Light Ind. Sci. Technol.* 2021. V. 37. P. 3–5.
26. Warkentin K.M. Environmentally cued hatching across taxa: embryos respond to risk and opportunity // *Integr. Comp. Biol.* 2011. V. 51. № 1. P. 14–25.
27. Wu G.S. Science Popularization China. *Achatina fulica*: A High-Protein, Low-Fat Health Food. 2023. Science Popularization China.
28. Xu H.Q., Hu Q.Z., Hu C.Z., Chen X.L. Analysis of key techniques for indoor farming of white jade snail (*Achatina fulica*) // *Beijing Agric.* 2012. № 21. P. 114.

Сведения об авторах

Цао Инкун (Yingkun Cao) — лектор, Колледж морских наук, Хэбэйский аграрный университет, г. Циньхуандао, провинция Хэбэй, Китай
E-mail: yingkun-cao@163.com

Ниу Гохуан (Guohang Niu) — магистрант, Колледж морских наук, Хэбэйский аграрный университет, г. Циньхуандао, провинция Хэбэй, Китай

Лю Юйцзе (Yujie Liu) — магистрант, Колледж морских наук, Хэбэйский аграрный университет, г. Циньхуандао, провинция Хэбэй, Китай

Чэнь Мэйсинь (Meixin Chen) — магистрант, Колледж морских наук, Хэбэйский аграрный университет, г. Циньхуандао, провинция Хэбэй, Китай

Ван Юйсинь (Yuxin Wang) — бакалавр, Колледж морских наук, Хэбэйский аграрный университет, г. Циньхуандао, провинция Хэбэй, Китай

Хань Шаобинь (Shaobin Han) — бакалавр, Колледж морских наук, Хэбэйский аграрный университет, г. Циньхуандао, провинция Хэбэй, Китай

Пань Чжэ (Zhe Pan) — доцент, Колледж морских наук, Хэбэйский аграрный университет, г. Циньхуандао, провинция Хэбэй, Китай
E-mail: lfpanzhe@163.com

Поступила в редакцию 01.07.2025

После доработки 21.02.2026

Принята к публикации 28.02.2026

About the authors

Yingkun Cao — Lecturer, College of Marine Science, Hebei Agricultural University, Qinhuangdao, Hebei Province, China
E-mail: yingkun-cao@163.com

Guohang Niu — Master's student, College of Marine Science, Hebei Agricultural University, Qinhuangdao, Hebei Province, China

Yujie Liu — Master's student, College of Marine Science, Hebei Agricultural University, Qinhuangdao, Hebei Province, China

Meixin Chen — Master's student, College of Marine Science, Hebei Agricultural University, Qinhuangdao, Hebei Province, China

Yuxin Wang — Bachelor's student, College of Marine Science, Hebei Agricultural University, Qinhuangdao, Hebei Province, China

Shaobin Han — Bachelor's student, College of Marine Science, Hebei Agricultural University, Qinhuangdao, Hebei Province, China

Zhe Pan — Associate Professor, College of Marine Science, Hebei Agricultural University, Qinhuangdao, Hebei Province, China
E-mail: lfpanzhe@163.com

Received July 1, 2025

Revised February 21, 2026

Accepted February 28, 2026

УДК 595.4

DOI: 10.7868/S3034545626030035

Original Article

Culturing and Descriptions of the Juvenile and Adult Instars of *Scheloribates* (*Scheloribates*) *milleri* Jacot, 1936 (Acari, Oribatida, Scheloribatidae)

S.G. Ermilov*, H. Mzeek

University of Tyumen, X-BIO Institute, Tyumen, Russian Federation

*e-mail: ermilovacari@yandex.ru

Abstract. The oribatid mite *Scheloribates* (*Scheloribates*) *milleri* Jacot, 1936 (Oribatida, Scheloribatidae) is distributed in the eastern U.S.A. and the northern Neotropical Region. It is an easily cultured species with a short development of juvenile instars: duration from larva to adult (egg not found) is 19–25 days at 24–25°C while feeding on algae (*Pleurococcus* sp.), fungi (*Alternaria* sp.), and lichen (*Cladonia* sp.). The adult is redescribed, including the first information about the gnathosoma and legs, and juvenile instars are described for the first time. The duration of development and the morphology of juveniles of *S. (S.) milleri* are compared to those of other *Scheloribates* (*Scheloribates*) species for which ontogenetic data are available.

Keywords: scheloribatid mites, laboratory culturing, morphological development, juvenile instars, feeding, taxonomy, morphology

Funding. This study was supported by the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation within the framework of the Carbon Measurement Test Area in Tyumen' Region (FEWZ-2024-0016).

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

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

Authors contribution. Conceptualization – ESG; writing original draft – ESG; editing – ESG; methodology – ESG; investigation – ESG, MH; data analysis – ESG, MH; figures – ESG; photos – ESG, MH.

Acknowledgements. We cordially thank Prof. Dr. Roy A. Norton (State University of New York, College of Environmental Science and Forestry, Syracuse, New York, USA) for his thorough review of this manuscript and many valuable suggestions, two anonymous reviewers for their valuable comments, Vyacheslav Kirnev (University of Tyumen, Tyumen, Russia) for SEM micrographs, and Artyom V. Stepanov (University of Tyumen, Tyumen, Russia) for providing fungi from cultured media.

For Citation: Ermilov S.G., Mzeek H. Culturing and Descriptions of the Juvenile and Adult Instars of *Scheloribates* (*Scheloribates*) *milleri* Jacot, 1936 (Acari, Oribatida, Scheloribatidae). *Zoologicheskii zhurnal / Russian Journal of Zoology*. 2026. Vol. 105, no. 3, pp. 33–48. (In Eng.) <https://doi.org/10.7868/S3034545626030035>

Культивирование и описание ювенильных и взрослой стадий *Scheloribates* (*Scheloribates*) *milleri* Jacot, 1936 (Acari, Oribatida, Scheloribatidae)

С.Г. Ермилов*, Х. Мзик

Тюменский государственный университет, Тюмень, Российская Федерация

*e-mail: ermilovacari@yandex.ru

Аннотация. Панцирный клещ *Scheloribates* (*Scheloribates*) *milleri* Jacot, 1936 (Oribatida, Scheloribatidae) распространен в восточной части США и в северной части неотропической области. Это легко культивируемый вид, имеющий короткое развитие ювенильных стадий: продолжительность от личинки до взрослой формы (яйцо не обнаружено) составляет 19–25 дней при 24–25°C и питании водорослями (*Pleurococcus* sp.), грибами (*Alternaria* sp.) и лишайниками (*Cladonia* sp.). Представлено переописание *S. (S.) milleri*, включающее первые данные о гнатосоме и ногах. Впервые описаны ювенильные стадии вида. Продолжительность развития и морфология ювенильных стадий *S. (S.) milleri* сравнена с таковыми в подроде *Scheloribates* (*Scheloribates*).

Ключевые слова: клещи *Scheloribates*, лабораторное культивирование, морфологическое развитие, ювенильные стадии, питание, таксономия, морфология

Финансирование. Работа выполнена при поддержке Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (проект FEWZ-2024-0016).

Соблюдение этических стандартов. В данном исследовании использовался только материал членистоногих, и все необходимые этические нормы обращения с животными и их использования строго соблюдались в соответствии с международными, национальными и институциональными правилами.

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

Вклад авторов. Концепция – ЕСГ; написание рукописи – ЕСГ; редактирование – ЕСГ; методология – ЕСГ; исследование – ЕСГ, МХ; анализ данных – ЕСГ, МХ; рисунки – ЕСГ; фотографии – ЕСГ, МХ.

Благодарности. Мы благодарны Рою А. Нортону и двум анонимным рецензентам за рецензирование этой рукописи, Вячеславу Кирневу за SEM, Артему В. Степанову за предоставленные культуры грибов.

Ссылка для цитирования: Ермилов С.Г., Мзик Х. Культивирование и описание ювенильных и взрослой стадий *Scheloribates* (*Scheloribates*) *milleri* Jacot, 1936 (Acari, Oribatida, Scheloribatidae) // Зоологический журнал / Russian Journal of Zoology. 2026. Том 105. № 3. С. 33–48. <https://doi.org/10.7868/S3034545626030035>

INTRODUCTION

The oribatid mite species *Scheloribates* (*Scheloribates*) *milleri* Jacot, 1936 was described by Jacot [1] based on material from prairie sod in Ohio, U.S.A. Presently, its known distribution includes the eastern U.S.A. [2] and the northern Neotropical region (Cuba, Grenada, Mexico, Trinidad). Notably, it is not known from Canada [3]. It inhabits grassland and forest soil in the U.S.A., and in the Neotropics it inhabits, e.g., leaf litter in tropical forests [4, 5, 6], rock debris with some organic materials and cow dung on herbaceous-shrubby slopes near the coast, rock debris near the base of dead *Ceiba* sp., and leaf debris of *Theobroma*, *Musa*, and *Cocos* in a cocoa plantation with banana and coconut trees [7].

Scheloribates (*Scheloribates*) *milleri* has a set of morphological characters that make it easy to distinguish from other representatives of the genus: the presence of a U-shaped notogastral furrow, combined with its medium-sized, fusiform-clavate bothridial seta directed posterolaterad, long rostral, lamellar, and interlamellar setae, and ventrodistal tooth on femur II [1]. However, the original description was incomplete; in particular, there was no information about the gnathosoma, legs, or lateral features of the body.

The main goals of the present paper are: to describe the adult of *S. (S.) milleri* more completely based on specimens from Brazil; to obtain (by laboratory culturing) and describe all active juvenile instars (larva, protonymph, deutonymph, and tritonymph); and to document the duration of development of each juvenile instar and subsequent pre-ecdysis resting periods. Additionally, the development and morphology of *S. (S.) milleri* are compared to those of other known *Scheloribates* (*Scheloribates*) species.

Five species of the subgenus *S. (Scheloribates)* have been investigated by culturing [8, 9, 10]: 1) *S. (S.)*

decarinatus Aoki, 1984; 2) *S. (S.) laevigatus* (Koch, 1835); 3) *S. (S.) latipes* (Koch, 1844); 4) *S. (S.) nudus* Woodring, 1965; and 5) *S. (S.) parabilis* Woodring, 1965. Juvenile instars in this subgenus have been described (completely or partially) for six species [8, 9]: 1) *S. (S.) arizonensis* Ermilov et Rybalov, 2023; 2) *S. (S.) laevigatus*; 3) *S. (S.) latipes*; 4) *S. (S.) nudus*; 5) *S. (S.) pallidulus* (Koch, 1841); and 6) *S. (S.) parabilis*.

MATERIAL AND METHODS

S p e c i m e n s. Fifty-two adults: Brazil, Tocantins State, Parrot's Beak, litter in secondary flooded tropical forest.

C u l t u r i n g. Two types of culture vessels were used. Living adults (in groups) were maintained in glass jars (height 36 mm, diameter 20 mm) with screw-on lids (Fig. 1a). Juveniles were maintained singly in individual plastic chambers (height 23 mm, diameter 15 mm) (Fig. 1d), constructed by combining (Fig. 1c) specific lids (left side in Fig. 1b) and cut Eppendorf tubes (volume 1.5 ml) (right side in Fig. 1b). Both jars and chambers were filled two-thirds with mixed Plaster-of-Paris and activated charcoal (PPC; ratio 9:1 by weight; [11]).

The mites were offered the following food substrates of plant and animal origin: algae (*Pleurococcus* sp.) from linden bark, lichen (*Cladonia* sp.) from a mixed forest, fungi (*Alternaria* sp., *Fusarium solani*, and *Penicillium janczewskii*) from cultured media, living nematodes (*Panagrellus redivivus* and *Pellioditis akhaldaba*) from cultured media, and freeze-dried nematodes (*P. redivivus*) after using the lyophilization method. Food substrates were added haphazardly just to determine what would be eaten. Food was available to the mites in abundance. Fresh food was periodically added and old food was removed.

All culture vessels were maintained at room temperature of 24–25°C and high humidity (drops of water



Fig. 1. Vessels used for laboratory culturing of oribatid mites: *a* – glass jars with screw-on lids for group culturing of adults, *b* – plastic specific lids and cut Eppendorf tubes, *c* – partially combining specific lids and cut Eppendorf tube, *d* – completed plastic chambers for individual culturing of juvenile instars

Рис. 1. Емкости для лабораторного культивирования панцирных клещей: *a* – стеклянные банки с закручивающимися крышками для группового содержания взрослых особей, *b* – специфические пластиковые пробки и обрезанные эппендорфы, *c* – частично соединенные специфическая крышка и обрезанный эппендорф, *d* – пластиковые камеры для индивидуального содержания ювенильных стадий

were added periodically to the jars and chambers using the PPC color as indicator). The vessels were constantly stored in a closed box without access to light. Adults were observed every other day, while juveniles were observed daily.

The belonging of the born adults to *S. (S.) milleri* was confirmed by taxonomic identification using temporary cavity slides with water or lactic acid and a light microscope.

The average duration of development (in days) of each juvenile instar and subsequent pre-ecdysis resting period was calculated only for individuals that had passed through all instars and eventually become adults.

Observation and documentation. For measurement and illustration, specimens were mounted in lactic acid on temporary cavity slides. Body length was measured in lateral view, from the tip of the rostrum to the posterior edge of the notogaster (in adult)/gastronotic region (in juveniles). Maximum body width (in notogastral/gastronotic region) was measured in dorsal aspect. Setae were measured from the side to avoid foreshortening. All measurements are in micrometers (μm). Formulas for leg setation are given in parentheses according to the sequence trochanter–femur–genu–tibia–tarsus (famulus included). Formulas for leg solenidia are given in square brackets, according to the sequence genu–tibia–tarsus. Drawings were made with a camera lucida using a Leica DM 2500 light microscope. For SEM microscopy alcohol-preserved mites were coated with gold and scanned using a TESCAN Mira3 LMU SEM microscope.

Terminology. Morphological terminology used in this paper follows that of F. Grandjean: see Travé and Vachon [12] for references, Norton [13] for leg setal nomenclature, and Norton and Behan-Pelletier [14] for overview.

Abbreviations and notations. *Prodorsum*: *lam* = lamella; *plm* = prolamella; *tlm* = rudiments of translamellar line; *slm* = sublamella; *Al* = sublamellar porose area; *kf* = keel-shaped ridge; *lc* = lateral carina; *pc* = postbothridial carina; *ps* = prodorsal shield (macroscлерite); *ro*, *le*, *in*, *bs*, *ex* = rostral, lamellar, interlamellar, bothridial, and exobothridial setae, respectively; *D* = dorsophragma; *P* = pleurophragma. *Notogaster/gastronotic region*: *c*, *c*₁–*c*₃, *da*, *dm*, *dp*, *la*, *lm*, *lp*, *h*₁–*h*₃, *p*₁–*p*₃ = setae; *es* = excentrosclerite (microscлерite); *Sa*, *S1*, *S2*, *S3* = saccules; *nf* = notogastral furrow; *ia*, *im*, *ip*, *ih*, *ips* = lyrifissures/cupules; *gla* = opisthonotal gland opening. *Gnathosoma*: *a*, *m*, *h* = anterior, middle seta of gena and hypostomal seta of mentum, respectively; *or* = adoral seta; *d*, *l*, *cm*, *acm*, *ul*, *su*, *lt*, *vt*, *inf*, *sup* = palp setae; ω = palp tarsal solenidion; *ep* = postpalpal seta; *cha*, *chb* = cheliceral setae; *Tg* = Trägårdh’s organ. *Epimeral and lateral podosomal regions*: *Cl* = Claparède’s organ; *1a*, *1b*, *1c*, *2a*, *3a*, *3b*, *3c*, *4a*, *4b*, *4c* = setae; *z* = aperture of supracoxal gland; *PdI*, *PdII* = pedotecta I and II, respectively; *dis* = discidium; *cir* = circumpedial carina. *Anogenital region*: *g*, *ag*, *an*, *ad* = genital, aggenital, anal, and adanal setae, respectively; *iad* = adanal lyrifissure/cupule; *Amar* = marginal porose area; *po* = preanal organ. *Legs*: *pa* = porose area; ω, φ, σ = solenidia; *e* = famulus; *d*, *l*, *v*, *bv*, *ev*, *ft*, *tc*, *it*, *p*, *u*, *a*, *s*, *pv*, *pl* = setae. Instars: LA = larva; PN, DN, TN = proto-, deuto-, and tritonymph, respectively; AD = adult.

CULTURING

Adults of *S. (S.) milleri* were placed in groups of 15 individuals (out of 52; for collection data see *Material and methods* section) in each of two jars on November 20, 2025. They were very active and moved quickly within the jars, pausing briefly to feed. Adults fed

Table 1. Duration of development (in days) of *Scheloribates (Scheloribates) milleri* Jacot, 1936 (24–25°C, *n* = 8)

Таблица 1. Продолжительность развития (в днях) *Scheloribates (Scheloribates) milleri* Jacot, 1936 (24–25°C, *n* = 8)

Instar	Minimum	Maximum	Average ± SEM
Larva	3	5	3.5 ± 0.2
Pre-ecdysis resting period	1	2	1.7 ± 0.1
Protonymph	2	4	2.7 ± 0.2
Pre-ecdysis resting period	1	2	1.8 ± 0.1
Deutonymph	3	5	3.5 ± 0.2
Pre-ecdysis resting period	2	3	2.1 ± 0.1
Tritonymph	4	6	4.7 ± 0.2
Pre-ecdysis resting period	2	3	2.5 ± 0.1
Total development larva–adult	19	25	22.7 ± 0.8

Notes. Active instars, not including immobile prelarva, which was not observed. SEM = Standard Error of the Mean.

Примечания. Учтены активные стадии (неактивная предличиночная стадия не изучалась). SEM = ошибка средней арифметической.

equally on *Pleurococcus* sp. and *Alternaria* sp., rarely on *Cladonia* sp. The other food substrates were ignored.

On the fourth day (November 24), numerous spermatophores (with short stalk and small head) appeared on the surface of the PPS. No eggs were found, but numerous larvae were quickly registered in the jars (starting on November 31 in one jar and December 1 in the other). We do not know if those larvae were from eggs (if they were actually present) already present inside the females when they were captured. Ten larvae were placed in individual chambers. Of them, two individuals died (one as larva and one as protonymph). Juvenile instars, like adults, were active, feeding on *Pleurococcus* sp. and *Alternaria* sp. (rarely on *Cladonia* sp.), but unlike adults they preferred to remain within the food substrates. Pre-ecdysis resting periods occurred on the surface of the food substrates as well as in depressions or excavations in the food substrates, or among irregularities (cracks, pits) in the PPC.

Eight larvae went through all subsequent instars of development and eventually became adults. Development from larva to adult is short: the duration was 19–25 days at 24–25°C (Table 1).

TAXONOMY

Scheloribates (Scheloribates) milleri Jacot, 1936

(Fig. 2–8)

Material. The supplementary description was based on the detailed study of 12 (out of 52; for collection data see *Material and methods* section) field-collected adults (6♂♂, 6♀♀), plus juveniles obtained from cultures. All specimens (preserved in 70% solution of ethanol with a drop of glycerol) are in the collection of the University of Tyumen, Museum of Zoology, Tyumen, Russia.

Supplementary description of adult.
Measurements. Males usually smaller than females. Total length 345–375 (males), 360–456 (females). Maximum width 180–225 (males), 210–285 (females).

Integument (Fig. 3a; 4b–4d; 9a–9c). Body color light brown. Cuticle densely microfoveolate (visible in dissected specimens under high magnification, $\times 1000$). Additionally, some males with some larger (up to 2), vaguely defined (clearer on SEM, Fig. 9a), sparse foveolae on notogaster and in anogenital region. Sparse, thin ridges developed below pedotectum I as well as on leg femur II (antiaxial side, distal part of segment, directed toward tooth). Paraxial side of tarsus, tibia, femur, and trochanter of legs III and IV partially with transverse and oblique thin ridges. Lateral part of body partially with dense cerotegumental microgranules.

Prodorsum (Fig. 1a; 2a; 9a–9c). Rostrum slightly protruding (visible in anterior view), rounded.

Lamella as long as half of prodorsum, simple. Two short or medium-sized, transverse, weakly and vaguely indicated ridges (rudiments of translamellar line) medial to each lamella present. Prolamella complete, reaching insertion of rostral seta. Sublamella and keel-shaped ridge present. Sublamellar porose area oval ($7-11 \times 5-7$). Rostral (41–49 in males, 52–71 in females), lamellar (52–75 in males, 64–94 in females), and interlamellar (52–75 in males, 64–109 in females) setae setiform, barbed. Bothridial seta (45–52 in males, 56–64 in females) fusiform (weakly narrowed distally) or clavate (broadly rounded distally), sometimes with asymmetrically developed head, barbed, directed posterolaterad. Exobothridial seta (22–30) setiform, thin, roughened. Dorsosejugal porose area present, but poorly visible.

Notogaster (Fig. 1a; 2a, 2b; 9a–9c). Anterior notogastral margin convex medially. Pteromorph medium-sized, rounded laterally, with longitudinal furrow (visible only on SEM, Fig. 9a, 9b). Anterior margin of pteromorph weakly oblique or perpendicular to longitudinal axis of body in dorsal aspect. Dorsal region with distinct U-shaped furrow. Notogastral setae p_1-p_3 (11–13) setiform, thin, smooth. Other notogastral setae (c , la , lm , lp , h_1-h_3 4–5) acicular. Four pairs of saccules drop-like. Opisthonotal gland opening and all lyrifissures distinct.

Gnathosoma (Fig. 2a, 2c–2e). Subcapitulum size $67-71 \times 45-52$ in males, $82-90 \times 60-67$ in females. Subcapitular setae a (15–19) and h (26–30), and two pairs of adoral setae (9) setiform, thin, roughened. Subcapitular seta m (7) setiform, thinner than a and h , smooth. Chelicera length 82–90 in males, 90–101 in females. Cheliceral setae (cha 30–34; chb 17–22) setiform, barbed. Palp length 49–52 in males, 60–64 in females. Palp setal formula 0–2–1–3–9(+ ω). Postpalpal seta (7) spiniform.

Epimeral and lateral podosomal regions (Fig. 1b; 2a). Epimeral setal formula 3–1–3–3. Setae ($1b$, $1c$, $3b$, $3c$, $4c$ 26–30; $1a$, $2a$, $3a$, $4a$, $4b$ 13–15) setiform, thin, smooth. Seta $1c$ located on pedotectum I. Humeral porose areas Am and Ah absent. Discidium semi-triangular, with distally rounded top in ventral view. Circumpedal carina medium-sized, anteriorly directed to pedotectum II.

Anogenital region (Fig. 1b; 2a, 2b). Anogenital setal formula 4–1–2–3. Genital, aggenital, anal, and adanal setae (13–15) setiform, thin, smooth. Two specimens asymmetrical, left genital plate with four setae versus right plate with three. In one specimen, aggenital seta present on right side but absent on left. Adanal seta ad_1 posterior, ad_2 lateral, ad_3 anterior to anal plate. Adanal lyrifissure close and parallel to anterolateral margin of anal plate. Marginal porose area complete, band-like.

Legs (Fig. 3d–3g; 9a–9c). Lateral claws distinctly smaller than medial claw, with small tooth ventrodistally. All claws weakly barbed on dorsal side. Tibiae I and

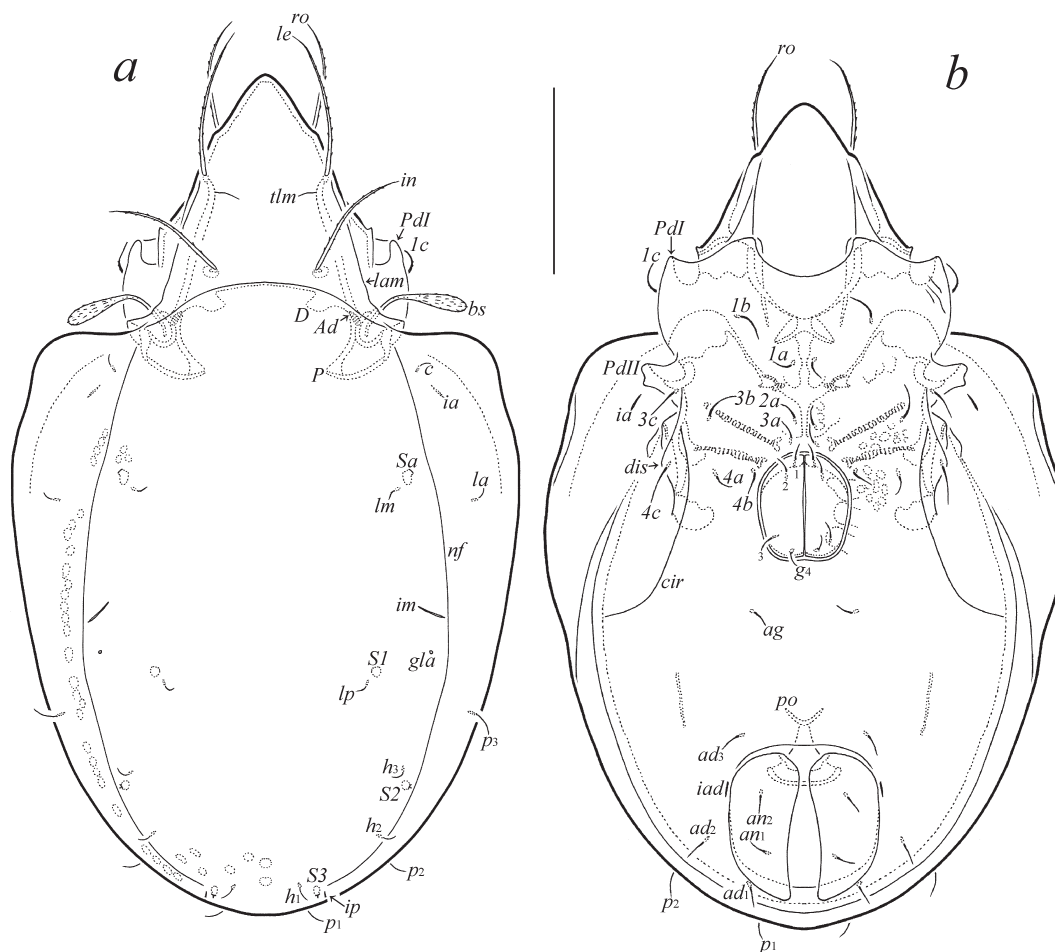


Fig. 2. *Schelorigabates (Schelorigabates) milleri* Jacot, 1936, adult: *a* – dorsal view, *b* – ventral view (gnathosoma and legs omitted). Scale bar 100 μ m

Рис. 2. *Schelorigabates (Schelorigabates) milleri* Jacot, 1936, взрослая стадия: *a* – дорсально, *b* – вентрально (гнатосома и ноги не нарисованы). Масштаб 100 мкм

II with strong tooth proximoventrally. All genera with two weak (genera I and II) or distinct (genera III and IV) lateral (antiaxial and paraxial) longitudinal ridge (behind setae *I'* and *I''*, if present). Ventral keel of femur II with incision and tooth ventrodistally. Femora I, II and tibiae I–IV with retrotectum. Dorsoparaxial porose area on femora I–IV and on trochanters III, IV, ventrodistal porose area on tibiae I–IV, and proximoventral porose area on tarsi I–IV well visible. Formulas of leg setation and solenidia: I (1–5–3–4–19) [1–2–2], II (1–5–2–4–15) [1–1–2], III (2–3–1–3–15) [1–1–0], IV (1–2–2–3–12) [0–1–0]. Homology of setae and solenidia indicated in Table 2. Solenidium ω_1 on tarsus I, ω_1 and ω_2 on tarsus II, and σ on genu III slightly thickened, rounded distally, other solenidia setiform to subflagellate. Seta *s* of tarsus I setiform, barbed (not eupathidial).

Description of juvenile instars. *Measurements.* Total length of LA 210–240 ($n = 5$), PN 240–300 ($n = 5$), DN 300–375 ($n = 4$), TN 405–450 ($n = 4$). Maximum width of LA 90–113 ($n = 5$), PN 120–150 ($n = 5$), DN 150–180 ($n = 4$), TN 195–210 ($n = 4$).

Integument (Fig. 5*b–d*; 6*b–6d*; 7*b–7f*; 9*d*). Body colorless, but legs, prodorsal sclerite, epimeres (except sternal region), and partially gnathosoma light brown. All body surface densely microporose (visible under high magnification, $\times 1000$), more distinctly in light brown regions. Additionally, gastrontum and anogenital region sparsely plicate.

Prodorsum (Fig. 5*a–5d*; 7*a*, 7*b*; 9*d*). Relatively short, about 2/5 length of gastrontic region (in lateral view). Rostrum vaguely protruding, rounded, sometimes with slight lateral serrations in DN and TN. Prodorsal shield

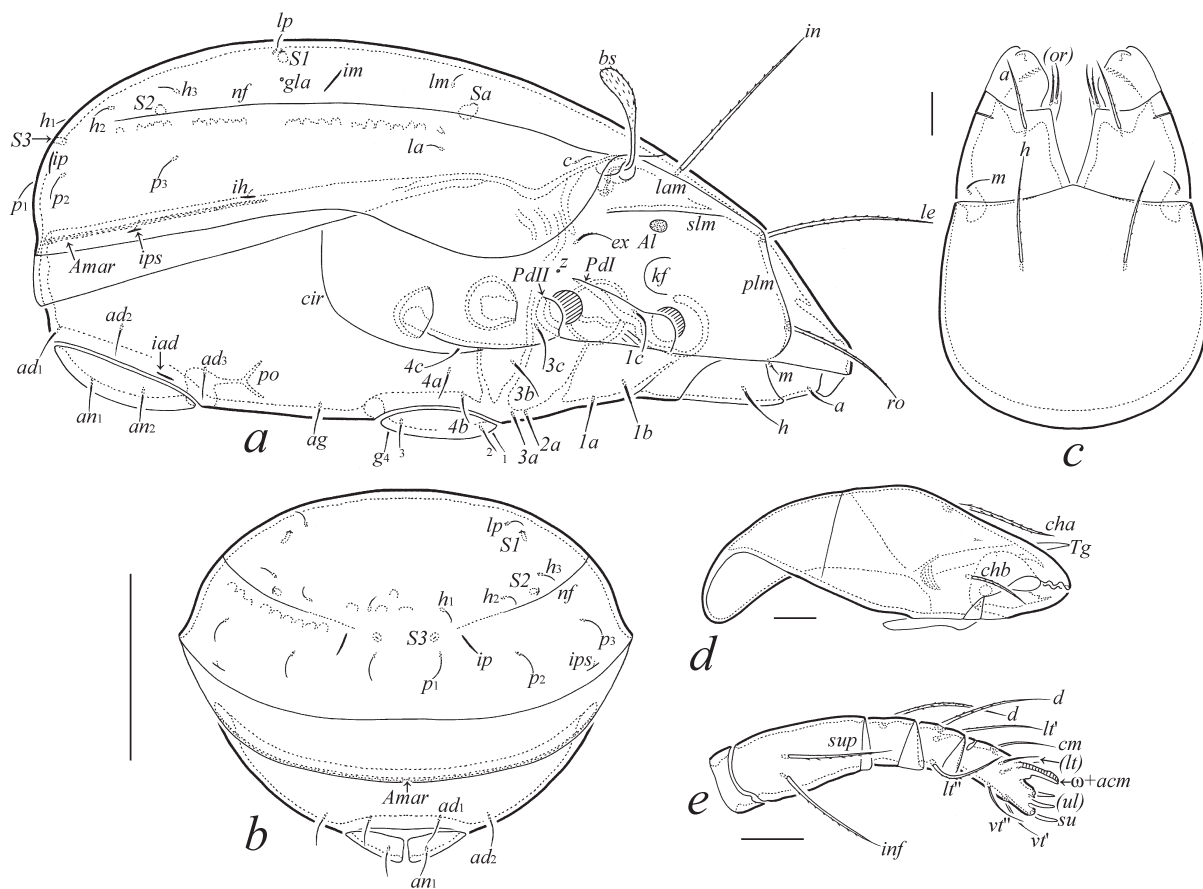


Fig. 3. *Schelorbates (Scheloribates) milleri* Jacot, 1936, adult: *a* – right lateral view (legs omitted); *b* – posterior view; *c* – subcapitulum, ventral view; *d* – chelicera, right, antiaxial view; *e* – palp, right, antiaxial view. Scale bar, μm : *a*, *b* – 100; *c*–*e* – 10

Рис. 3. *Schelorbates (Scheloribates) milleri* Jacot, 1936, взрослая стадия: *a* – латерально (ноги не нарисованы); *b* – каудально; *c* – субкапитулум, вентрально; *d* – правая хелицера, антиаксиально; *e* – правая пальпа, антиаксиально. Масштаб, мкм: *a*, *b* – 100; *c*–*e* – 10

well defined, bounded on sides by lateral and postbothridial carinae. Rostral (LA 22–26, PN 26–30, DN 34–41, TN 37–45), lamellar (LA 19–22, PN 26–30, DN 37–45, TN 45–64), and interlamellar (LA 26–30, PN 36–45, DN 60–67, TN 67–86) setae setiform, barbed. Bothridial seta (LA 26–30, PN 34–41, DN 45–49, TN 49–56) fusiform or clavate, barbed, with more slender head in TN. Exobothridial seta (LA 4, PN 5, DN 7, TN 11) acicular.

Gastronotic region (Fig. 5a–5d; 6a–6d; 7a–7f; 9d). Prodorsum and gastronotum well separated. Ecdysial cleavage line (line of dehiscence) not visible. LA with 11 pairs of setae (h_3 absent). Of them, c_3 , h_1 , h_2 (19–22) setiform, slightly barbed, others (11–15) setiform, thin, roughened. Setae c_2 , la , lp , h_1 , and h_2 with small, but distinct excentrosclerite at base. PN, DN, and TN with 15 pairs of setae. Of them, seta c_3 (PN 22–24, DN 30–34, TN 41–49) setiform, barbed,

others (PN 13–15, DN 15–17, TN 17–19) setiform, thin, roughened. In PN, setae c_2 , la , lp , h_1 – h_3 , and p_1 with distinct excentrosclerite at base (sometimes, excentrosclerite at base of h_1 not visible in PN). In DN and TN, setae c_1 , c_2 , la , lp , h_1 – h_3 , and p_1 with distinct excentrosclerite at base. Opisthonotal gland opening and all cupules distinct, ih and ips appearing in normal ontogenetic pattern.

Gnathosoma (Fig. 7g–7i). Subcapitulum size of LA 37–41 $\times$ 34–37, PN 45–49 $\times$ 41–45, DN 60–64 $\times$ 56–60, TN 67–75 $\times$ 60–67. Subcapitular setae a (LA, PN 7, DN, TN 11–13) and h (LA, PN 7, DN, TN 15) setiform, thin, roughened, m (LA, PN 4, DN, TN 7) setiform, thin, nearly smooth. Two pairs of adoral setae (LA 5, PN 7, DN 9, TN 11) setiform, thin, roughened. Chelicera length of LA 45–49, PN 52–56, DN 64–71, TN 71–79. Cheliceral setae (cha of LA 15, PN 17, DN 22–26, TN 26; chb of LA 9, PN 11,

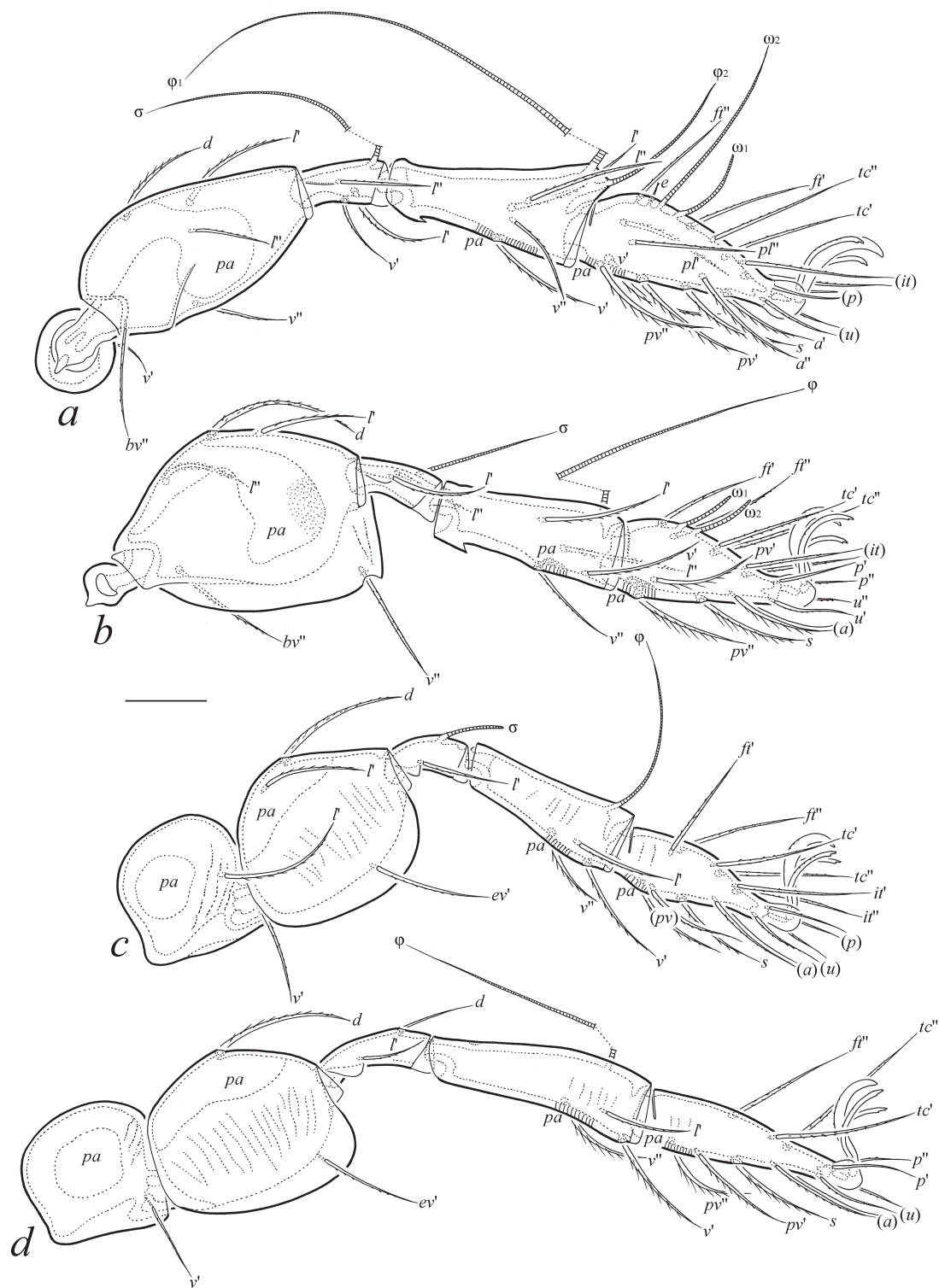


Fig. 4. *Schelorbates (Scheloribates) milleri* Jacot, 1936, adult: *a* – leg I, right, antiaxial view; *b* – leg II (trochanter omitted), left, paraxial view; *c* – leg III, left, antiaxial view; *d* – leg IV, left, antiaxial view. Scale bar 20 μ m

Рис. 4. *Schelorbates (Scheloribates) milleri* Jacot, 1936, взрослая стадия: *a* – правая нога I, антиаксиально; *b* – левая нога II (трохантер не нарисован), параксиально; *c* – левая нога III, антиаксиально; *d* – левая нога IV, антиаксиально. Масштаб 20 мкм

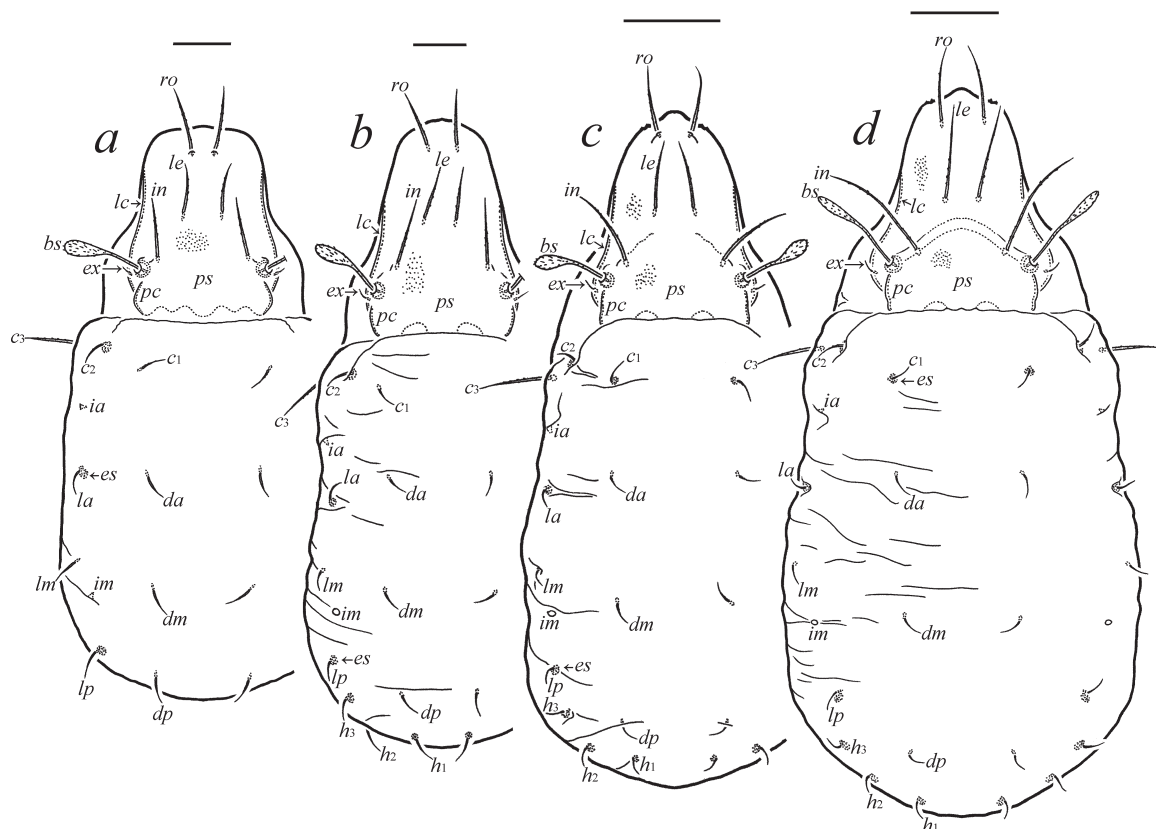


Fig. 5. *Schelorbates (Schelorbates) milleri* Jacot, 1936, juvenile instars, dorsal view (legs omitted): *a* – larva (part of right half omitted), *b* – protonymph (part of right half omitted), *c* – deutonymph (part of right half omitted), *d* – tritonymph. Scale bar, μm : *a*, *b* – 20; *c*, *d* – 50

Рис. 5. *Schelorbates (Schelorbates) milleri* Jacot, 1936, ювенильные стадии, дорсально (ноги не нарисованы): *a* – личинка (часть правой половины не нарисована), *b* – протонимфа (часть правой половины не нарисована), *c* – дейтонимфа (часть правой половины не нарисована), *d* – тритонимфа. Масштаб, мкм: *a*, *b* – 20; *c*, *d* – 50

DN 13–15, TN 15) setiform, barbed. Palp length of LA 26–30, PN 30–34, DN 41–45, TN 75–79. Palp setal formula in all instars 0–2–1–3–9(+ ω). Palp solenidion slightly swollen distally, connected with eupathidium in all instars. Tarsal seta *su* setiform in LA, eupathidial in PN, DN, and TN. Length of postpalpal seta of LA, PN 4, DN 6, TN 7.

Epimeral and lateral podosomal regions (Fig. 6*a–d*; 7*a, b*). Epimeral setal formula (for successive epimeres) of LA 3–1–2 (*lc* as typical scale covering Claparède's organ), PN 3–1–2–1, DN 3–1–2–2, and TN 3–1–3–2. Epimeral setae (LA 5–7, PN 7–11, DN 11–13, TN 13–15) setiform, thin, roughened.

Anogenital region (Fig. 6*a–d*; 7*a–f*). Ontogeny of genital (PN 9–11, DN 11–13, TN 13–15), aggenital (DN 11–13, TN 13–15), anal (TN 13–15), and adanal (DN, TN 13–15) setal formulas, LA to TN, 0–1–2–3, 0–0–1–1, 0–0–0–2, 0–0–3–3, respectively. All setae setiform, thin, roughened. Paraproctal development typical, with respective segment glabrous except in TN.

Adanal cupule distinct, appearing in normal ontogenetic pattern.

Legs (Fig. 8*a–c*; 9*d*). Claw of each leg strong, slightly barbed on dorsal side. Ventroparaxial porose area of femora I–IV well visible. Formulas of leg setation and solenidia of LA I (0–2–2–3–16) [1–1–1], II (0–2–2–2–13) [1–1–1], III (0–2–1–1–13) [1–1–0]; PN I (0–2–2–3–16) [1–1–2], II (0–2–2–2–13) [1–1–1], III (0–2–1–1–13) [1–1–0], IV (0–0–0–0–7) [0–0–0]; DN I (0–3–2–3–16) [1–2–2], II (0–3–2–2–13) [1–1–2], III (1–2–1–1–13) [1–1–0], IV (0–2–1–1–12) [0–1–0]; TN I (1–4–2–4–18) [1–2–2], II (1–4–2–3–15) [1–1–2], III (1–3–1–2–15) [1–1–0], IV (0–2–2–2–12) [0–1–0]. Homology of setae and solenidia indicated in Table 2.

GENERAL REMARKS

1. **Culturing.** Despite the active reproduction of *S. (S.) milleri* (new larvae were constantly being born),

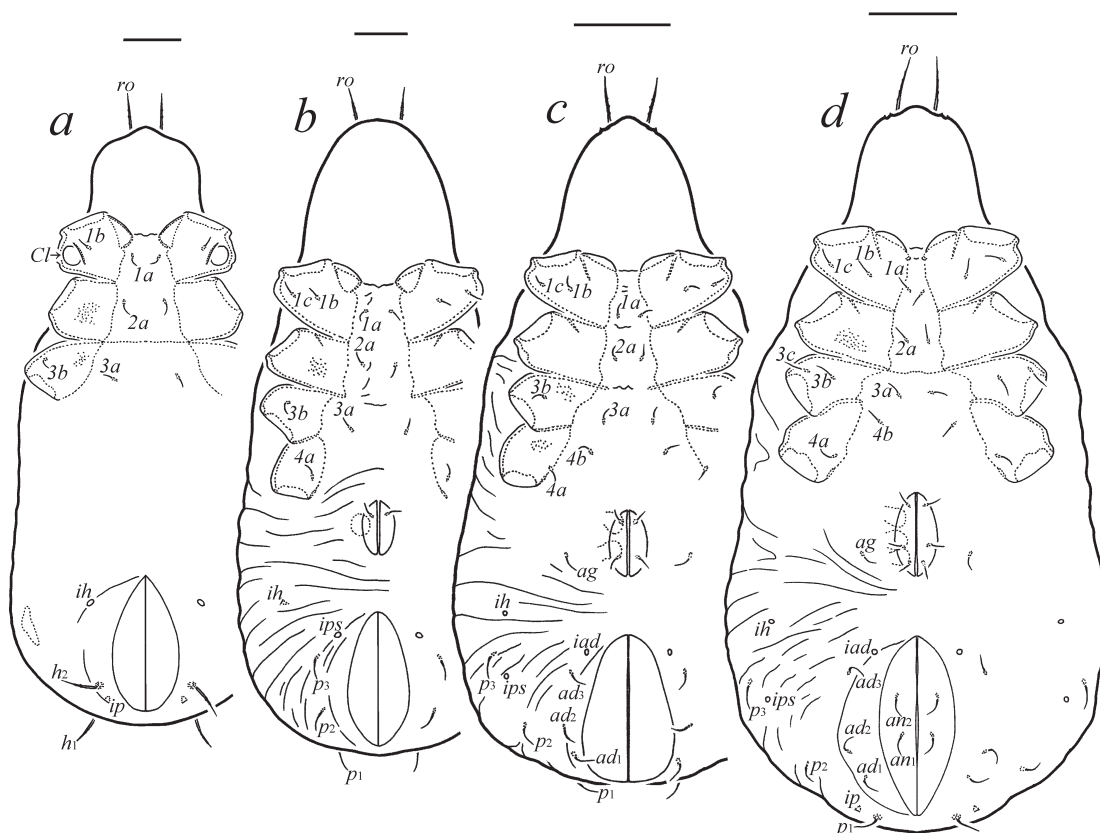


Fig. 6. *Schelorbates (Schelorbates) milleri* Jacot, 1936, juvenile instars, ventral view (gnathosoma and legs omitted): *a* – larva (part of left half omitted), *b* – protonymph (part of left half omitted), *c* – deutonymph (part of left half omitted), *d* – tritonymph. Scale bar, μm : *a*, *b* – 20; *c*, *d* – 50

Рис. 6. *Schelorbates (Schelorbates) milleri* Jacot, 1936, ювенильные стадии, вентрально (гнатосома и ноги не нарисованы): *a* – личинка (часть левой половины не нарисована), *b* – протонимфа (часть левой половины не нарисована), *c* – дейтонимфа (часть левой половины не нарисована), *d* – тритонимфа. Масштаб, мкм: *a*, *b* – 20; *c*, *d* – 50

we were unable to detect deposited eggs at any time. The immediate question is: does this species have extended internal development ('delayed parity', viviparity, 'uterine development'), i.e. does it deposit prelarvae or larvae, instead of eggs?

According to available data [15, 16, 17 etc.], the egg instar among *Schelorbates (Schelorbates)* lasts several days, so the eggs could be laid by adults of *S. (S.) milleri* either deep in food substrates or deep in cracks in the PPC, which is why they were not detected. However, there is a mention that *Schelorbates fijiensis* Hammer, 1971 depositing larvae [18].

The development of *S. (S.) milleri* (see Table 1) from larva to adult is characterized by very short overall duration (19–25 days, average ≈ 23 , at 24–25°C, feeding on *Pleurococcus* sp., *Alternaria* sp., and *Cladonia* sp.) and slightly different durations of the separate juvenile instars (LA ≈ 3.5 , PN ≈ 2.7 , DN ≈ 3.5 , TN ≈ 4.7) with subsequent pre-ecdysis resting periods (≈ 1.7 , ≈ 1.8 , ≈ 2.1 , ≈ 2.5 , respectively).

Schelorbates (Schelorbates) nudus and *S. (S.) parabilis* have an even shorter development [15], lasting distinctly less than 20 days (larva to adult at 23°C, feeding on any plant remains, lichens, fungi).

The development of *S. (S.) decarinatus* [19] from larva to adult was also characterized by short overall duration (≈ 23 days, feeding on leaves of *Chromolaena odorata*). However, the culturing was conducted at $\approx 31^\circ\text{C}$. As is known, temperature conditions have a significant impact on duration of the development among oribatid mites [11, 20, 21, 22].

Data on duration of the development of *S. (S.) laevigatus* and *S. (S.) latipes* are contradictory. For example, according to Subbotina [16], the development of *S. (S.) laevigatus* from larva to adult lasted 62 days (at 20–24°C, feeding on dry alder leaves and grass, raw potatoes). The relatively similar data are known from [23] (≈ 56 days at 25°C, feeding on tissues of either fresh or decayed moss) and Woodring and Cook [11] (≈ 54 days at 25°C, feeding on fungi and lichen). According to data from

Table 2. Development of leg setation of *Scheloribates (Scheloribates) milleri* Jacot, 1936**Таблица 2.** Хетом ног *Scheloribates (Scheloribates) milleri* Jacot, 1936 в ходе развития

Instar	Trochanter	Femur	Genu	Tibia	Tarsus
Leg I					
Larva	—	<i>d, bv''</i>	(<i>l</i>), σ	(<i>l</i>), v' , ϕ_1	(<i>ft</i>), (<i>tc</i>), (<i>p</i>), (<i>u</i>), (<i>a</i>), <i>s</i> , (<i>pv</i>), (<i>pl</i>), <i>e</i> , ω_1
Protonymph	—	—	—	—	ω_2
Deutonymph	—	<i>l'</i>	—	ϕ_2	—
Tritonymph	v'	<i>l''</i>	—	v''	(<i>it</i>)
Adult	—	v''	v'	—	v'
Leg II					
Larva	—	<i>d, bv''</i>	(<i>l</i>), σ	<i>l'</i> , v' , ϕ	(<i>ft</i>), (<i>tc</i>), (<i>p</i>), (<i>u</i>), (<i>a</i>), <i>s</i> , (<i>pv</i>), ω_1
Protonymph	—	—	—	—	—
Deutonymph	—	<i>l'</i>	—	—	ω_2
Tritonymph	v'	<i>l''</i>	—	<i>l''</i>	(<i>it</i>)
Adult	—	v''	—	v''	—
Leg III					
Larva	—	<i>d, ev'</i>	<i>l'</i> , σ	v' , ϕ	(<i>ft</i>), (<i>tc</i>), (<i>p</i>), (<i>u</i>), (<i>a</i>), <i>s</i> , (<i>pv</i>)
Protonymph	—	—	—	—	—
Deutonymph	v'	—	—	—	—
Tritonymph	—	<i>l'</i>	—	v''	(<i>it</i>)
Adult	<i>l'</i>	—	—	<i>l'</i>	—
Leg IV					
Protonymph	—	—	—	—	<i>ft''</i> , (<i>p</i>), (<i>u</i>), (<i>pv</i>)
Deutonymph	—	<i>d, ev'</i>	<i>d</i>	v' , ϕ	(<i>tc</i>), (<i>a</i>), <i>s</i>
Tritonymph	—	—	<i>l'</i>	v''	—
Adult	v'	—	—	<i>l'</i>	—

Notes. Roman letters refer to normal setae, Greek letters refer to solenidia, *e* = famulus. Single prime (') marks setae on the anterior and double prime (") setae on the posterior side of a given leg segment. Parentheses indicate addition of both members of a pseudosymmetrical pair. Setae and solenidia are listed for the instar in which they first appear and should be presumed present for the remainder of ontogeny.

Примечания. Римскими буквами обозначены щетинки, греческими — соленидии, *e* = фамулюс. Один штрих (') обозначает щетинки на внутренней стороне сегментов ног, а два штриха (") — на наружной стороне. Скобки обозначают пару щетинок. Щетинки и соленидии указаны для стадии, на которой они появляются впервые.

Soldatova [24, 25, 26], the development of *S. (S.) laevigatus* is longer: 97 days (including egg and prelarva, at ≈ 18 – 23°C , no data on feeding). According to data from the other authors, the development of *S. (S.) laevigatus* from larva to adult is clearly shorter, e.g.: ≈ 20 days (at ≈ 28 – 33°C , no data on feeding) [27], ≈ 20 days (at 30°C , feeding on the *Eudiplogaster phlagellicaudatus* nematode and potato) [22], and ≈ 24 days (at 25°C , feeding on the *E. phlagellicaudatus* nematode and potato) [22].

The development of *S. (S.) latipes* from larva to adult lasted 79 days (at 20 – 24°C , feeding on dry alder leaves and grass, raw potatoes). Relatively similar data are known from Soldatova [24, 25, 26] (84 days (including egg and prelarva) at ≈ 18 – 23°C , no data on feeding). However, according to Nannelli and Maresi [28], the

development of *S. (S.) latipes* from larva to adult lasted ≈ 29 days (at $\approx 23^\circ\text{C}$, feeding on mycelium and pycnidia of the chestnut blight fungus, *Cryphonectria parasitica*).

2. A d u l t. Specimens of *S. (S.) milleri* from Brazil are morphologically similar to those described by Jacot [1] from the eastern U.S.A., except for one difference: in the Brazilian population, rudiments of a translamellar line are represented by two short or medium-sized ridges developed medial to each lamella (versus ridges absent, according to Jacot [1]). It is possible that they are too small for Jacot to have noticed/illustrated. Specimens of *S. (S.) milleri* collected in Cuba and Mexico [4, 6] also have these small ridges. Because adults from the compared populations (U.S.A., Brazil, Cuba, and Mexico) are very similar in important rare morphological characters (e.g., the presence of a U-shaped notogastral

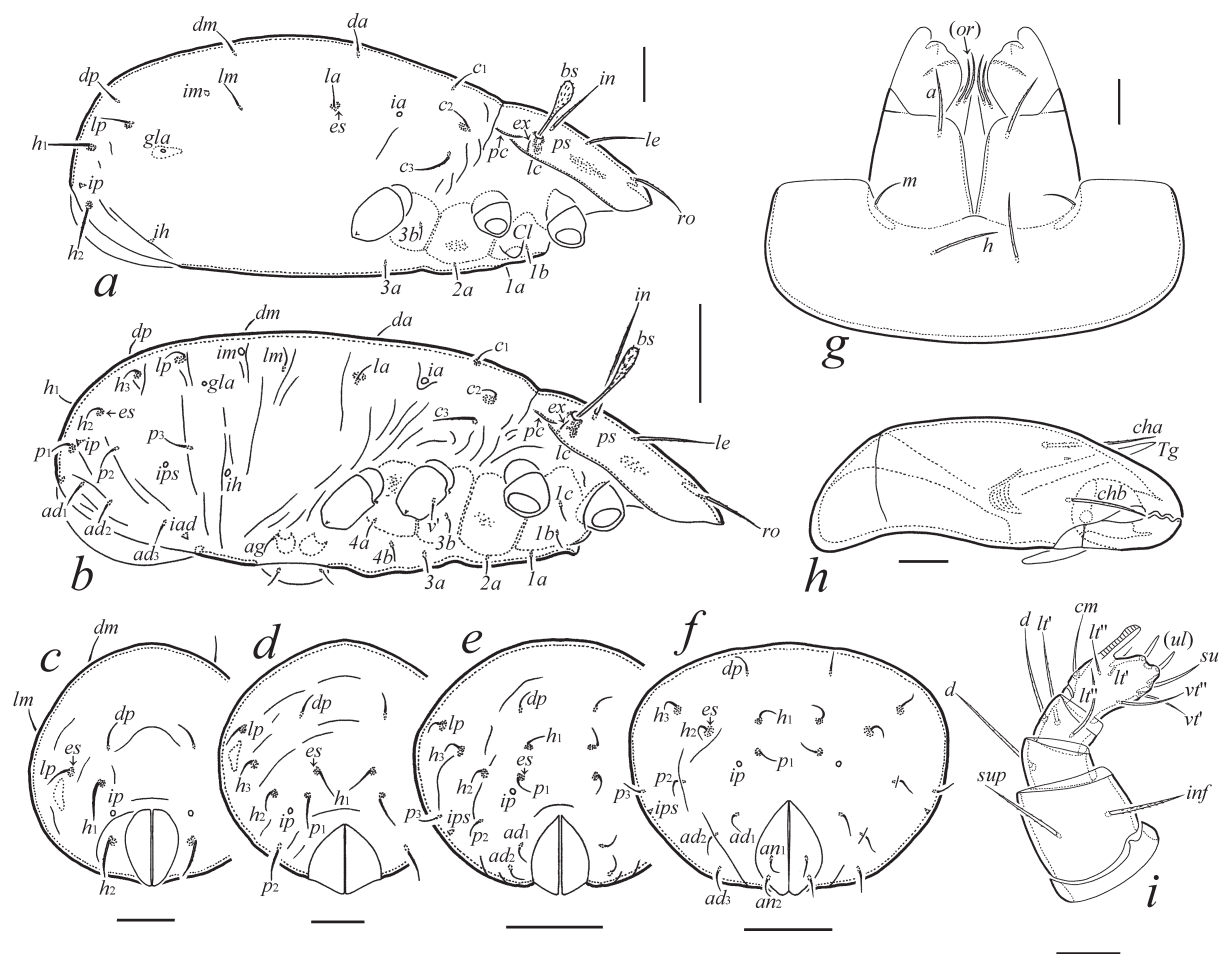


Fig. 7. *Schelorbates (Schelorbates) milleri* Jacot, 1936, juvenile instars: *a* – larva (gnathosoma and legs except trochanters omitted), right lateral view; *b* – deutonymph (gnathosoma and legs except trochanters omitted), right lateral view; *c* – larva, posterior view (part of right half omitted); *d* – protonymph, posterior view (part of right half omitted); *e* – deutonymph, posterior view (part of right half omitted); *f* – tritonymph, posterior view; *g* – larva, subcapitulum, ventral view; *h* – larva, chelicera, right, antiaxial view; *i* – larva, palp, right, antiaxial view. Scale bar, μm : *a*, *c*, *d* – 20; *b*, *e*, *f* – 50, *g*–*i* – 5

Рис. 7. *Schelorbates (Schelorbates) milleri* Jacot, 1936, ювенильные стадии: *a* – личинка (гнатосома и ноги за исключением трохантеров не нарисованы), латерально; *b* – дейтонимфа (гнатосома и ноги за исключением трохантеров не нарисованы), латерально; *c* – личинка, каудально (часть правой половины не нарисована); *d* – протонимфа, каудально (часть правой половины не нарисована); *e* – дейтонимфа, каудально (часть правой половины не нарисована); *f* – тритонимфа, каудально; *g* – субкапитулум личинки, вентрально; *h* – правая хелицера личинки, антиаксиально; *i* – правая пальпа личинки, антиаксиально. Масштаб, мкм: *a*, *c*, *d* – 20; *b*, *e*, *f* – 50, *g*–*i* – 5

furrow as well as distoventral tooth on femur II, proximoventral tooth on genua I and II and a retrotectum on tibiae I–IV, etc.), we believe that the presence or absence of these ridges represents intraspecific morphological variation in *S. (S.) milleri*.

Based on the present study and the original description [1], the following diagnosis for adults of *S. (S.) milleri* is proposed. Body length 345–456. Rostrum rounded. Two short or medium-sized ridges (rudiments of translamellar line) medial to each lamella present or absent. Prolamella complete. Keel-shaped ridge present. Rostral, lamellar, and interlamellar setae long, setiform, barbed,

relative length $in > le > ro$ or $in \approx le > ro$. Bothridial seta long, fusiform-clavate, sometimes with asymmetrically developed head, barbed, directed posterolaterad. Anterior notogastral margin convex medially. Pteromorph with anterior margin weakly oblique or perpendicular to longitudinal axis of body in dorsal aspect. Dorsal side of notogaster with U-shaped furrow. Notogastral setae p_1 – p_3 short, setiform, thin, smooth, others tiny, acicular. Epimeral setal formula 3–1–3–3. All epimeral setae short, setiform, thin, smooth. Circumpedial carina medium-sized. Anogenital setal formula 4–1–2–3. All anogenital setae short, setiform, thin, smooth. Leg tibiae

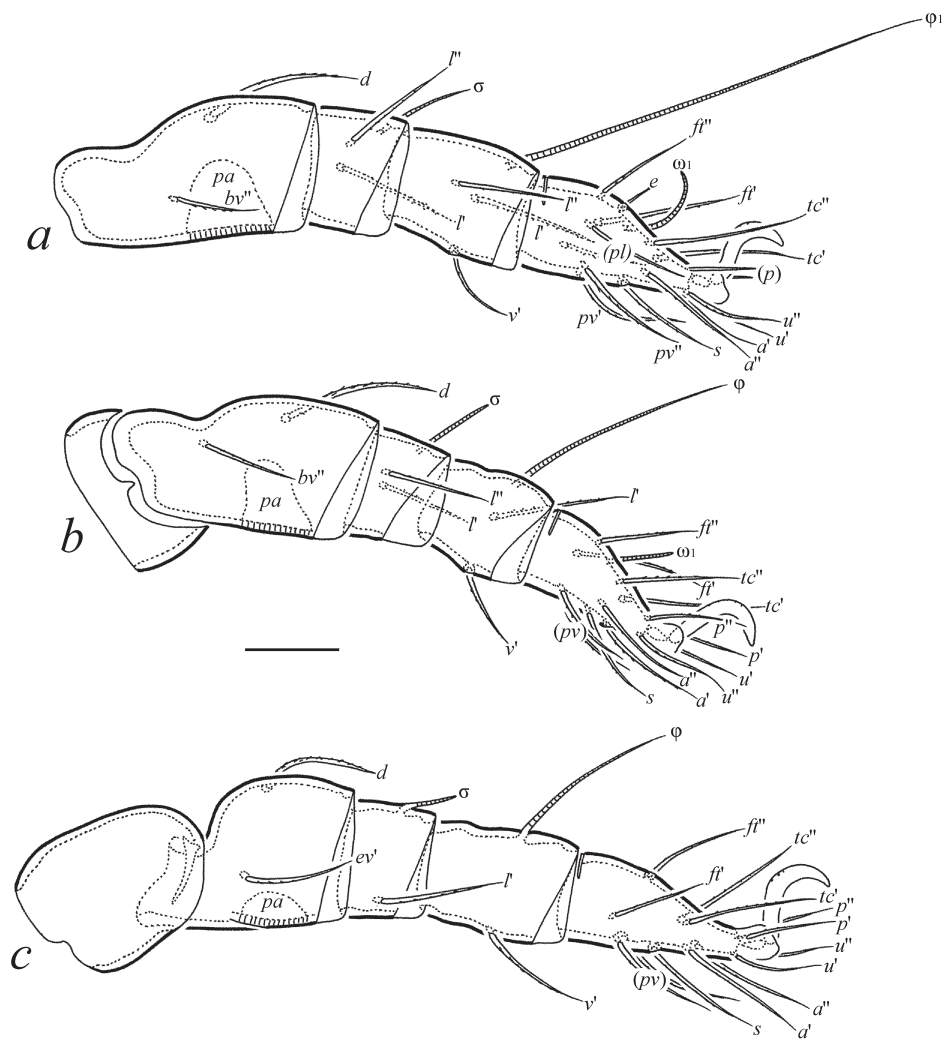


Fig. 8. *Schelorbates (Schelorbates) milleri* Jacot, 1936, larva: *a* – leg I (trochanter omitted), right, antiaxial view; *b* – leg II, right, antiaxial view; *c* – leg III, left, antiaxial view. Scale bar 10 μ m

Рис. 8. *Schelorbates (Schelorbates) milleri* Jacot, 1936, личинка: *a* – правая нога I (трохантер не нарисован), антиаксиально; *b* – правая нога II, антиаксиально; *c* – левая нога III, антиаксиально. Масштаб 10 мкм

I and II with tooth proximoventrally. Ventral keel of femur II with incision and tooth ventrodistally. Femora I, II and tibiae I–IV with retrotectum. Tarsus I with 19 setae (l'' absent).

3. Comparison of juvenile instars. The juveniles of the *S. (Schelorbates)* species for which data are available [8, 9] differ mainly in a few characters (mainly, body size, length and morphology of prodorsal and gastronomic setae, morphology of cuticle).

Schelorbates (Schelorbates) milleri is clearly differs from *S. (S.) arszonensis* [29] in many characters. In comparison with juvenile instars of *S. (S.) arszonensis*, the LA, PN, DN, and TN of *S. (S.) milleri* smaller, length of LA 210–240, PN 240–300, DN 300–375, TN 405–450 (versus LA 315–330, PN 390–420,

DN 465–510, TN 555–645). Gastronotum and anogenital region with sparse plications (versus with dense plications). Gastronomic region without two strong, long, longitudinal, dorsolateral plications. Also, *ro* longer than *le* in LA (versus *le* > *ro*), *ro* and *le* slightly differ in length in PN and DN (versus *le* distinctly longer than *ro*). Bothridial seta long, with head shorter than stalk in PN, DN, and TN. Seta c_3 medium-sized in PN, DN, and TN (versus comparatively long). Gastronomic seta c_1 with excentrosclerite at base in DN and TN. Seta h_3 absent in LA (versus alveolus of h_3 present). Subcapitular mentum without one pair of porose areas. Epimeral setal formula 3–1–3–2 in TN (versus 3–1–3–3). Aggenital setae present in DN (versus absent).

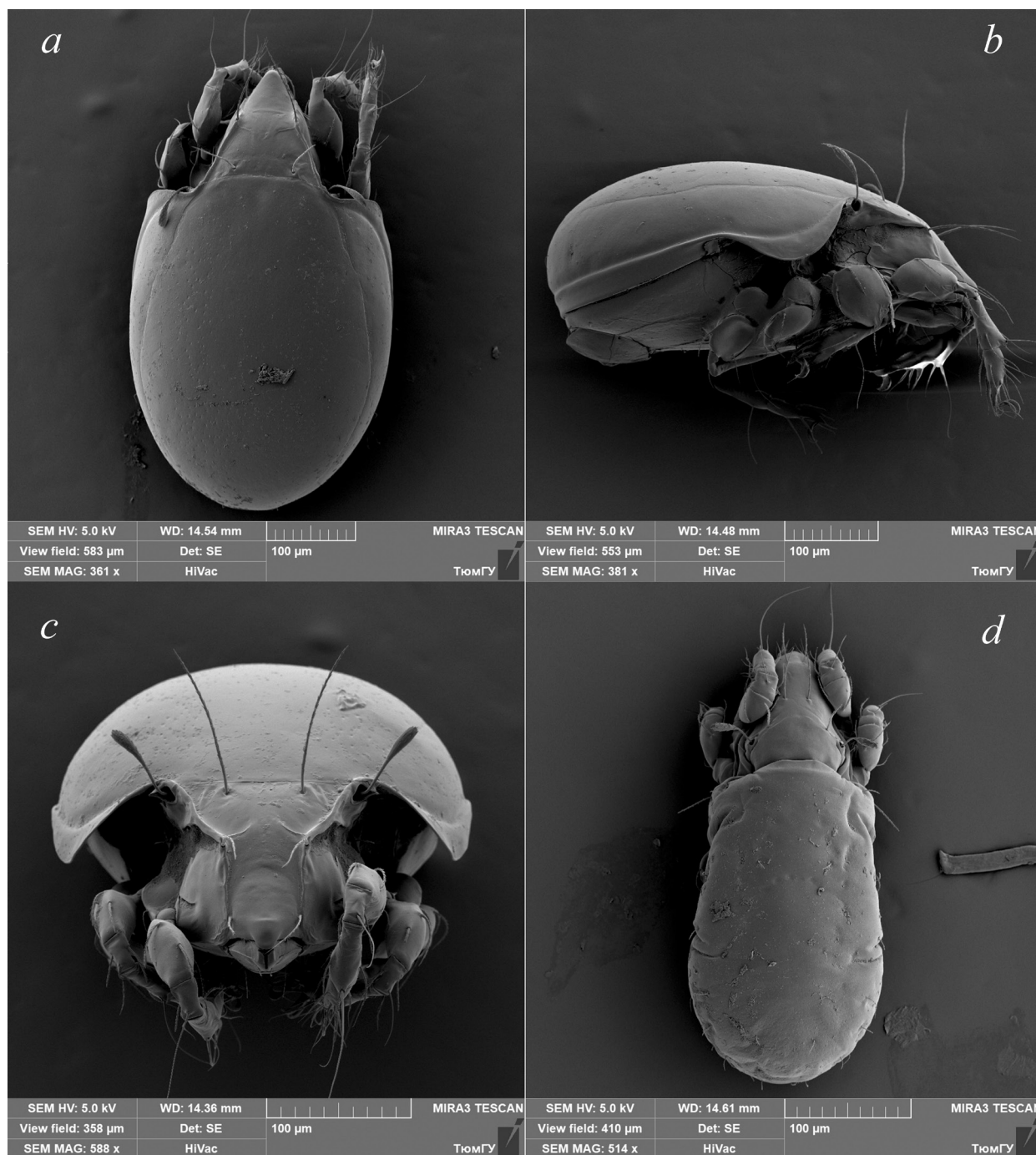


Fig. 9. *Schelorbates (Schelorbates) milleri* Jacot, 1936, SEM micrographs, adult (*a–c*) and deutonymph (*d*): *a, d* – dorsal view; *b* – right lateral view; *c* – anterior view

Рис. 9. *Schelorbates (Schelorbates) milleri* Jacot, 1936, SEM, взрослая стадия (*a–c*) и дейтонимфа (*d*): *a, d* – дорсально; *b* – латерально; *c* – фронтально

Descriptions of juvenile instars of *S. (S.) laevigatus* [16, 30] and *S. (S.) latipes* (Koch, 1844) [17, 30] are incomplete, therefore, the comparison is difficult. In comparison with juvenile instars of *S. (S.) laevigatus*, the LA, PN, DN, and TN of *S. (S.) milleri* smaller,

length of LA 210–240, PN 240–300, DN 300–375, TN 405–450 (versus LA 288–346, PN 414–432, DN 450, TN 612), and with gastronomic seta c_1 having excentrosclerite at base in DN and TN. In comparison with juvenile instars of *S. (S.) latipes*, the LA, PN,

DN, and TN of *S. (S.) milleri* with gastronotic setae (except c_3 , h_1 , h_2 in LA and c_3 in PN, DN, and TN) roughened (versus distinctly barbed). Also, gastronotic seta c_1 with excentrosclerite at base and adanal setae ad_1 and ad_2 roughened (versus distinctly barbed) in DN and TN.

In comparison with juvenile instars of *S. (S.) pal-lidulus* (Koch, 1841) [31], the LA, PN, DN, and TN

of *S. (S.) milleri* with gastronotic setae (except c_3 , h_1 , h_2 in LA and c_3 in PN, DN, and TN) roughened (versus smooth). Also, bothridial seta longer and with narrower head in LA. Gastronotic seta c_1 with excentrosclerite at base in DN and TN.

Descriptions of juvenile instars of *S. (S.) nudus* and *S. (S.) parabilis* [15] are brief, therefore, its comparison with those of *S. (S.) milleri* is impossible.

REFERENCES

1. Jacot A.P. New mossmites, Chiefly Midwestern // *American Midland Naturalist*. 1936. Vol. 17. P. 546–553. <https://doi.org/10.2307/2420500>
2. Marshall V.G., Reeves R.M., Norton R.A. Catalogue of the Oribatida (Acari) of Continental United States and Canada // *Memoirs of the Entomological Society of Canada*. 1987. Vol. 139. P. 1–418. <https://doi.org/10.4039/entm-119139fv>
3. Behan-Pelletier V.M., Lindo Z. *Oribatid Mites – Biodiversity, Taxonomy and Ecology* // Boca Raton–London–New York: CRC Press. 2023. 494 p. <https://doi.org/10.1201/9781003214649>
4. Ermilov S.G., Kontschán J. New species and records of Oripodoidea (Acari, Oribatida) from Mexico // *Systematic and Applied Acarology*. 2023. Vol. 28. P. 1109–1120. <https://doi.org/10.11158/saa.28.6.8>
5. Ermilov S.G., Yurtaev A.A. New faunistic and taxonomic data on oribatid mites (Acari: Oribatida) of Mexico // *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*. 2023. Vol. 69. P. 385–397. <https://doi.org/10.17109/AZH.69.4.385.2023>
6. Ermilov S.G. Faunistic and taxonomic data on oribatid mites (Acari, Oribatida) from Pinar del Río Province, Cuba // *Persian Journal of Acarology*. 2025. Vol. 14. P. 139–150. <https://doi.org/10.22073/pja.v14i1.86408>
7. Ermilov S.G., Smit H. Additions to the oribatid mite fauna of the Caribbean, with a description of a new species of *Epidamaeus* (Acari, Oribatida, Damaeidae) // *Acarologia*. 2017. Vol. 57. P. 791–804. <https://doi.org/10.24349/acarologia/20174194>
8. Norton R.A., Ermilov S.G. Catalogue and historical overview of juvenile instars of oribatid mites (Acari: Oribatida) // *Zootaxa*. 2014. Vol. 3833. P. 1–132. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3833.1.1>
9. Norton R.A., Ermilov S.G. Catalogue of juvenile instars of oribatid mites (Acari: Oribatida)—the next decade (2014–2023) // *Zootaxa*. 2024. Vol. 5419. P. 451–494. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.5419.4.1>
10. Pfingstl T., Schatz H. A survey of lifespans in Oribatida excluding Astigmata (Acari) // *Zoosymposia*. 2021. V. 20. P. 7–27. <https://doi.org/10.11646/zoosymposia.20.1.4>
11. Woodring J.P., Cook E.F. The internal anatomy, reproductive physiology, and molting process of *Ceratozetes cisalpinus* (Acarina, Oribatei) // *Annals of the Entomological Society of America*. 1962. Vol. 55. P. 164–181.
12. Travé J., Vachon M. François Grandjean. 1882–1975 (Notice biographique et bibliographique) // *Acarologia*. 1975. Vol. 17. P. 1–19.
13. Norton R.A. A review of F. Grandjean's system of leg chaetotaxy in the Oribatei (Acari) and its application to the family Damaeidae // In: Dindal D.L., editor. *Biology of oribatid mites*. Syracuse: SUNY College of Environmental Science and Forestry. 1977. P. 33–61.
14. Norton R.A., Behan-Pelletier V.M. *Oribatida* // *A Manual of Acarology* (TX). Lubbock: Texas Tech University Press. 2009. P. 430–564.
15. Woodring J.P. The biology of five new species of oribatids from Louisiana // *Acarologia*. 1965. Vol. 7. P. 564–576.
16. Subbotina I.A. On the biology of *Scheloribates laevigatus* (C.L. Koch, 1836) – an armored mite of the family Scheloribatidae // *Scientific Notes of the Gorky State Pedagogical Institute*. 1967. Vol. 66. P. 33–50. (In Russ.)
17. Subbotina I.A. In the biology of *Scheloribates latipes* (C.L. Koch, 1841) – an armored mite of the family Scheloribatidae // *Scientific Notes of the Gorky State Pedagogical Institute*. 1967. Vol. 66. P. 51–65. (In Russ.)
18. Norton R.A. Evolutionary aspects of oribatid mite life histories and consequences for the origin of the Astigmata // In: Houck M., editor. *Mites. Ecological and evolutionary analyses of life-history patterns*. New York: Chapman and Hall. 1994. P. 99–135.
19. Ramani N., Haq M.A. Biology of *Scheloribates decarinatus* Aoki, 1984 (Acari: Oribatei), an inhabitant of *Chromolaena odorata* // *Journal of Soil Biology and Ecology*. 1987. Vol. 7. P. 27–35.
20. Chistyakov M.P., Orlova N.V. To the biology of *Pergalumna nervosa* Berlese, 1915 (Acariformes, Oribatei) // *Fauna, Systematics, Biology and Ecology of Parasitic Worms and their Intermediate Host*. 1981. P. 95–98. (In Russ.)
21. Ermilov S.G., Lochynska M. The influence of temperature on the development time of three oribatid mite species (Acari, Oribatida) // *North-Western Journal of Zoology*. 2008. Vol. 4. P. 274–281.

22. Elmoghazy M.M.E., El-Kawas H.M.G., Salman M.S. Biological aspects of *Scheloribates laevigatus* (Acari: Oribatida) when fed on mixture of the free-living nematode, *Eudiplogaster phlagellicaudatus* and potato in the laboratory // *Acarines, The Journal of the Egyptian Society of Acarology*. 2012. Vol. 6. P. 21–24.
23. Cleat N.D. Growth in the laboratory of economically important oribatid mites. *Nature*. 1952. V. 169. P. 280–281.
24. Soldatova A.P. On the study of the biology of Oribatei mites – intermediate hosts of tapeworms of the family Anoplocephalidae // *Reports of the USSR Academy of Sciences*. 1945. V. 46. P. 379–380. (In Russ.)
25. Soldatova A.P. On the biology of Oribatei mites – intermediate hosts of anoplocephalid cestodes parasitizing sheep, cattle and horses // *Anniversary Collection of Papers on the 40th anniversary of the scientific activity of K.I. Skryabin and the 25th anniversary of the All-Union Institute of Helminthology*. 1948. P. 209–213. (In Russ.)
26. Soldatova A.P. Bio-ecology of oribatid mites and their importance in the epizootology of anoplocephalosis in farm animals // *Proceedings of the Helminthological Laboratory*. 1950. Vol. 3. P. 285–289. (In Russ.)
27. Narsapur V.S. Studies on the biology of *Scheloribates laevigatus* (Acari: Oribatei) in India // *Indian Journal of Acarology*. 1983. Vol. 8. P. 44–48.
28. Nannelli R., Maresi G. Biologia ed etologia di *Scheloribates latipes* (Koch) (Acari, Oribatei) allevato in laboratorio su isolati di *Cryphonectria parasitica* (Murr.) Barr., agente del cancro corticale del castagno // *Redia*. 1991. Vol. 74. P. 563–574.
29. Ermilov S.G., Rybalov L.B. Ontogenetic instars of the oribatid mite *Scheloribates arszonensis* n. sp. (Acari, Oribatida, Scheloribatidae) from Ethiopia // *Acarologia*. 2023. V. 63. P. 122–135. <https://doi.org/10.24349/o0ta-ustm>
30. Seniczak S., 1980. The morphology of juvenile stages of moss mites of the family Scheloribatidae (Acari, Oribatei) I // *Acta Zoologica Cracoviensia*. Vol. 24. P. 487–500.
31. Seniczak S., Seniczak A., Chachaj B. Morphology of juvenile stages of three species of Scheloribatidae (Acari: Oribatida) // *Annales Zoologici*. 2013. Vol. 63. P. 29–43. <https://doi.org/10.3161/000345413X666084>

Сведения об авторах

Сергей Геннадьевич Ермилов – канд. биол. наук, вед. науч. сотр., Тюменский государственный университет, Тюмень, Российская Федерация
E-mail: ermilovacari@yandex.ru
<https://orcid.org/0000-0002-0913-131X>

Ханин Мзик – аспирант, Тюменский государственный университет, Тюмень, Российская Федерация
E-mail: haneenmzeek1997@gmail.com
<https://orcid.org/0009-0006-8626-5270>

About the authors

Sergey Gennadievich Ermilov – Cand. of Sci. in Biology, Leading Researcher, University of Tyumen, Tyumen, Russian Federation
E-mail: ermilovacari@yandex.ru
<https://orcid.org/0000-0002-0913-131X>

Haneen Mzeek – graduate student, University of Tyumen, Tyumen, Russian Federation
E-mail: haneenmzeek1997@gmail.com
<https://orcid.org/0009-0006-8626-5270>

Поступила в редакцию 16.01.26
После доработки 29.01.26
Принята к публикации 30.01.26

Received January 16, 2026
Revised January 29, 2026
Accepted January 30, 2026

Новый вид щетинохвосток рода *Ditrioniophthalmus* (Microcoryphia, Machilidae) из Западного Алтая

В.Г. Каплин*

Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений,
Санкт-Петербург, г. Пушкин, Российская Федерация

*e-mail: ctenolepisma@mail.ru

Аннотация. Описан новый вид *Ditrioniophthalmus ridderi* sp. n. из Западного Алтая. Вид наиболее близок к *D. ongudaensis* Kaplin, 2023 и *D. charyshensis* Kaplin, 2024, известных из соседних районов Алтая. Эти три вида имеют сходное строение губных щупиков, поперечно-булавовидные парные глазки и практически одинаковое отношение расстояний между этими глазками к общей ширине глаз. Их основные различия заключаются в относительной длине церок, в цвете глаз и парных глазков, отношении расстояния между наружными боковыми краями парных глазков к общей ширине глаз и длины брюшных грифельков к длине кокситов, а также в строении яйцеклада, в частности в количестве и распределении копательных шипов на его дистальных члениках.

Ключевые слова: Палеарктика, фауна, реликтовые виды, таксономия, морфология, распространение

Финансирование. Исследования проведены в рамках государственного задания по теме 126011615708-2 лаборатории фитосанитарной диагностики и прогнозов Всероссийского НИИ защиты растений “Фитосанитарный мониторинг, прогноз и районирование агроландшафтов и агроэкосистем на основе эколого-географического и филогенетического анализа, визуализации и интегративной систематики вредных и полезных организмов (FGEU-2025–0001)”.

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 *Ditrioniophthalmus* (Microcoryphia, Machilidae) из Западного Алтая // Зоологический журнал / Russian Journal of Zoology. 2026. Т. 105. № 3. С. 49–59. <https://doi.org/10.7868/S3034545626030040>

A New Species of Bristletails of the Genus *Ditrioniophthalmus* (Microcoryphia, Machilidae) from the Western Altai

V.G. Kaplin*

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

*e-mail: ctenolepisma@mail.ru

Abstract. The new species *Ditrioniophthalmus ridderi* sp. n. from Western Altai is most closely related to *D. ongudaensis* Kaplin, 2023 and *D. charyshensis* Kaplin, 2024 from adjacent regions of Altai in the structure of the labial palps, transversely club-shaped paired ocelli, and the ratio of the distance between them to the total eyes width. Their main differences include the relative length of the cerci, the color of the eyes and paired ocelli, the ratio of the distance between the outer lateral margins of the paired ocelli to the total eyes width, the length of the ventral styli to the length of the coxites, the structure of the female ovipositor, and the number and distribution of digging spines on the distal segments of the ovipositor.

Keywords: Palaearctic, fauna, relict species, taxonomy, morphology, distribution

Funding. This work was supported by the All-Russian Institute of Plant Protection according to research project No. FGEU-2025-0001.

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 *Ditrioniophthalmus* (Microcoryphia, Machilidae) from the Western Altai. *Zoologicheskii zhurnal / Russian Journal of Zoology*. 2026. Vol. 105, no. 3. pp. 49–59. (In Russ.) <https://doi.org/10.7868/S3034545626030040>

Петрофильный, реликтовый род первичнобескрылых насекомых *Ditrioniophthalmus* Kaplin, 1979 отряда Microcoryphia (=Archaeognatha) в настоящее время включает 9 описанных видов. Восемь из них встречаются в разных районах Алтая: *D. relictus* Kaplin, 2000 и *D. altaicus* Kaplin, 2000 (Республика Алтай, Улаганский р-н); *D. longisetosus* Kaplin, 2002 (Алтайский край, Красногорский р-н); *D. verae* Kaplin, 2002 (Республика Алтай, Усть-Канский р-н); *D. gurkanii* Kaplin, 2004 (Республика Алтай, Усть-Коксинский р-н); *D. katunensis* Kaplin, 2004 (Республика Алтай, Чойский р-н); *D. ongudaensis* Kaplin, 2023 (Республика Алтай, Онгудайский р-н) и *D. charyshensis* Kaplin, 2024 (Алтайский край, Чарышский р-н), хотя типовой вид рода, *D. oreophilus* Kaplin, 1979, был описан из Приморского края (Шкотовский р-н, Сихотэ-Алинь, Ливадийский хребет) (Каплин, 1979, 2000, 2002, 2004, 2023, 2024). Настоящая работа посвящена описанию еще одного вида рода, *D. ridderi* sp. n., из восточного Казахстана (Восточно-Казахстанская область,

Рудный Алтай). При этом виды рода пока не были обнаружены ни на юге Республики Алтай в Кош-Агачском р-не, ни в соседних регионах Монголии, Тывы, Хакасии и Кемеровской обл. В популяции *D. oreophilus* в Сихотэ-Алине были собраны только самки, и вид, по-видимому, является партеногенетическим. Напротив, во всех обследованных популяциях рода в Горном Алтае самцы и самки представлены примерно в равном количестве. Все описанные виды рода отличаются сходным строением: кокситы I и VII сегментов брюшка самца и самки с 1 + 1, II–VI – с 2 + 2 выпячивающимися мешочками; I–IX сегменты брюшка с парой одночлениковых грифельков с игловидными опорными щетинками; головная капсула, усики, шупики, грудные стерниты, ноги и грифельки без чешуек. Данный род был выделен в отдельное подсемейство *Ditrioniophthalminae* Kaplin, 2000 (Microcoryphia=Archaeognatha, Machilidae) на том основании, что у всех современных представителей отряда, за исключением рода *Ditrioniophthalmus*,

брюшных грифельков 8 пар, и они расположены на II–IX сегментах, а на первом сегменте брюшка грифельки отсутствуют. Кроме видов рода *Ditrigoniophthalmus*, наличие грифельков на всех девяти сегментах брюшка характерно лишь для ископаемых представителей отряда Microcoryphia из пермского (верхний палеозой) и триасового (нижний мезозой) периодов (Шаров, 1957; Sturm, Bach de Roca, 1993; Rasnitsyn, 2000). У всех описанных видов рода *Ditrigoniophthalmus* грифельки развиты на тазах средних и задних ног. Сложные глаза видов рода *Ditrigoniophthalmus* сравнительно крупные, соприкасающиеся, темные, реже почти черные, темные с голубоватым, голубовато-серым оттенком или голубоватые. Отношение длины линии контакта глаз к длине глаза около 0.3–0.5. Простые парные глазки расположены перед глазами, поперечные, заметно сближенные, чаще коричневые или темно-коричневые с белым ободком, расширенные на лбу между глазами и суженные к периферии, обычно треугольные, заметно закругленные по бокам. У отдельных видов (*D. ongudaensis*, *D. charyshensis* и *D. ridderi* sp. n.) они поперечно-булавовидные с расширенными в значительной степени внутренними краями, заметно суженные к периферическим краям, с отчетливо выраженной перетяжкой между расширенной внутренней и более узкой наружной частями. Отношение ширины к длине парного глазка 1.8–2.8. Отношения расстояний между внутренними и наружными краями парных глазков к общей ширине глаз составляют соответственно 0.08–0.15 и 0.70–0.96. Яйцеклад сравнительно длинный, утолщенный или суженный. Дистальные членики передних гонапофизов яйцеклада с пятью–семью, задних – с семью–двадцатью копательными шипами. Пенис у самцов сравнительно крупный, параметр – две пары на VIII и IX сегментах брюшка, они членистые и небольшие.

При обработке материалов, собранных на западе Алтая, выявлен новый вид щетинохвосток рода *Ditrigoniophthalmus*. После измерения и описания под микроскопом МБС-10 в чашке Петри в этаноле 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 Ditrigoniophthalminae Kaplin, 2000

Род *Ditrigoniophthalmus* Kaplin, 1979

Type species: *Ditrigoniophthalmus oreophilus* Kaplin, 1979.

Этимология. Новый вид назван именем горного инженера XVIII века Филиппа Риддера, в честь которого назван г. Риддер, где обнаружен этот вид.

Ditrigoniophthalmus ridderi Kaplin sp. n.

(рис. 1–3)

Материал. Голотип, самец (в препаратах); паратипы, 2 ♀♀ (1 ♀ в препаратах), 3 subad. и 1 juv. Казахстан: Восточно-Казахстанская обл., Рудный Алтай, окрестности г. Риддер, 50°20' с.ш. 83°30' в.д., 800 м над ур. м., Ивановский хр., ущелье р. Громотуха, правый берег, темнохвойно-смешанный лес, нижняя часть склона, каменистая осыпь, под камнями, вокруг осина, береза, кустарнички, разнотравье, 10.09.2025 (В.Г. Каплин).

Описание. Длина тела (без учета каудального филамента, церок и усиков) самца 11.0, самки 10.5–12.0, ширина соответственно 2.6 и 2.7–2.8 мм. Общая окраска тела беловатая, большая часть тела без пигмента. Голова, усики, нижнечелюстные и нижнегубные щупики, верхние и нижние челюсти, лапки и голени ног со слабым коричневым пигментом. Наиболее интенсивно пигментированы участки головы вокруг оснований усиков и выступающая часть лба между парными глазками.

Чешуйки покрывают большую часть тела, но отсутствуют на головной капсуле, усиках и щупиках, грудных стернитах, ногах и грифельках. Чешуйки на грудных и брюшных тергитах, брюшных стернитах и кокситов, каудальном филamente и церках буровато-коричневые.

Усики самки и самца в 1.1–1.2 раза длиннее тела. Цепочки дистальной части жгутика 13–19-члениковые. Все членики жгутика усиков с ровными (не скошенными) передними краями, с одним горизонтальным рядом щетинок. Длина базального членика усика самца в 2.3–2.4, самки в 1.5–1.6 раза больше его ширины. У самца и самки он без специализированных коротких пигментированных щетинок, равномерно покрыт обычными щетинками средней длины. Наличник у обоих полов с множеством бесцветных средней длины и укороченных щетинок. Длина церок самца около 3.8, самки 4.0–4.3 мм. Отношение их длины к длине тела у самца 0.35, самки 0.36–0.38.

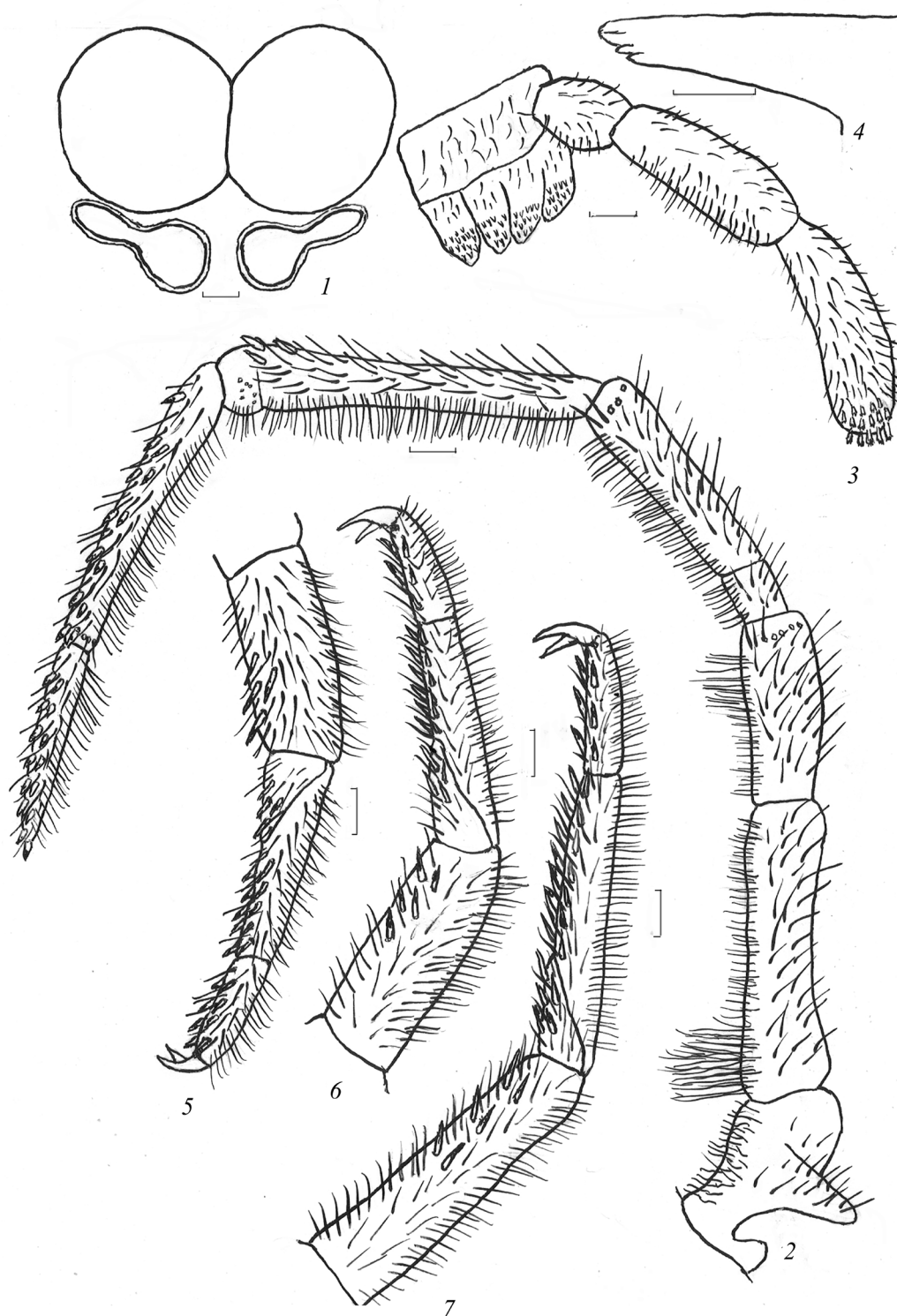


Рис. 1. *Ditrighoniophthalmus ridderi* sp. n., детали строения самца (голотип): 1 – сложные глаза и парные глазки; 2 – нижнечелюстной шупик; 3 – нижнегубной шупик и часть нижней губы; 4 – дистальная часть верхней челюсти; 5 – лапка, голень и бедро передней ноги; 6 – то же, средней ноги; 7 – то же, задней ноги. Масштаб 0.1 мм

Fig. 1. *Ditrighoniophthalmus ridderi* sp. n., details of the male structure (holotype): 1 – compound eyes and paired ocelli; 2 – maxillary palp; 3 – labial palp and part of the lower lip; 4 – distal part of mandible; 5 – tarsus, tibia and femur of fore leg; 6 – the same of middle leg; 7 – the same of hind leg. Scale bar 0.1 mm

Вершины церок с двумя крупными боковым и вершинным опорными шипами. Церки 20–22-члениковые, с двумя–четырьмя рядами чешуек на каждом из члеников. Внутренняя сторона члеников с двумя, реже с одной или тремя утолщенными, бесцветными опорными щетинками.

Глаза однотонно окрашенные, соприкасающиеся, окраска фасеток в спирте темная, почти черная; окраска у межфасеточных пространств – зеленоватая. Общая ширина глаз у самца 1.01–1.02, длина – 0.57 мм, у самки соответственно 1.04–1.05 и 0.57–0.58 мм. Отношение длины одного глаза к его ширине у самца около 1.13, у самки 1.11. Длина линии контакта глаз составляет у самца около 0.40, у самки 0.42 их длины. Парные глазки темно-коричневые с белым ободком, поперечно-булавовидные с расширенными и закругленными внутренними и суженными наружными краями; расположены субмедиально по отношению к глазам. Общая ширина глазка у самца 0.44, у самки 0.45, длина во внутренней расширенной части соответственно 0.19 и 0.20, наружной суженной – около 0.05 и 0.06 мм. Длина глазков в 2.2–2.3 раза меньше ширины. Расстояние между внутренними и наружными краями глазков у самки соответственно 0.12 и 0.81, у самца – 0.14 и 0.86 общей ширины глаз (рис. 1, 1).

Нижнечелюстные щупики 8-члениковые. Их четвертый и пятый членики соединены неподвижно. Пятый членик в 4.0–4.2 раза короче четвертого.

Вершина апикального членика челюстного щупика самца и самки конусовидная. Его длина у самца около 0.67, у самки – 0.62 длины преапикального членика. Дорсальная поверхность восьмого членика нижнечелюстных щупиков самца с 13–14, седьмого – 12–13, шестого – с двумя–тремя бесцветными зубьевидными щетинками с затемненными вершинами; у самки они соответственно с 14–15, 16–18 и четырьмя аналогичными щетинками. Первый–восьмой членики нижнечелюстных щупиков самца с множеством щетинок на их вентральной поверхности: наиболее длинных и густых в виде пучка вблизи основания второго членика, более коротких на первом членике и на остальной поверхности второго членика, а также в базальной части третьего членика; более длинных и утолщенных на вентральной поверхности четвертого–восьмого и в дистальной части третьего члеников (рис. 1, 2). У самок аналогичных щетинок на нижнечелюстных щупиках нет.

Последний членик нижнегубных щупиков самца и самки вытянуто-овальный, пальцевидный, слегка изогнутый внутрь. Его длина у самца в 3.1–3.2, у самки в 2.8–3.1 раза больше ширины. Вершина имеет 15 апикальных сенсорных конусов у самца и 16 – у самки (рис. 1, 3). Вершины верхних челюстей самца с тремя зубцами (рис. 1, 4), у самки они 2-зубчатые.

Передние бедра самца без сенсорных полей. Передние бедра самки и средние голени у обоих

Таблица 1. Отношение длины к ширине сегментов ног у самца и самки *Ditrigniphthalmus ridderi* sp. n.

Table 1. Ratio of the length to width of the leg segments in male and female of *Ditrigniphthalmus ridderi* sp. n.

Сегмент Segment	Нога самца / Leg of male			Нога самки / Leg of female		
	передняя / fore	средняя / middle	задняя / hind	передняя / fore	средняя / middle	задняя / hind
Лапка / Tarsus	5.39	5.30	7.62	5.90	5.67	7.64
Голень / Tibia	3.02	2.65	3.73	2.94	2.55	3.40
Бедро / Femur	2.48	2.76	2.90	2.53	2.79	2.93
Тазик / Coxa	2.31	2.33	2.48	2.37	2.41	2.56

Таблица 2. Количество игловидных щетинок на вентральной стороне сегментов ноги *Ditrigniphthalmus ridderi* sp. n.

Table 2. Number of needle-like bristles on the ventral side of the leg segments in *Ditrigniphthalmus ridderi* sp. n.

Ноги Legs	Пол Sex	Бедро Femur	Голень Tibia	Членики лапки / Articles of tarsus		
				1	2	3
Передние / Fore	Самец / Male	0	3–4	3–4	10–12	6–8
	Самка / Female	0	3–4	3	9–10	5–6
Средние / Middle	Самец / Male	0	4–5	4	12	4–5
	Самка / Female	0	3	3–4	9–10	6
Задние / Hind	Самец / Male	1	6	5	12–14	6
	Самка / Female	0–1	6	4	7–8	4

Таблица 3. Соотношения длин брюшных стернитов, кокситов, грифельков и их апикальных игл *Ditrigoniophthalmus ridderi* sp. n.

Table 3. Ratios of lengths of urosternites, urocoxites, styli and their apical spines in *Ditrigoniophthalmus ridderi* sp. n.

Сегмент брюшка Urite	Уростернит / урококсит Urosternite / urocoxite		Грифелек (без опорных игл) / коксит Stylus (without apical spine) / urocoxite		Апикальная игла / грифель Apical spine / stylus	
	Самец Male	Самка Female	Самец Male	Самка Female	Самец Male	Самка Female
I	0.17	0.17	0.53	0.62	0.25	0.31
II	0.38	0.36	0.66	0.62	0.34	0.32
III	0.48	0.43	0.58	0.61	0.40	0.35
IV	0.49	0.42	0.56	0.60	0.47	0.40
V	0.50	0.40	0.54	0.52	0.48	0.41
VI	0.49	0.38	0.67	0.56	0.39	0.39
VII	0.36	0.39	0.67	0.67	0.43	0.38
VIII	0.25	—	0.74	0.78	0.43	0.32
IX	—	—	0.73	0.68	0.33	0.25

полов немного расширенные (табл. 1). Передние лапки самца и самки длиннее их передних голеней в 1.5, а их средние и задние лапки длиннее голеней в 1.4 раза (рис. 1, 5–7). У самца и самки лапки, голени и бедра с бесцветными игловидными щетинками с затемненными вершинами. Их распределение показано в табл. 2. Коксы средних и задних ног с грифельками, их длина у самца около 0.7, у самки — 0.6 мм. Отношение длины грифельков к ширине тазиков средних ног самца и самки около 1.0, задних — 1.1. Отношение длины апикального членика задней лапки к ее общей длине у самца 0.32, самки 0.33.

Кокситы I–IX сегментов брюшка с одной парой грифельков. Вершинный угол стернитов брюшка тупой, у самца и самки 124° – 142° , II–VI брюшные кокситы самца и самки с 2 + 2; I и VII кокситы с 1 + 1 выпячивающимися мешочками (рис. 2, 1–2). Тергит X сегмента брюшка с выраженной выемкой в его дистальной части (рис. 2, 3). Соотношения длин грифельков, стернитов и кокситов брюшка приведены в табл. 3. Тергиты груди и брюшка и кокситы брюшка без макрохет.

Генитальный аппарат самца с двумя парами парамер на VIII и IX сегментах брюшка. Передние парамеры VIII сегмента брюшка более крупные, отчетливо 1+3-члениковые. Парамеры IX уменьшенные, 1+4-члениковые, со сравнительно редкими удлиненными простыми щетинками и неотчетливо выраженными члениками, их длина в 4.3 раза больше ширины (рис 2, 1). Пенис сравнительно крупный, его терминальный членик в 1.4 раза короче базального членика. Отношение длины

терминального членика к его ширине около 1.26. Он не доходит до вершин кокситов IX сегмента брюшка на 1.2 длины терминального членика.

Яйцеклад самки заметно утолщенный, членистый, длиной 3.4–3.9 мм, немного выступает за вершины грифельков IX сегмента брюшка. Отношение длины грифелька (без учета его вершинной иглы) к длине коксита IX у самки около 0.68 (рис. 3, 1). Передние гонапофизы яйцеклада 61–63-, задние 59–61-члениковые. Около 60 дистальных члеников передних гонапофизов и 32 членика задних гонапофизов (53%) с щетинками, остальные их базальные членики голые. Первый дистальный членик передних гонапофизов с одним, второй с двумя небольшими копательными шипами. Первый дистальный членик задних гонапофизов с двумя, второй и третий их членики с одним копательными шипами (рис. 3, 2–3). Длина апикальных бесцветных игл на передних гонапофизах яйцеклада равна длине двух с половиной, задних гонапофизов — длине трех их вершинных члеников, взятых вместе.

Дифференциальный диагноз. Среди описанных видов рода *Ditrigoniophthalmus* новый вид *D. ridderi* sp. n. наиболее сходен с *D. ongudaensis* и *D. charyshensis* прежде всего по поперечно-булавовидной форме парных глазков. Практически одинаковые у них и отношения расстояний между внутренними краями парных глазков к общей ширине глаз, составляющие соответственно 0.12–0.14, а также строение нижнегубных щупиков. Их основные различия указаны в табл. 4.

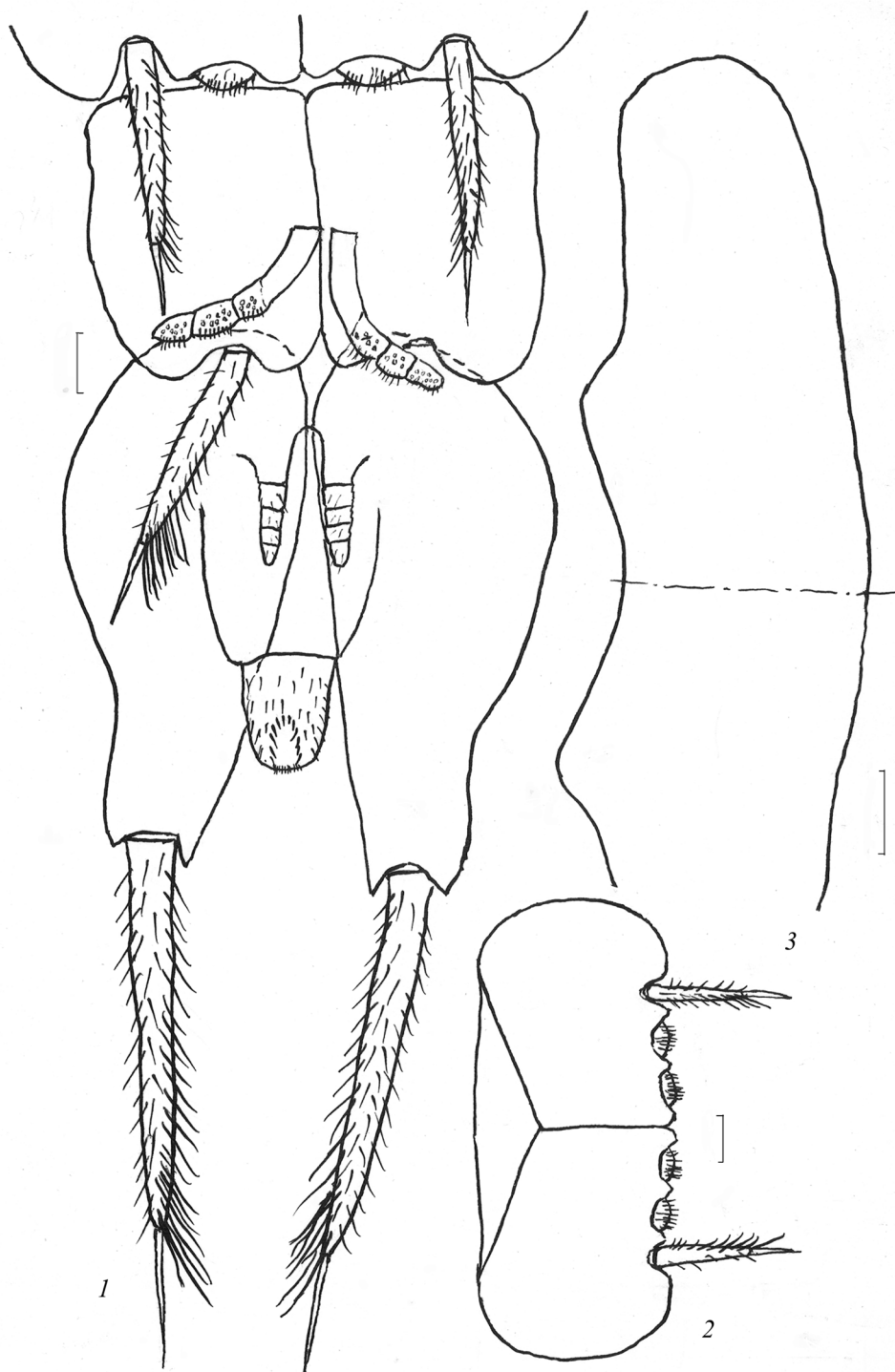


Рис. 2. *Ditrigoniophthalmus ridderi* sp. n., детали строения самца (голотип): 1 – кокситы VII (нижняя часть), VIII и IX сегментов брюшка с грифельками и половой аппарат самца (пенис и парамеры VIII и IX); 2 – стернит и кокситы VI сегмента брюшка с грифельками и выпячивающимися мешочками; 3 – тергит X сегмента брюшка. Масштаб 0.1 мм

Fig. 2. *Ditrigoniophthalmus ridderi* sp. n., details of the male structure (holotype): 1 – urocoxites VII (the lower part), VIII and IX with styli and reproductive system (penis and parameres VIII and IX); 2 – urosternite and urocoxites VI with styli and eversible vesicles; 3 – urotergite X. Scale bar 0.1 mm

Таблица 4. Основные морфологические различия между *Ditrioniophthalmus ridderi* sp. n. и близких видов рода (Каплин, 2023, 2024)

Table 4. Main morphological differences between *Ditrioniophthalmus ridderi* sp. n. and related species of the genus (Каплин, 2023, 2024)

Морфологический признак Morphological feature			<i>D. ongudaensis</i>	<i>D. charyshensis</i>	<i>D. ridderi</i> sp. n.
Отношение длины церок к длине тела Ratio of lengths of cerci and body			0.31–0.34	0.32–0.36	0.36–0.38
Цвет глаз Coloring of compound eyes			Темные с голубовато-серым оттенком Dark with a bluish-gray tint	Темные, голубовато-серые между фасетками Dark, bluish-gray between the facets	Темные, почти черные, межфасеточные пространства зеленоватые Dark, almost black, interfaced spaces are greenish
Цвет парных глазков Coloring of paired ocelli			Коричневые Brown	Голубовато-серые, коричневые по краям Blue-gray, brownish at the edges	Темно-коричневые Dark brown
Отношение длины глаза к его ширине Ratio of length to width of compound eye			1.05–1.09	1.05–1.06	1.11–1.13
Отношение расстояния между наружными боковыми краями парных глазков к общей ширине глаз Ratio of distance between their outer side edges of paired ocelli to total width of compound eyes			0.74–0.78	0.76–0.80	0.81–0.86
Отношение длины грифельков (без опорных игл) к длине урококситов VIII и IX Ratio of length of styli (excluding support needles) to the length of urocoxites VIII and IX	VIII	самец male	0.69	0.95	0.74
		самка female	0.83	1.09	0.78
	IX	самец male	0.67	0.78	0.69
		самка female	0.74	0.72	0.68
Число члеников яйцеклада Number of ovipositor articles			52–56	56–60	61–63
Число дистальных члеников гонапофизов с копательными шипами Number of distal articles of gonapophyses with digging spines	передних / anterior		4	3–4	2
	задних / posterior		10–18	5–8	3
Общее число копательных шипов на гонапофизах Total number of digging spines on the gonapophyses	передних / anterior		5–7 + 5–7	6–7 + 6–7	3 + 3
	задних / posterior		11–13 + 11–13	9–11 + 9–11	4 + 4

Ниже приводится определительная таблица видов этого рода.

**Определительная таблица видов
рода *Ditrioniophthalmus***

1 Парные глазки поперечные, удлинненно-булавовидные.....2

— Парные глазки поперечные, удлинненно-треугольные.....4
2 Парные глазки темно-коричневые.....3
— Парные глазки голубовато-серые, коричневые по краям. Отношение расстояния между наружными боковыми краями парных глазков к общей ширине глаз 0.76–0.80.....*D. charyshensis*
Kaplin, 2024

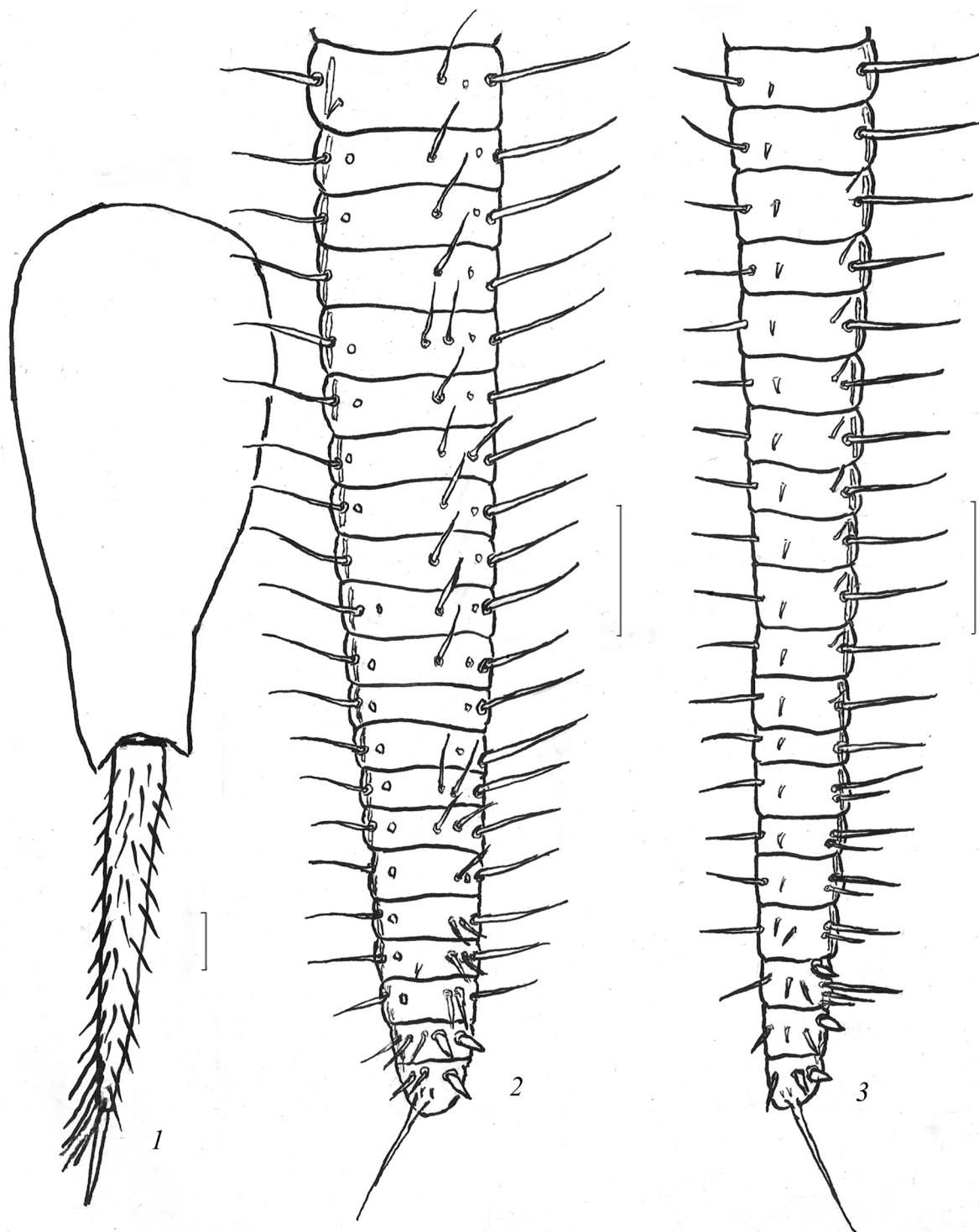


Рис. 3. *Ditrigoniophthalmus ridderi* sp. n., строения самки (паратип): 1 – IX сегмента брюшка с грифельком; 2 – дистальная часть переднего гонапофиза яйцеклада; 3 – то же, заднего гонапофиза. Масштаб 0.1 мм

Fig. 3. *Ditrigoniophthalmus ridderi* sp. n., details of the female structure (paratype): 1 – urocoxite IX with stylus; 2 – distal part of anterior gonapophyses; 3 – the same, posterior gonapophyses. Scale bar 0.1 mm

3 Отношение расстояния между наружными боковыми краями парных глазков к общей ширине глаз 0.74–0.78. Количество зубовидных щетинок на дорсальной стороне 8-го членика нижнечелюстных щупиков 8–12.....*D. ongudaensis* Kaplin, 2023

— Отношение расстояния между наружными боковыми краями парных глазков к общей ширине глаз 0.81–0.86. Количество зубовидных щетинок на дорсальной стороне 8-го членика нижнечелюстных щупиков 13–15.....*D. ridderi* sp. n.

4 Количество зубовидных щетинок на дорсальной стороне 6-го, 7-го и 8-го члеников нижнечелюстных щупиков соответственно 6–7, 28–29, 22–23. Число члеников яйцеклада самки 41–42. Первый–четвертый апикальные членики задних гонапофизов с 7–8 копательными шипами.....*D. oreophilus* Kaplin, 1979

— Количество зубовидных щетинок на дорсальной стороне 6-го, 7-го и 8-го члеников нижнечелюстных щупиков соответственно 1–4, 5–17, 8–17. Число члеников яйцеклада самки 45–62. Первый–двадцать шестой дистальные членики задних гонапофизов с 9–20 копательными шипами.....5

5 Глаза голубоватые.....6

— Глаза темные с голубоватым оттенком.....7

— Глаза темные, почти черные.....9

6 Отношение длины линии контакта глаз к их длине 0.31–0.36. Первый–восьмой членики нижнечелюстных щупиков самца с длинными волосовидными щетинками на их вентральной поверхности. Длинные волосовидные щетинки на ногах самца отсутствуют. Дистальные членики задних гонапофизов яйцеклада с 20 копательными шипами.....*D. altaicus* Kaplin, 2000

— Отношение длины линии контакта глаз к их длине 0.40–0.50. Длинные волосовидные щетинки на ногах самца имеются, на их нижнечелюстных щупиках отсутствуют. Дистальные членики задних гонапофизов яйцеклада с 13 копательными шипами.....*D. longisetosus* Kaplin, 2002

7 Отношение длины линии контакта глаз к их длине 0.52–0.56. Отношение расстояния между наружными боковыми краями парных глазков к общей ширине глаз 0.95–0.96. Количество зубовидных щетинок на дорсальной стороне 8-го членика

нижнечелюстных щупиков 15–17. Отношение длины апикального членика нижнечелюстных щупиков самца к длине преапикального членика около 0.63. Длинные волосовидные щетинки на вентральной поверхности члеников нижнечелюстных щупиков самца отсутствуют. Дистальные членики задних гонапофизов яйцеклада с 20 копательными шипами.....*D. katunensis* Kaplin, 2004

— Отношение длины линии контакта глаз к их длине 0.40–0.50, расстояния между наружными краями парных глазков к общей ширине глаз 0.75–0.92. Количество зубовидных щетинок на дорсальной стороне 8-го членика нижнечелюстных щупиков 8–13. Отношение длины апикального членика нижнечелюстных щупиков самца к длине преапикального членика около 0.68–0.76. Вентральная поверхность 1-го и 2-го члеников нижнечелюстных щупиков самца с длинными волосовидными щетинками. Дистальные членики задних гонапофизов яйцеклада с 11–15 копательными шипами.....8

8 Отношение расстояния между наружными боковыми краями парных глазков к общей ширине глаз 0.75–0.85, длины апикального членика нижнечелюстных щупиков самца к длине их преапикального членика около 0.68–0.69. Дистальные членики задних гонапофизов яйцеклада с 11 копательными шипами.....*D. gurkini* Kaplin, 2004

— Отношение расстояния между наружными боковыми краями парных глазков к общей ширине глаз 0.91–0.92, длины апикального членика нижнечелюстных щупиков самца к длине преапикального членика около 0.76. Дистальные членики задних гонапофизов яйцеклада с 15 копательными шипами.....*D. verae* Kaplin, 2002

9 Отношение длины линии контакта глаз к их длине 0.42–0.46, расстояния между внутренними и наружными боковыми краями парных глазков к общей ширине глаз соответственно 0.08–0.09 и 0.68–0.72. Первый–третий членики нижнечелюстных щупиков самца с длинными волосовидными щетинками на их вентральной поверхности. Дистальные членики задних гонапофизов яйцеклада с восемью копательными шипами.....*D. relictus* Kaplin, 2000

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Каплин В.Г. Новый род и новые виды щетинохвосток (Thysanura, Machilidae) с Камчатки и из Приморского края // Новые виды насекомых Азиатской части СССР. Труды Зоологического Института АН СССР. 1979. Т. 88. С. 3–9.
2. Каплин В.Г. К фауне щетинохвосток семейства Machilidae (Thysanura) Алтая // Зоологический журнал. 2000. Т. 79. № 9. С. 1053–1060.
3. Каплин В.Г. Новые виды щетинохвосток семейства Machilidae (Thysanura) с Алтая // Зоологический журнал. 2002. Т. 81. № 2. С. 182–190.
4. Каплин В.Г. Новые данные по фауне щетинохвосток семейства Machilidae (Thysanura) с Алтая // Зоологический журнал. 2004. Т. 83. № 1. С. 33–39.
5. Каплин В.Г. Новые виды щетинохвосток семейства Machilidae (Microcoryphia) с Горного Алтая // Зоологический журнал. 2023. Т. 103. № 5. С. 547–560. <https://doi.org/10.31857/S004451342303008X>
6. Каплин В.Г. Новый вид щетинохвосток рода *Ditrighoniophthalmus* Kaplin (Microcoryphia, Machilidae) из Алтайского края // Зоологический журнал. 2024. Т. 102. № 1. С. 33–39. <https://doi.org/10.31857/S0044513424010033>
7. Шаров А.Г. Своеобразные палеозойские бескрылые насекомые нового отряда Monura (Insecta, Apterygota) // Доклады АН СССР. 1957. Т. 115. № 4. С. 795–798.
8. Rasnitsyn A.P. Taxonomy and morphology of *Dasyleptus* Brongniart, 1885, with description of a new species (Insecta: Machilida: Dasyleptidae) // Russian Entomological Journal. 2000. Vol. 8. № 3. P. 145–154.
9. Sturm H., Bach de Roca C. On the Systematics of the Archaeognatha (Insecta) // Entomologia Generalis. 1993. Vol. 18. № 1/2. P. 55–90.

REFERENCES

1. Kaplin V.G. A new genus and new species of bristletails (Thysanura, Machilidae) from Kamchatka and Primorsky Krai // New species of insects from the Asian part of the USSR. Proceedings of the Zoological Institute of the USSR Academy of Sciences. 1979. Vol. 88. Pp. 3–9.
2. Kaplin V.G. On the fauna of bristletails of the Machilidae family (Thysanura) in Altai // Zoological Journal. 2000. Vol. 79. No. 9. Pp. 1053–1060.
3. Kaplin V.G. New species of the family Machilidae (Thysanura) from Altai // Zoological Journal. 2002. Vol. 81. No. 2. Pp. 182–190.
4. Kaplin V.G. New data on the fauna of the Machilidae (Thysanura) family from Altai // Zoological Journal. 2004. Vol. 83. No. 1. Pp. 33–39.
5. Kaplin V.G. New species of the Machilidae (Microcoryphia) family from the Altai Mountains // Zoological Journal. 2023. Vol. 103. No. 5. Pp. 547–560. <https://doi.org/10.31857/S004451342303008X>
6. Kaplin V.G. A New Species of the Genus *Ditrighoniophthalmus* Kaplin (Microcoryphia, Machilidae) from the Altai Territory // Zoological Journal. 2024. Vol. 102. No. 1. Pp. 33–39. <https://doi.org/10.31857/S0044513424010033>
7. Sharov A.G. Peculiar Paleozoic wingless insects of the new order Monura (Insecta, Apterygota) // Reports of the USSR Academy of Sciences, 1957, vol. 115, No. 4, pp. 795–798.
8. Rasnitsyn A.P. Taxonomy and morphology of *Dasyleptus* Brongniart, 1885, with description of a new species (Insecta: Machilida: Dasyleptidae) // Russian Entomological Journal. 2000. Vol. 8. № 3. P. 145–154.
9. Sturm H., Bach de Roca C. On the Systematics of the Archaeognatha (Insecta) // Entomologia Generalis. 1993. Vol. 18. № 1/2. P. 55–90.

Сведения об авторе

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

About the author

Vladimir G. 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 31.12.2025
После доработки 03.02.2026
Принята к публикации 05.02.2026

Received December 31, 2025
Revised February 3, 2026
Accepted February 5, 2026

УДК 595.792: 595.782

DOI: 10.7868/S3034545626030052

Обзор

Паразитоиды (Hymenoptera) липовой моли-пестрянки (*Phyllonorycter issikii*, Lepidoptera, Gracillariidae)

И.В. Ермолаев

Ботанический сад УрО РАН, Екатеринбург, Российская Федерация

e-mail: ermolaev-i@yandex.ru

Аннотация. Обзор посвящен комплексам паразитоидов инвазионного вида *Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963) (Lepidoptera, Gracillariidae). В общей сложности на минере паразитирует 67 видов из 3 семейств Hymenoptera. В первичном ареале минера известно 18, во вторичном – 58 видов паразитоидов. Во вторичном ареале *Ph. issikii* паразитоиды представлены в основном полифагами, а эктопаразитоиды преобладают над эндопаразитоидами. Показатели зараженности паразитоидами в этих популяциях повсеместно низки.

Ключевые слова: липовая моль-пестрянка, *Phyllonorycter issikii*, паразитоид

Финансирование. Работа поддержана в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (номер проекта 225013105657-5).

Соблюдение этических стандартов. Настоящая статья не содержит экспериментальных исследований с использованием животных в качестве объектов.

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

Вклад автора. Поиск и анализ собранных материалов проведен лично автором.

Благодарности. Автор выражает благодарность С.А. Белокобыльскому, С.Ю. Синеву (Зоологический институт РАН) и А.В. Селиховкину (Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет) за поддержку работы на разных этапах ее выполнения.

Ссылка для цитирования: Ермолаев И.В. Паразитоиды (Hymenoptera) липовой моли-пестрянки (*Phyllonorycter issikii*, Lepidoptera, Gracillariidae) // Зоологический журнал / Russian Journal of Zoology. 2026. Т. 105. № 3. С. 60–73. <https://doi.org/10.7868/S3034545626030052>

Parasitoids (Hymenoptera) of the Lime Leaf Miner (*Phyllonorycter issikii*, Lepidoptera, Gracillariidae)

I. V. Ermolaev

Botanic Garden Institute, Ural Branch. Russian Academy of Sciences, Ekaterinburg, Russian Federation

e-mail: ermolaev-i@yandex.ru

Abstract. The parasitoid complexes of invasive species of the lime leaf miner, *Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963) (Lepidoptera, Gracillariidae), are reviewed. A total of 67 species from three families of Hymenoptera parasitize this miner. Eighteen parasitoid species are known in the miner's primary range, vs 58 in its secondary range. In the secondary range of *Ph. issikii*, parasitoids are mostly represented by polyphages, ectoparasitoids predominating over endoparasitoids. Parasitism rates in these miner populations are everywhere low.

Keywords: lime leaf miner, *Phyllonorycter issikii*, parasitoid

Funding. This work was supported by the state assignment of the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation (project number 225013105657-5).

Ethics declarations. This article does not contain experimental studies using animals as subjects.

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

Authors contribution. The search and analysis of the collected materials was carried out personally by the author.

Acknowledgements. The author expresses his gratitude to S.A. Belokobylskij, S. Yu. Sinev (Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences), and A.V. Selikhovkin (St. Petersburg State Forestry University) for supporting the work at different stages of its implementation.

For Citation: Ermolaev I. V. Parasitoids (Hymenoptera) of the Lime Leaf Miner (*Phyllonorycter issikii*, Lepidoptera, Gracillariidae). *Zoologicheskii zhurnal / Russian Journal of Zoology*. 2026. Vol. 105, no. 3. pp. 60–73. (In Russ.) <https://doi.org/10.7868/S3034545626030052>

ВВЕДЕНИЕ

Липовая моль-пестрянка (*Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963)) (Lepidoptera, Gracillariidae) является инвазионным видом в Европе, на Кавказе, Урале и в Западной Сибири. Первичный ареал минера охватывает юго-восточную часть российского Дальнего Востока, северо-восточную часть Китая, Корею и Японию (Ермолаев, Рублева, 2017; Kirichenko et al., 2022; Lu et al., 2022). Моль является узким олигофагом 12 видов рода *Tilia* L., 1753 (Ермолаев и др., 2018a).

Комплексы паразитоидов *Ph. issikii* исследованы фрагментарно и слабо. К 2015 г. в общей сложности из первичного и вторичного ареалов минера было известно 40 (Szűcs et al., 2015; Ермолаев, Ефремова, 2015), в 2016 – 47 видов паразитоидов

(Ермолаев, Аимбетова, 2016). К сожалению, анализ всех собранных материалов до сих пор отсутствует.

Цель представленной работы – обобщить данные о комплексах паразитоидов по всему ареалу *Ph. issikii*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

При составлении таблиц статьи были использованы материалы из следующих стран: Болгария (Томов, 2009; Toshova et al., 2018), Венгрия (Szűcs et al., 2014, 2015), Россия (Осипова, 1992, 1995; Сторожева и др., 1995; Мищенко и др., 2007; Егоренкова, 2008; Ефремова, Мищенко, 2008, 2009; Ефремова и др., 2009; Мищенко, 2009, 2011, 2014, 2016, 2017, 2019; Yefremova, Mishchenko, 2010, 2012; Ермолаев и др., 2011; Кириченко, 2013; Gokhman et al., 2014; Ермолаев и др., 2018, 2019, 2023, 2024; Мищенко,

Артемьева, 2021; Kosheleva et al., 2022), Румыния (Andriescu et al., 2016), Сербия (Dobrosavljevic et al., 2018), Словакия (Аимбетова, Ермолаев, 2016; Ермолаев, Аимбетова, 2016), Украина (Meу, 1991; Мешкова, Микулина, 2013), Хорватия (Matošević, 2007), Япония (Kamijo, 1965, 1977, 1977a; 1986; Kamijo, Ikeda, 1997; Hirao, Murakami, 2008). Данные в табл. 1 приведены с учетом синонимии и современной таксономии (Belokobylskij et al., 2019).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В первичном и вторичном ареалах *Ph. issikii* заражают представители семи семейств отряда Hymenoptera: Proctotrupidae, Pteromalidae, Encyrtidae, Eulophidae, Trichogrammatidae, Braconidae и Ichneumonidae (Осипова, 1992, 1995; Ефремова, Мищенко, 2008; Ермолаев, Аимбетова, 2016; Ермолаев и др., 2018, 2019). До вида были определены 67 паразитоидов, принадлежащих к трем семействам (табл. 1).

В комплекс паразитоидов *Ph. issikii* входят также не определенные до вида наездники из следующих родов: *Pteromalus* sp. (Ермолаев и др., 2023, 2024) (Pteromalidae), *Holcothorax* sp. (Hirao, Murakami, 2008) (Encyrtidae), *Cirrospilus* sp. (Hirao, Murakami, 2008), *Elachertus* sp. (Hirao, Murakami, 2008; Мешкова, Микулина, 2013; Ермолаев и др., 2023, 2024), *Phygadeuon* sp. (Осипова, 1992, 1995; Кириченко, 2013; Мешкова, Микулина, 2013; Kosheleva et al., 2022; Ермолаев и др., 2023, 2024), *Sympiesis* sp. (Осипова, 1992, 1995), *Achrysocharoides* sp. (Hirao, Murakami, 2008; Мешкова, Микулина, 2013), *Chrysocharis* sp. (Осипова, 1992, 1995; Hirao, Murakami, 2008; Кириченко, 2013; Ермолаев и др., 2023, 2024), *Entedon* sp. (Мищенко и др., 2007; Ефремова, Мищенко, 2008; Yefremova, Mishchenko, 2010; Аимбетова, Ермолаев, 2016; Ермолаев, Аимбетова, 2016; Мищенко, 2016), *Neochrysocharis* sp. (Ермолаев и др., 2024), *Omphale* sp. (Ермолаев и др., 2019), *Aprostocetus* sp. (Мищенко и др., 2007; Егоренкова, 2008; Ефремова, Мищенко, 2008, 2009; Ефремова и др., 2009; Yefremova, Mishchenko, 2010, 2012; Szöcs et al., 2014, 2015; Toshova et al., 2018), *Tetrastichus* sp. (Осипова, 1992, 1995) (Eulophidae), *Trichogramma* sp. (Осипова, 1992, 1995) (Trichogrammatidae), *Apanteles* sp. (Мищенко и др., 2007; Ефремова, Мищенко, 2008; Yefremova, Mishchenko, 2010, 2012; Ермолаев и др., 2011, 2023; Szöcs et al., 2014, 2015; Мищенко, 2016), *Dolichogenidea* sp. (Ермолаев и др., 2024), *Pholetesor* sp. (Hirao, Murakami, 2008) и *Cotesia* sp. (Ермолаев и др., 2023) (Braconidae). Неопределенные представители семейства Proctotrupidae были выведены из московской (Ермолаев и др., 2019) и удмуртской (Ермолаев и др., 2018) популяций, Pteromalidae — из Ульяновской (Мищенко и др., 2007; Ефремова, Мищенко, 2008; Yefremova, Mishchenko, 2010;

Мищенко, 2016), Encyrtidae — из удмуртской (Ермолаев и др., 2018), Trichogrammatidae и Braconidae — из московской (Осипова, 1992; 1995) популяций *Ph. issikii*. Причины, по которым определение видовой принадлежности некоторых наездников было невозможно, вероятно, следующие: плохая сохранность выведенных экземпляров; присутствие в материале только самцов, определение которых у наездников бывает крайне затруднительным; ограниченная представленность в материале морфологически уклоняющихся форм, не позволяющих принять однозначное решение об их принадлежности; наконец, каждый вид был представлен единственным экземпляром, и для описания этих видов требовался дополнительный материал.

Сведения о видовой структуре комплекса паразитоидов в первичном ареале *Ph. issikii* скудны и ограничены лишь Приморским краем РФ и Японией. В общей сложности здесь удалось вывести из липовой моли 18 видов паразитоидов (табл. 1). В Приморском крае *Ph. issikii* заражают 12 видов (Сторожева и др., 1995; Kosheleva et al., 2022). Исследования, проведенные в лесах острова Хоккайдо (Япония), позволили выявить в качестве паразитоидов данного минера 9 видов (Kamijo, 1965, 1977, 1977a, 1986; Kamijo, Ikeda, 1997; Hirao, Murakami, 2008). Данные о заражении минера наездником *M. petiolatus* могут оказаться сомнительными, поскольку авторы (Kamijo, Ikeda, 1997) собирали *Ph. issikii* с *Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb. В действительности липовая моль никогда не питается на дубе (Ермолаев и др., 2018a), поэтому, вероятно, авторы ошиблись в определении минера.

Видовая структура комплексов паразитоидов *Ph. issikii* во вторичном ареале минера исследована пока еще недостаточно (табл. 1). В настоящий момент известно 58 видов. Из них 27 видов были впервые выявлены в качестве паразитоидов в ходе наших исследований в европейской части РФ, Урале и Западной Сибири (Ермолаев и др., 2011, 2018, 2019, 2023, 2024; Аимбетова, Ермолаев, 2016; Ермолаев, Аимбетова, 2016). Комплексы паразитоидов вторичного ареала *Ph. issikii* представлены преимущественно полифагами. Практически все перечисленные в табл. 1 паразитоиды экологически связаны с представителями четырех отрядов минирующих насекомых: Coleoptera, Hymenoptera, Lepidoptera и Diptera (Universal Chalcidoidea Database, 2025). Как видно из табл. 1, видовая структура комплексов паразитоидов *Ph. issikii* наиболее детально исследована на территории РФ. В Европе такие исследования были редки. Подробно были исследованы лишь популяции *Ph. issikii* в Словакии (Аимбетова, Ермолаев, 2016; Ермолаев, Аимбетова, 2016) и Венгрии (Szöcs et al., 2014, 2015). В результате всех паразитоидов *Ph. issikii*

Таблица 1. Видовая структура паразитоидов липовой моли-пестрянки *Ph. issikii* в первичном и вторичном ареале минера (на начало 2026 г.).
Table 1. Species structure of the lime leaf miner *Ph. issikii* parasitoid complex in the primary and secondary range of the miner (as of the beginning of 2026)

Вид	Вторичный ареал													Первичный ареал								
	Хорватия	Словакия	Венгрия	Сербия	Румыния	Болгария	Украина	Московская обл.	Нижегород- ская обл.	Ульяновская обл.	Респ. Татар- стан	Удмуртская Респ.	Респ. Башкор- тостан	Пермский край	Свердловская обл.	Курганская обл.	Тюменская обл.	Омская обл.	Новосибир- ская обл.	Приморский край	Япония	
Eulophidae																						
<i>Cirrospilus diallus</i> *	+						+	+		+												+
<i>C. elegantissimus</i> *	+																					
<i>C. lynceus</i> *	+	+	+		+		+	+		+		+						+			+	
<i>C. pictus</i> *	+	+	+					+		+												
<i>C. ussuriensis</i> *	+	+	+					+		+												
<i>C. viticola</i> *	+	+	+					+		+												
<i>C. vittatus</i> *	+	+	+					+		+												
<i>Diadocerus westwoodii</i> *▲	+																					
<i>Diglyphus isaea</i> *▲	+	+	+																			
<i>D. pusztensis</i> *▲	+	+	+																			
<i>Elachertus fenestratus</i> *▲	+	+	+																			
<i>E. inunctus</i> *	+	+																				+
<i>Hyssopus geniculatus</i> *	+	+						+		+									+			
<i>H. nigritulus</i> *▲	+	+																				
<i>Phigalio agraulis</i> *	+	+	+																			
<i>P. cristatus</i> *	+	+																				
<i>P. gyamensis</i> *	+	+																				
<i>P. incompletus</i> *	+	+																				
<i>P. longulus</i> *▲	+	+																				
<i>P. mediterraneus</i> *	+	+																				
<i>P. nemati</i> *▲	+	+	+																			
<i>P. pectinicornis</i> *▲	+	+	+																			
<i>P. soemius</i> *	+	+	+																			
<i>Sympiesis acalle</i> *▲	+	+																				
<i>S. angustipennis</i> *	+	+	+																			
<i>S. dolichogaster</i> *▲	+	+	+																			
<i>S. gordius</i> *	+	+	+																			

Таблица 1. Продолжение / Table 1. Continued

Вид	Вторичный ареал												Первичный ареал									
	Хорватия	Словакия	Венгрия	Сербия	Румыния	Болгария	Украина	Московская обл.	Нижегород- ская обл.	Ульяновская обл.	Респ. Татар- стан	Удмуртская Респ.	Респ. Башкор- тостан	Пермский край	Свердловская обл.	Курганская обл.	Тюменская обл.	Омская обл.	Новосибир- ская обл.	Приморский край	Япония	
<i>S. laevifrons</i> * <i>S. sericeicornis</i> * <i>Achrysocharoides atilis</i> ▲ <i>A. carinatus</i> <i>A. cilla</i> <i>A. nagasawi</i> <i>Chrysocharis amarus</i> ▲ <i>Ch. laomedon</i> <i>Ch. nephereus</i> ▲ <i>Ch. pentheus</i> ▲ <i>Ch. phryne</i> ▲ <i>Ch. polyzo</i> ▲ <i>Ch. pubens</i> ▲ <i>Ch. pubicornis</i> <i>Ch. submutica</i> ▲ <i>Ch. ujiei</i> <i>Ch. viridis</i> ▲ <i>Neochrysocharis cuprifrons</i> ▲ <i>N. formosus</i> ▲ <i>Omphale versicolor</i> <i>Pediobius cassidae</i> <i>P. metallicus</i> <i>P. saulius</i> <i>Pleurotropopsis japonica</i> <i>Aprostocetus zoilus</i> <i>Baryscapus nigroviolaceus</i> ▲ <i>Minotetrastichus frontalis</i> * <i>M. platanellus</i> * <i>Mischotetrastichus nadezhdae</i> * <i>M. petiolatus</i> *	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	
	-	+ ³	+ ³	-	-	+ ³	+ ²	+ ³	-	-	-	+ ^{0,2}	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	+	+ ³	+ ³	-	-	-	-	-	+	+	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	

Таблица 1. Окончание / Table 1. The end

Вид	Вторичный ареал														Первичный ареал						
	Хорватия	Словакия	Венгрия	Сербия	Румыния	Болгария	Украина	Россия										Новосибир- ская обл.	Приморский край	Япония	
								Московская обл.	Нижегород- ская обл.	Ульяновская обл.	Респ. Татар- стан	Удмуртская Респ.	Респ. Башкор- тостан	Пермский край	Свердловская обл.	Курганская обл.	Тюменская обл.				Омская обл.
<i>Oomyzus incertus</i> <i>O. sokolowskii</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	—	+	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Colastes braconius</i> *▲ <i>Gnamptodon pumilio</i> <i>Dolichogenidea dilecta</i> <i>Phaenocarpa circumscriptus</i> ▲ <i>Ph. exigua</i> ▲ <i>Ph. nataliae</i> <i>Orgilus obscurator</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Eudelus similimus</i> *▲ Итого	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	1	23	18	2	5	12	9	10	6	19	6	29	15	8	7	7	13	7	16	12	9

Примечания. Материалы по Хорватии (Matošević, 2007), Словакии (Aimbetova, Ermolaev, 2016), Венгрии (Szócs et al., 2014, 2015), Сербии (Dobrosavljević et al., 2018), Румынии (Andriescu et al., 2016), Болгарии (Tomov, 2009; Toshova et al., 2018), Украине (Mey, 1991; Мешкова, Микулина, 2013), Московской обл. (Gokhman et al., 2014; Ermolaev et al., 2019), Нижегородской обл. (Ермолаев и др., 2019), Ульяновской обл. (Мищенко и др., 2007; Егоровская, 2008; Ефремова и др., 2009; Мищенко, 2009, 2011; 2014, 2016, 2017; Ефремова, Мищенко, 2008, 2009; Yefremova, Mishchenko, 2010, 2012; Мищенко, Артемьева, 2021), Республике Татарстан (Ермолаев и др., 2019), Удмуртской Республике (Ермолаев и др., 2011; 2018б), Пермскому краю (Ермолаев и др., 2024), Республике Башкортостан (Ермолаев и др., 2024), Свердловской обл. (Ермолаев и др., 2019), Курганской обл. (Ермолаев и др., 2023); Тюменской обл. (Ермолаев и др., 2019, 2023), Омской обл. (Ермолаев и др., 2023), Новосибирской обл. (Kosheleva et al., 2022; Ermolaev et al., 2022), Приморскому краю (Сторожева и др., 1995; Kosheleva et al., 2022), Японии (Kamijo, 1965, 1977, 1977a, 1986; Kamijo, Ikeda, 1997; Hira, 1997; Murakami, 2008). +¹, +², +³ — место среди доминирующих видов. На территории Удмуртии оценка доминирования проводилась дважды (в 2001–2005 и 2015 гг.) на одних и тех же пробных площадях, поэтому запись +^{0,1} означает, что вид доминировал только во втором учете. * — эктопаразитоид. ▲ — вид впервые выявлен как паразитоид *Ph. issikii* в ходе нашего исследования.

Notes. Materials on Croatia (Matošević, 2007), Slovakia (Aimbetova, Ermolaev, 2016), Hungary (Szócs et al., 2014, 2015), Serbia (Dobrosavljević et al., 2018), Romania (Andriescu et al., 2016), Bulgaria (Tomov, 2009; Toshova et al., 2018), Ukraine (Mey, 1991; Meshkova, Mikulina, 2013), Moscow Region (Gokhman et al., 2014; Ermolaev et al., 2019), Nizhny Novgorod Region (Ermolaev et al., 2019), Ulyanovsk Region (Mishchenko et al., 2007; Egorenkova, 2008; Efremova et al., 2009; Mishchenko, 2009, 2011; 2014, 2016, 2017; Efremova, Mishchenko, 2010, 2012; Mishchenko, Artemyeva, 2021), the Republic of Tatarstan (Ermolaev et al., 2019), the Udmurt Republic (Ermolaev et al., 2011; 2018b), the Perm Territory (Ermolaev et al., 2024), the Republic of Bashkortostan (Ermolaev et al., 2024), the Sverdlovsk region. (Ermolaev et al., 2024), Kurgan region. (Ermolaev et al., 2019, 2023), Omsk region. (Ermolaev et al., 2023), Novosibirsk region (Kosheleva et al., 2022; Ermolaev et al., 2022), Primorsky Krai (Storozheva et al., 1995; Kosheleva et al., 2022), Japan (Kamijo, 1965, 1977, 1977a, 1986; Kamijo, Ikeda, 1997; Hira, 1997; Murakami, 2008). +¹, +², +³ — place among dominant species. In Udmurtia, dominance assessment was conducted twice (in 2001–2005 and 2015) on the same sample plots, so the entry +^{0,1} means that the species was dominant only in the second survey. * — ectoparasitoid. ▲ — the species was first identified as a parasitoid of *Ph. issikii* during our study.

можно условно разделить на случайных, перспективных и потенциальных.

Случайные паразитоиды — виды, отмеченные с *Ph. issikii* не более чем в двух локациях вторичного ареала минера. Это более половины имеющегося списка — 32 вида (55.2%). Часто такие точки значительно удалены друг от друга. Например, виды *Cirrospilus vittatus* и *Chrysocharis phryne* заражали *Ph. issikii* в Словакии (Аимбетова, Ермолаев, 2016; Ермолаев, Аимбетова, 2016) и Удмуртской Республике (Ермолаев и др., 2011), *Achrysocharoides cilla* — в Венгрии (Szöcs et al., 2014, 2015) и Приморском крае (Kosheleva et al., 2022), а *Pediobius cassidae* — в Ульяновской области (Ефремова и др., 2009) и Приморье (Kosheleva et al., 2022). По всей вероятности, такие связи возникали временно при расширении ареала минера.

Перспективные паразитоиды — виды, имеющие к *Ph. issikii* некие фенологические, поведенческие или физиологические адаптации. Такие паразитоиды формируют связи с минером на территории, занимающей не менее 50% его вторичного ареала. В нашем случае это 4 вида (или 6.9% списка): *Sympiesis gordius*, *S. sericeicornis*, *Chrysocharis laomedon* и *Minotetrastichus frontalis*. Рассмотрим характеристики этих видов.

Sympiesis gordius — первичный, иногда вторичный одиночный эктопаразитоид минирующих насекомых (Bouček, Askew, 1968). Вид доминировал в комплексах паразитоидов *Ph. issikii* на Украине (Меу, 1991), в Московской (Ермолаев и др., 2019) и Ульяновской (Ефремова, Мищенко, 2008; Yefremova, Mishchenko, 2010) областях (табл. 1). Кроме того, в Венгрии (Szöcs et al., 2014, 2015), Болгарии (Toshova et al., 2018), Курганской (Ермолаев и др., 2023), Тюменской (Ермолаев и др., 2019), Омской (Ермолаев и др., 2023) областях и Удмуртской Республике (Ермолаев и др., 2011, 2018a) вид входил в список субдоминантов.

S. sericeicornis — преимущественно одиночный первичный (иногда вторичный) эктопаразитоид личинок и куколок минирующих насекомых (Bouček, Askew, 1968). Один из наиболее обычных паразитоидов в комплексе *Ph. issikii*. Отмечен на 18 территориях из 22 исследованных (табл. 1). При этом в Свердловской области (Ермолаев и др., 2019) он доминировал, а в Словакии (Аимбетова, Ермолаев, 2016; Ермолаев, Аимбетова, 2016), Венгрии (Szöcs et al., 2014; 2015), Болгарии (Toshova et al., 2018), Московской области (Ермолаев и др., 2019), на Украине (Меу, 1991), а также Удмуртской Республике (Ермолаев и др., 2018) являлся субдоминантом.

Chrysocharis laomedon — первичный (редко — вторичный) эндопаразитоид личинок насекомых-минеров (Bouček, Askew, 1968). Вторичный паразитоид *Apanteles circumscriptus* (Braconidae)

(Belokobylskij et al., 2019). Вид доминировал в комплексах паразитоидов *Ph. issikii* в Омской и Новосибирской областях (Ермолаев и др., 2023) (табл. 1). Кроме того, в Ульяновской (Ефремова, Мищенко, 2008), Курганской (Ермолаев и др., 2023) и Тюменской (Ермолаев и др., 2019) областях и Удмуртской Республике (Ермолаев и др., 2011) вид входил в состав субдоминантов. Самка *Ch. laomedon* откладывает яйцо под кутикулу гусеницы четвертого возраста *Ph. issikii*, однако вылупившаяся личинка паразитоида покидает хозяина и развивается снаружи как эктопаразитоид (Yefremova, Mishchenko, 2012).

Minotetrastichus frontalis — гregarный эктопаразитоид гусениц и куколок минирующих насекомых. Известен как вторичный и третичный паразитоид представителей Eulophidae и Braconidae (Graham, 1987). *M. frontalis* — один из наиболее важных паразитоидов *Ph. issikii*, распространенный во вторичном ареале хозяина. На пяти территориях вид отмечен как доминант: Словакия (Аимбетова, Ермолаев, 2016; Ермолаев, Аимбетова, 2016), Венгрия (Szöcs et al., 2014, 2015), Румыния (Andriescu et al., 2016), Курганская область (Ермолаев и др., 2023) и Удмуртия (Ермолаев и др., 2018); в четырех [Нижегородская (Ермолаев и др., 2019), Ульяновская (Ефремова, Мищенко, 2008), Тюменская и Омская области (Ермолаев и др., 2023)] — как субдоминант (табл. 1). Самка *M. frontalis* откладывает яйцо в мину на гусеницу или куколку *Ph. issikii*, но иногда и рядом с ними (Yefremova, Mishchenko, 2012), в первом случае яйцо паразитоида не имеет специфической локализации на теле гусеницы. На одной гусенице *Ph. issikii* может проходить развитие от двух до пяти личинок *M. frontalis* (Yefremova, Mishchenko, 2012). Наши исследования пространственного распределения *M. frontalis* показали, что паразитоид не встречается севернее границы широколиственных лесов (Ермолаев и др., 2018).

Потенциальные паразитоиды — это наездники, которые также обладают определенными адаптациями к *Ph. issikii* и формируют связи с этим минером на территории, занимающей менее 50% его вторичного ареала. Как правило, эти части территории могут объединять схожесть абиотических условий среды. К таким паразитоидам относятся 22 вида (37.9% списка): *Cirrospilus diallus*, *C. elegantissimus*, *C. lynceus*, *C. pictus*, *Elachertus fenestratus*, *E. inunctus*, *Hyssopus geniculatus*, *Phaenocarpa agraulis*, *P. mediterraneus*, *P. pectinicornis*, *P. soemius*, *Sympiesis dolichogaster*, *Chrysocharis nephereus*, *Ch. pentheus*, *Ch. pubicornis*, *Neochrysocharis formosus*, *Pediobius metallicus*, *P. saulius*, *Mischotetrastichus petiolatus*, *Oomyzus incertus* (Eulophidae), *Colastes braconius* и *Pholetesor circumscriptus* (Braconidae). Например, ряд видов (*C. elegantissimus*, *P. agraulis*, *P. metallicus*, *P. saulius*)

и *O. incertus*) встречается только в европейской части вторичного ареала минера.

Несмотря на существующие методические различия подходов к оценке зараженности паразитоидами популяций *Ph. issikii* практически во всех работах, проведенных во вторичном ареале минера, была показана несостоятельность комплекса этих паразитоидов как основного фактора регуляции динамики численности минера (табл. 2). Например, для популяций *Ph. issikii* на территории РФ средний показатель зараженности паразитоидами первой генерации минера составил всего 7.0%. Для сравнения: исследования, проведенные в 2021 г. в первичном ареале *Ph. issikii* (дендрарий Горнотажной станции (ГТС) ДВО РАН), показали зараженность паразитоидами минера около 40% (Кириченко и др., 2022). Самое большое значение этого показателя во вторичном ареале минера ($23.7 \pm 3.3\%$) было выявлено в 2019 г. в г. Омске в парке Агроакадемии (Ермолаев и др., 2023). По-видимому, это связано с тем, что здесь в течение 2015–2018 гг. функционировал очаг дубовой широкоминирующей моли [*Acrocercops brongniardella* (Fabricius 1798), Gracillariidae] (Гайвас и др., 2019). В 2019 г. плотность *A. brongniardella* была снижена до нуля. Нет сомнения, что виды паразитоидов-полифагов, заражавшие *A. brongniardella*, могли оказывать влияние и на местную популяцию *Ph. issikii*. Общими для этих двух молей являются хальциды *Sympiesis gordius*, *S. sericeicornis*, *Chrysocharis pentheus* и *Minotetrastichus frontalis* (Дубова..., 2001). В результате плотность липовой моли-пестрянки в парке Агроакадемии была минимальной: 0.06 ± 0.01 мин на лист. Кроме того, о слабой эффективности паразитоидов во вторичном ареале *Ph. issikii* свидетельствует отсутствие достоверных связей между плотностью заселения минером и показателем зараженности паразитоидами. Корреляция была недостоверна в 90.3% исследованных нами случаях, достоверно положительна и достоверно отрицательна в 6.5 и 3.2% соответственно ($n = 31$) (Ермолаев и др., 2011, 2018а, 2019, 2023, 2024).

Выживаемость второй генерации *Ph. issikii* существенно ниже, чем первой. Подобное было показано и при исследовании представителей других видов *Phyllonorycter*, развивавшихся в 1974 г. на дубе и березе в графстве Чешир (Англия) (Askew, Shaw, 1979). Это может быть связано с повышением концентрации энтомофагов в месте развития первого поколения моли. Результаты нашего исследования показали, что в 2015 г. средняя выживаемость липовой моли первого и второго поколения на пробной площади № 4 составила 88.4 и 45.5% соответственно (Ермолаев и др., 2018). Средняя смертность гусениц и куколок первой и второй генерации от паразитоидов была 1.0 и 17.6%, а от факторов

неизвестной природы — 10.6 и 36.9% соответственно. Второе поколение *Ph. issikii* на указанной пробной площади успешно заражают хальциды *Sympiesis acalle*, *S. gordius*, *S. sericeicornis*, *Chrysocharis laomedon* и *Minotetrastichus frontalis* (Eulophidae) (Ермолаев и др., 2018).

Наше продолжительное исследование очага аборигенной осиновой моли-пестрянки (*Phyllonorycter apparella* (Herrich-Schäffer, 1855)) (Gracillariidae), проведенное в течение 2014–2017 гг. около г. Ижевска, показало, что для видовой структуры паразитоидов в очаге *Ph. apparella* характерны определенные изменения во времени (Ермолаев и др., 2022). Ежегодно растет как количество видов, входящих в комплекс, так и общий показатель зараженности паразитоидами генераций минера. Эти структурные и функциональные изменения сопровождаются ежегодной сменой доминирующих видов. Развитие структуры комплекса паразитоидов в очаге минера основано на мультитрофических взаимодействиях между видами. Усложнение этой структуры (за всю историю очага — до 26 видов) могло происходить как за счет усиления конкуренции за *Ph. apparella* первичных паразитоидов, так и за счет проявления новых случаев гиперпаразитизма. При этом увеличение видового разнообразия первичных паразитоидов хозяина положительно связано с числом видов гиперпаразитов (Hawkins, 1994), а общий уровень гиперпаразитизма может достигать 90% (Holler et al., 1993).

Комплекс паразитоидов локальной популяции *Ph. issikii* во вторичном ареале минера не проявляет развития структуры во времени. Это показало наше пятилетнее исследование комплексов паразитоидов *Ph. issikii* на трех пробных площадях близ г. Ижевска (Ермолаев и др., 2011). Как видно из табл. 3, в период 2001–2005 гг. увеличения числа видов, входящих в структуру комплекса паразитоидов не происходило. Если в 2001 г. минера атаковало 17 видов, то в 2002, 2003, 2004 и 2005 гг. — 19, 11, 10 и 16 видов соответственно. Спустя 10 лет (в 2015 г.) на этих же пробных площадях и модельных деревьях видовая структура комплекса паразитоидов была сопоставима с исходной (Ермолаев и др., 2018).

Другой особенностью комплекса паразитоидов во вторичном ареале *Ph. issikii* является отсутствие смены доминирующих видов со временем. Так, в период 2001–2005 гг. на трех пробных площадях в г. Ижевске доминировал одиночный эктопаразит *Pnigalio soemius* (табл. 4). При этом в роли субдоминантов выступали *Hyssopus geniculatus*, *Sympiesis gordius*, *S. sericeicornis*, *Chrysocharis laomedon* и *Ch. nephereus*.

Основная причина неэффективности комплекса паразитоидов *Ph. issikii* обусловлена нехваткой

Таблица 2. Примеры зараженности (%) липовой моли-пестрянки *Ph. issikii* паразитоидами в первичном и вторичном ареале минера
Table 2. Some examples of parasitism level (%) of the lime leaf miner *Ph. issikii* with parasitoids in the primary and secondary range of the miner

Страна, регион	Период	Место	Биотоп	Зараженность паразитоидами, %	Соотношение экто- и эндо паразитоидов	Литературный источник
Словакия	2011–2013	г. Братислава, 4 парка	Парковые насаждения	15.6–29.6, 21.8*	14 : 9	Ермолаев, Аимбетова, 2016
Болгария	2009 2015–2016	– г. София, 2 парка	– Парковые насаждения	13.7–16.1 34.5* у гусениц, 14.8* у куколок	– 7 : 4	Топов, 2009 Toshova et al., 2018
Венгрия	2011–2013	16 точек в западной и северной частях страны	–	9.6–37.2, 19.5*	12 : 6	Szőcs et al., 2014; 2015
Украина	1988 2008–2011	г. Киев, 3 точки г. Харьков, парки, ботанический сад	Уличные насаждения Парковые насаждения	2.9–22.2, 12.9* 1.5* у гусениц, 0.8* у куколок	5 : 1 5 : 1	Meу, 1991 Мешкова, Микулина, 2013
Россия, Московская обл.	2016	г. Москва, Филевский парк	Парковые насаждения	1.8*	6 : 3	Ермолаев и др., 2019
Нижегородская обл.	2017	г. Нижний Новгород, городской парк «Швейцария»	Парковые насаждения	2.1*	3 : 3	Ермолаев и др., 2019
Ульяновская обл.	2006	22 точки в Ульяновской обл.	–	21.4*	8 : 1	Ефремова, Мищенко, 2008
Респ. Татарстан	2017	г. Казань, городской парк «Лебяжье»	Парковые насаждения	1.4*	4 : 2	Ермолаев и др., 2019
Удмуртская Респ.	2001–2005 2015 2016	г. Ижевск, 3 пробные площади г. Ижевск, 3 пробные площади 22 населенных пункта Удмуртской республики	Естественные насаждения Естественные насаждения Уличные посадки	0.9–12.5* 0.6–1.6* 1.0–20.0, 7.6*	15 : 7 11 : 7 11 : 7	Ермолаев и др., 2011 Ермолаев и др., 2018 Ермолаев и др., 2018
Пермский край	2019	г. Пермь, липовая гора	Естественные насаждения	1.3*	2 : 0	Ермолаев и др., 2024
Респ. Башкортостан	2019	с. Куккуяново г. Уфа с. Толбазы	Естественные насаждения	13.0* 14.1* 14.9*	7 : 1 6 : 5 6 : 6	Ермолаев и др., 2024
Свердловская обл.	2017	г. Екатеринбург, парк «XXII партсъезда»	Парковые насаждения	6.9*	4 : 3	Ермолаев и др., 2019
Курганская обл.	2019	Озеро Медвежье, острова	Естественные насаждения	11.8*	4 : 3	Ермолаев и др., 2023
Тюменская обл.	2017 2019	г. Тюмень, п. Московский г. Тобольск	Уличные насаждения Естественные насаждения	15.5* 5.0*	7 : 3 7 : 1	Ермолаев и др., 2019 Ермолаев и др., 2023
Омская обл.	2019	г. Омск, парк Агроакадемии	Парковые насаждения	23.7*	5 : 2	Ермолаев и др., 2023
Новосибирская обл.	2018 2020–2021	г. Новосибирск г. Новосибирск	Парковые насаждения Парковые насаждения	1.9* 1.2*	6 : 4 8 : 1	Ермолаев и др., 2023 Кириченко и др., 2022; Ko-sheleva et al., 2022
Приморский край.	2021	Дендрарий Горнотаежной станции (ГТС) ДВО РАН	Парковые насаждения	40*	5 : 7	Кириченко и др., 2022; Ko-sheleva et al., 2022

Примечание. * – средние значения показателя. Соотношение экто- и эндопаразитоидов рассчитывали для экземпляров, определенных до вида.
Note. * – average values of the indicator. The ratio of ecto- to endoparasitoids was calculated for specimens determined to the species level.

Таблица 3. Видовая структура комплекса паразитоидов *Ph. issikii* на трех пробных площадях в г. Ижевск в разные годы (Ермолаев и др., 2011, 2018)**Table 3.** Species structure of the parasitoid complex *Ph. issikii* in three sample plots in Izhevsk in different years (Ermolaev et al., 2011, 2018)

Вид	2001	2002	2003	2004	2005	2015
<i>Cirrospilus diallus</i>	—	—	—	—	+	+
<i>C. lyncus</i>	+	+	—	+	—	—
<i>C. pictus</i>	+	+	—	—	—	+
<i>C. vittatus</i>	+	+	—	—	+	—
<i>Dicladocerus westwoodii</i>	—	—	—	+	—	—
<i>Elachertus fenestratus</i>	—	+	—	—	+	+
<i>Hyssopus geniculatus</i>	+	+	+	+	+	+
<i>H. nigrutilus</i>	+	+	+	—	+	—
<i>Pnigalio agraules</i>	—	—	—	—	—	+
<i>P. nemati</i>	+	+	+	+	—	—
<i>P. pectinicornis</i>	—	—	—	—	—	+
<i>P. soemius</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Sympiesis acalle</i>	—	—	—	—	—	+
<i>S. dolichogaster</i>	+	+	+	—	+	—
<i>S. gordius</i>	+	+	+	+	+	+
<i>S. sericeicornis</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Chrysocharis amarus</i>	—	—	—	—	—	+
<i>Ch. laomedon</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Ch. nephreus</i>	+	+	—	—	+	+
<i>Ch. pentheus</i>	—	—	—	—	—	+
<i>Ch. phryne</i>	+	+	—	—	—	—
<i>Ch. polyzo</i>	—	—	—	—	—	+
<i>Ch. pubicornis</i>	+	+	+	—	+	—
<i>Neochrysocharis cuprifrons</i>	+	+	—	—	+	—
<i>N. formosus</i>	+	—	+	+	—	+
<i>Pediobius saulius</i>	—	—	—	—	—	+
<i>Minotetrastichus frontalis</i>	—	+	+	+	+	+
<i>Mischotetrastichus petiolatus</i>	—	+	—	—	+	—
<i>Oomyzus incertus</i>	—	+	—	—	+	—
<i>Apanteles</i> sp.	+	—	—	—	—	—
Итого	17	19	11	10	16	18

первичных видов паразитоидов и прежде всего койнобионтов. Общеизвестно, что эндопаразитоиды предпочитают нападать на гусениц *Phyllonorycter* младшего возраста, в то время как эктопаразитоиды — на гусениц преимущественно старших возрастов (Askew, Shaw, 1979). Если в первом случае зараженная гусеница продолжает свое питание и развитие, то во втором случае она остается живой, но необратимо парализованной (Тобиас, 2004). Это две разные стратегии паразитизма: койно- и идиобионтный паразитизм (Askew, Shaw, 1986). Заражение и полное развитие идиобионта

происходит на одной стадии развития хозяина, а койнобионта — на разных (Askew, Shaw, 1986). Как видно из табл. 1, во вторичном ареале *Ph. issikii* идиобионты преобладают над койнобионтами. Только в Нижнем Новгороде (Ермолаев и др., 2019) и в с. Толбазы (Башкортостан) (Ермолаев и др., 2024) соотношение этих групп было равным. В первичном ареале *Ph. issikii* доминируют койнобионты. Так, в 2021 г. в дендрарии Горнотаежной станции (ГТС) ДВО РАН отношение идио- к койнобионтам составило 5: 7 (Kosheleva et al., 2022). Именно койнобионты, обладая физиологическими

Таблица 4. Динамика смены доминирующих видов паразитоидов *Ph. issikii* на трех пробных площадях в г. Ижевск в разные годы (Ермолаев и др., 2011)

Table 4. Dynamics of change in dominant species of parasitoids *Ph. issikii* in three test plots in Izhevsk in different years (Ermolaev et al., 2011)

№	Место	2001	2002	2003	2004	2005
1	1	<i>P. soemius</i>	<i>P. soemius</i>	<i>P. soemius</i>	<i>P. soemius</i>	<i>P. soemius</i>
	2	<i>H. geniculatus</i>	<i>S. gordius</i>	<i>H. geniculatus</i>	<i>Ch. laomedon</i>	<i>Ch. laomedon</i>
	3	<i>Ch. laomedon</i>	<i>Ch. laomedon</i>	<i>S. gordius</i>	<i>S. gordius</i>	<i>S. sericeicornis</i>
2	1	<i>S. gordius</i>	<i>P. soemius</i>	<i>P. soemius</i>	<i>P. soemius</i>	<i>P. soemius</i>
	2	<i>Ch. laomedon</i>	<i>S. gordius</i>	<i>S. gordius</i>	<i>Ch. laomedon</i>	<i>Ch. laomedon</i>
	3	<i>P. soemius</i>	<i>Ch. laomedon</i>	<i>H. geniculatus</i>	<i>S. sericeicornis</i>	<i>S. gordius</i>
3	1	<i>P. soemius</i>	<i>Ch. laomedon</i>	<i>P. soemius</i>	<i>P. soemius</i>	<i>P. soemius</i>
	2	<i>Ch. laomedon</i>	<i>P. soemius</i>	<i>H. geniculatus</i>	<i>S. gordius</i>	<i>S. gordius</i>
	3	<i>S. gordius</i>	<i>Ch. nephereus</i>	<i>S. gordius</i>	<i>Ch. laomedon</i>	<i>Ch. nephereus</i>

адаптациями к хозяину, оказывают наиболее значимый эффект в регуляции его численности.

Материалы, свидетельствующие о неэффективности комплекса паразитоидов во вторичном ареале *Ph. issikii*, согласуются с аналогичными данными литературы для вторичных ареалов *Cameraria ohridella* Deschka et Dimić, 1986 (Ермолаев, 2022) и *Phyllonorycter platani* (Staudinger, 1870) (Ермолаев, 2023).

Видовое разнообразие комплексов паразитоидов *Ph. issikii* во вторичном ареале минера растет с севера на юг. Наше исследование позволило проанализировать одновременный срез состояния комплексов паразитоидов *Ph. issikii* при перемещении в этом направлении (Ермолаев и др., 2024). Три исследованные популяции минера в Республике Башкортостан (с. Куккуяново – г. Уфа – с. Толбазы) расположены в зоне типичной неморальной растительности. Расстояния между точками сбора с. Куккуяново и г. Уфа – около 70 км, а г. Уфа и с. Толбазы – еще 80 км. При этом зараженность

паразитоидами минера в этих популяциях не имеет достоверных различий. Однако при продвижении с севера на юг меняются доминирующие виды, растет видовое разнообразие комплекса (8–11–12 видов) и доля эндопаразитоидов. Так, если близ с. Куккуяново отношение экто- и эндопаразитоидов составило 7: 1, то близ г. Уфа и с. Толбазы – уже 6: 5 и 6: 6 соответственно (Ермолаев и др., 2024). Близкие результаты были получены при исследовании популяций инвазионного вида *Ph. leucographella* (Zeller, 1850) на территории Великобритании (Gröbler, Lewis, 2008). Здесь видовое разнообразие комплексов паразитоидов также росло с уменьшением градуса широты: схожим образом менялся и показатель зараженности минера (Gröbler, Lewis, 2008). По всей вероятности, выявленные результаты отражают общие закономерности пространственного распределения качественного и количественного состава наездников при движении с севера на юг.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Аимбетова С.И., Ермолаев И.В. Паразитоиды четырех инвазионных видов молей-пестрянок (Lepidoptera, Gracillariidae) г. Братислава // Вестник Удмуртского университета. Серия Биология. Науки о Земле. 2016. Т. 26. № 1. С. 105–111.
2. Гайвас А.А., Шевченко Н.Ю., Христич В.В., Лещина М.М. Моль дубовая широкоминирующая, вредитель дубовых насаждений ФГБОУ ВО Омский ГАУ // Сборник материалов всероссийской научно-практической конференции, посвящённой 100-летию со дня рождения С.И. Леонтьева. Омск: Омский государственный аграрный университет, 2019. С. 443–447.
3. Дубова широкомініуюча міль та інші мініуючі лускокрилі на дубі (біологія, ентомофаги та заходи боротьби). Ред. Зерова М.Д. Київ: Наука-Сервіс, 2001. 70 с.
4. Егоренкова Е.Н. Фауна наездников-тетрастихин (Hymenoptera, Eulophidae, Tetrastichinae) лесостепной части Среднего Поволжья. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИПЭИЭ им. А.Н. Северцова РАН, 2008. 18 с.
5. Ермолаев И.В. Паразитоиды (Hymenoptera) как фактор смертности *Cameraria ohridella* Deschka & Dimić, 1986 (Lepidoptera, Gracillariidae) // Российский журнал биологических инвазий. 2022. № 2. С. 18–37.
6. Ермолаев И.В. Паразитоиды (Hymenoptera) *Phyllonorycter platani* (Staudinger, 1870) (Lepidoptera, Gracillariidae) // Российский журнал биологических инвазий. 2023. № 2. С. 56–67.

7. Ермолаев И.В., Аимбетова С.И. Паразитоиды (Hymenoptera, Eulophidae, Ichneumonidae, Braconidae) липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* (Kumata) (Lepidoptera, Gracillariidae) // Вестник Удмуртского университета. Серия Биология. Науки о Земле. 2016. Т. 26. № 1. С. 118–125.
8. Ермолаев И.В., Ефремова З.А. Паразитоиды (Hymenoptera, Eulophidae, Braconidae) липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* (Kumata) (Lepidoptera, Gracillariidae) // Евразийский энтомологический журнал. 2015. № 14 (3). С. 217–223.
9. Ермолаев И.В., Рублёва Е.А. История, скорость и факторы инвазии липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963) (Lepidoptera, Gracillariidae) в Евразии // Российский журнал биологических инвазий. 2017. № 1. С. 2–19.
10. Ермолаев И.В., Ефремова З.А., Белокобыльский С.А., Тюлькин Ю.А., Егоренкова Е.Н. Паразитоиды (Hymenoptera, Eulophidae, Braconidae) как фактор смертности липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii*, (Lepidoptera, Gracillariidae) в Зауралье и Западной Сибири // Зоологический журнал. 2023. Т. 102. № 7. С. 790–798.
11. Ермолаев И.В., Ефремова З.А., Белокобыльский С.А., Курбатов В.В., Егоренкова Е.Н. Паразитоиды (Hymenoptera, Eulophidae, Braconidae) как фактор смертности липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii*, (Lepidoptera, Gracillariidae) в Предуралье // Зоологический журнал. 2024. Т. 103. № 4. С. 58–65.
12. Ермолаев И.В., Ефремова З.А., Герасимова Н.А., Королёва Е.А., Лушников Н.Н., Петров А.И., Пчельников А.А. Паразитоиды (Hymenoptera) липовой моли-пестрянки (*Phyllonorycter issikii*, Lepidoptera, Gracillariidae) разных городов Российской Федерации и роль этих паразитоидов в смертности инвазивного вида // Зоологический журнал. 2019. Т. 98. № 4. С. 407–414.
13. Ермолаев И.В., Ефремова З.А., Домрачев Т.Б. О влиянии паразитоидов (Hymenoptera, Eulophidae) на выживаемость липовой моли-пестрянки пестрянки (*Phyllonorycter issikii*, Lepidoptera, Gracillariidae) в Удмуртии // Зоологический журнал. 2018. Т. 97. № 2. С. 401–407.
14. Ермолаев И.В., Ефремова З.А., Ижболдина Н.В. Паразитоиды как фактор смертности липовой моли-пестрянки (*Phyllonorycter issikii*, Lepidoptera, Gracillariidae) // Зоологический журнал. 2011. Т. 90. № 1. С. 24–32.
15. Ермолаев И.В., Ефремова З.А., Куропаткина Ю.С., Егоренкова Е.Н. Изменение структуры комплекса паразитоидов (Hymenoptera, Eulophidae, Braconidae) в очаге осиновой моли-пестрянки (*Phyllonorycter apparella*, Lepidoptera, Gracillariidae) // Зоологический журнал. 2022. Т. 101. № 4. С. 409–416.
16. Ермолаев И.В., Рублёва Е.А., Рысин С.Л., Ермолаева М.В. Кормовые растения липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963) (Lepidoptera, Gracillariidae) // Российский журнал биологических инвазий. 2018а. № 2. С. 2–13.
17. Ефремова З.А., Мищенко А.В. Комплекс наездников-паразитоидов (Hymenoptera, Eulophidae) липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* (Lepidoptera, Gracillariidae) в Среднем Поволжье // Зоологический журнал. 2008. Т. 87. № 2. С. 189–196.
18. Ефремова З.А., Мищенко А.В. Новые данные о трофических связях наездников-эвлофид (Hymenoptera, Eulophidae) с чешуекрылыми (Lepidoptera) в Ульяновской области // Энтомологическое обозрение. 2009. Т. 88. № 1. С. 29–37.
19. Ефремова З.А., Краюшкина А.В., Мищенко А.В. Комплексы паразитоидов (Hymenoptera, Eulophidae) молей-пестрянок рода *Phyllonorycter* (Lepidoptera, Gracillariidae) в Среднем Поволжье // Зоологический журнал. 2009. Т. 88. № 10. С. 1213–1221.
20. Кириченко Н.И. Липовая моль-пестрянка *Phyllonorycter issikii* в Западной Сибири: некоторые экологические характеристики популяции недавнего инвайдера // Сибирский экологический журнал. 2013. № 6. С. 813–822.
21. Кириченко Н.И., Белокобыльский С.А., Кошелева О.В. Комплекс паразитоидов и их эффективность в контроле численности популяций липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* (Kumata) (Lepidoptera: Gracillariidae) в азиатской части России // Тезисы докладов XVI съезда Русского энтомологического общества. М.: МГУ, 2022. С. 131.
22. Мешкова В.Л., Микулина И.Н. Энтомофаги адвентивных молей-минёров в зеленых насаждениях Харьковщины // Современное состояние и перспективы охраны и защиты лесов в системе устойчивого развития. Материалы международной научно-практической конференции. Гомель, 9–11 октября 2013 г. Гомель: Институт леса НАН Беларуси, 2013. С. 92–96.
23. Мищенко А.В., Ефремова З.А., Краюшкина А.В. Динамика популяции липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* (Lepidoptera, Gracillariidae) и комплекс ее паразитоидов (Hymenoptera, Eulophidae) в Среднем Поволжье // Природа Симбирского Поволжья. Ульяновск: Издательство “Корпорация технологий продвижения”. 2007. Вып. 8. С. 169–175.
24. Мищенко А.В. Паразитизм наездников-эвлофид (Hymenoptera: Eulophidae) на минирующих чешуекрылых (Lepidoptera, Nepticulidae, Tischeriidae, Gracillariidae) лесостепи Европейской России. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Санкт-Петербург: ВНИИЗР, 2009. 21 с.
25. Мищенко А.В. Энтомофауна листовых мин // Вестник Томского государственного педагогического университета. 2011. Вып. 5. С. 101–106.

26. Мищенко А.В. Новые данные о паразитизме наездников-эвлофид (Hymenoptera: Gracillariidae) на моли-пестрянке *Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963) (Lepidoptera: Gracillariidae) – вредителе липы в Среднем Поволжье (Россия) // Кавказский энтомологический бюллетень. 2014. № 10 (1). С. 131–136.
27. Мищенко А.В. Наездники-эвлофиды (Hymenoptera: Gracillariidae) – паразиты липовой моли-пестрянки (*Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963)) в Среднем Поволжье // Инновационная наука. 2016. № 9. С. 35–39.
28. Мищенко А.В. Значение паразитических наездников-эвлофид (Hymenoptera: Eulophidae) в биоконтроле минирующих насекомых – вредителей сельского и лесного хозяйства // XV съезд Русского энтомологического общества. Новосибирск, 2017. С. 330–331.
29. Мищенко А.В. Наездники-эвлофиды (Hymenoptera: Eulophidae) – паразиты липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* (Lepidoptera: Gracillariidae) в Среднем Поволжье // IV Евроазиатский симпозиум по перепончатокрылым насекомым. Владивосток, 9–15 сентября 2019 г.). Владивосток: ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, 2019. С. 129–130.
30. Мищенко А.В., Артемьева Е.А. Листовые минирующие чешуекрылые-вредители Ульяновской области и их паразитофауна // Современные проблемы наук и медицины. 2021. Вып. 10. С. 116–123.
31. Сторожева Н.А., Костиюков В.В., Ефремова З.А. Семейство Eulophidae – Эвлофиды // Определитель насекомых Дальнего Востока России. Т. IV. Сетчатокрылые, скорпионницы, перепончатокрылые. Ч. 2. Перепончатокрылые. Владивосток: Дальнаука, 1995. С. 291–505.
32. Осипова А.С. Липовая моль-пестрянка – распространяющийся вредитель // Экология и защита леса. СПб.: Санкт-Петербургская лесотехническая академия, 1992. С. 75–77.
33. Осипова А.С. Комплекс беспозвоночных-филлофагов Приокско-Террасного биосферного заповедника и его использование в лесном мониторинге. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: Московский государственный университет леса, 1995. 22 с.
34. Тобиас В.И. Паразитические насекомые-энтомофаги, их биологические особенности и типы паразитизма // Труды Русского энтомологического общества. 2004. Т. 75. № 2. СПб. С. 1–149.
35. Andriescu I., Ureche C., Perju T., Stolnicu A.M. Formation of the parasitoid complexes in four invasive mining species of macrolepidopterans in Romania // IX-th International Conference of Zoologists. “Sustainable use, protection of animal world and forest management in the context of climate change” dedicated to 70th anniversary from the creation of the first research institutions and 55th of the inauguration and foundation of the Academy of Sciences of Moldova. 12–13 October 2016, Chisinau, 2016. P. 90–92.
36. Askew R.R., Shaw M.R. Mortality factors affecting the leaf-mining stages of *Phyllonorycter* (Lepidoptera: Gracillariidae) on oak and birch. 1. Analysis of the mortality factors // Zoological Journal of the Linnean Society. 1979. V. 67. P. 31–49.
37. Askew R.R., Shaw M.R. Parasitoid communities: their size, structure, and development // Insect Parasitoids. J. Waage, D. Greathead (eds.). London: Academic Press, 1986. P. 225–264.
38. Belokobylskij S.A., Samartsev K.G., Il'inskaya A.S. Annotated catalogue of the Hymenoptera of Russia. Volume 2. Aprocrita: Parasitica // Proceedings of the Zoological Institute RAS. 2019. Supplement 8. 594 p.
39. Bouček Z., Askew R.R. Index of Palaearctic Eulophidae (excl. Tetrastichinae). Index of Entomophagous Insects. Paris, 1968. 260 p.
40. Dobrosavljevic J., Markovic Č., Stojanovic A. Contribution to the knowledge of *Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963) (Lepidoptera, Gracillariidae) in Serbia // Acta Entomologica. 2018. V. 23. № 1. P. 25–32.
41. Gokhman V.E., Yefremova Z.A., Yegorenkova E.N. Karyotypes of parasitic wasps of the family Eulophidae (Hymenoptera) attacking leaf-mining Lepidoptera (Gracillariidae, Gelechiidae) // Comparative Cytogenetics. 2014. V. 8. № 1. P. 31–41.
42. Graham M.W.R. de V. A reclassification of the European Tetrastichinae (Hymenoptera: Eulophidae), with a revision of certain genera // Bulletin of the British Museum (Natural History). Entomology Series. 1987. V. 55. № 1. P. 89–210.
43. Gröbner B.C., Lewis O.T. Response of native parasitoids to a range-expanding host // Ecological Entomology. 2008. V. 33. P. 453–463.
44. Hawkins B.A. Pattern and process in host-parasitoid interactions. Cambridge: University Press, 1994. 190 p.
45. Hirao T., Murakami M. Quantitative food webs of lepidopteran leafminers and their parasitoids in a Japanese deciduous forest // Ecological Research. 2008. V. 23. № 1. P. 159–168.
46. Holler C., Borgemeister C.W., Haardt H., Powell W. The relationship between primary parasitoids and hyperparasitoids of cereal aphids: an analysis of field data // Journal of Animal Ecology. 1993. V. 62. № 1. P. 12–21.
47. Kamijo K. Descriptions of five new species of Eulophinae from Japan and other notes // Insecta Matsumurana. 1965. V. 28. № 1. P. 69–78.
48. Kamijo K. Description of a new species of *Chrysocharis* Foerster from Japan, with notes on two species (Hymenoptera: Eulophidae) // Akitu (new series). 1977. V. 13. P. 1–6.
49. Kamijo K. Five new species of *Cotterellia* (Hymenoptera, Eulophidae) from Japan // Kontyu. 1977a. V. 45. № 2. P. 253–261.

50. Kamijo K. Notes on *Pediobius* Walker (Hymenoptera, Eulophidae) from Japan, with description of a new species // Kontyû. 1986. V. 54. № 1. P. 70–78.
51. Kamijo K., Ikeda E. A revision of *Citrostichus* and *Mischotetrastichus* (Hymenoptera: Eulophidae), with descriptions of a new genus and new species // Japanese Journal of Entomology. 1997. V. 65. № 3. P. 562–582.
52. Kirichenko N.I., Zakharov E.V., Lopez-Vaamonde C. Tracing the invasion of a leaf-mining moth in the Palearctic through DNA barcoding of historical herbaria // Scientific Reports. 2022. 12: 5065. [https://doi.org/10.1038/s41598-022-08894-7] (Accessed on 18.12.2025)
53. Kosheleva O.V., Belokobyl'skij S.A., Kirichenko N.I. The Hymenopterous parasitoids of the lime leaf miner *Phyllonorycter issikii* (Kumata) (Lepidoptera: Gracillariidae) from its native and invaded regions in Asian Russia // Diversity. 2022. 14. 707. https://doi.org/10.3390/d 14090707
54. Lu M., Li E., Liu P., Liu T. Leaf-mining moths of the genus *Phyllonorycter* Hübner (Lepidoptera: Gracillariidae: Lithocolletinae) associated with Malvaceae in China, with descriptions of one new species // Zootaxa. 2022. 5205 (3). P. 265–280. [https://doi.org/10.11646/zootaxa.5205.3.5] (Accessed on 18.12.2025)
55. Matošević D. Lisni mineri drvenastog bilja u hrvatskoj i njihovi parazitoide. Disertacija. Zagreb, 2007. 195 s.
56. Mey W. Über die Bedeutung autochthoner Parasitoidenkomplexe bei der rezenten Arealexpansion von vier *Phyllonorycter*-Arten in Europa (Insecta, Lepidoptera, Hymenoptera) // Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin. 1991. Bd. 67. № 1. S. 177–194.
57. Szócs L., Melika G., Thuróczy Cs., Csóka G. Adatok az invázió hárslevél sátorosmoly (*Phyllonorycter issikii* Kumata, 1963) magyarországi parasitoid együtteseinek ismeretéhez a // Növényvédelem. 2014. K. 50 (10). O. 445–451.
58. Szócs L., Melika G., Thuróczy Cs., Csóka G. Parasitoids of lime leaf miner *Phyllonorycter issikii* (Lepidoptera: Gracillariidae) recorded throughout the area it recently colonized // European Journal of Entomology. 2015. V. 112. № 4. P. 591–598.
59. Tomov R. A review of mortality factors of three invasive leafminer moths (Lepidoptera) in Bulgaria // VI Congress of plant protection (Book II). Zlatibor, November, 23–27, 2009. P. 83–85.
60. Toshova T.B., Boyadzhiev P., Todorov I., Draganova S. Parasitoids and fungal pathogens of *Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963) from Bulgaria // Biologia. 2018. https://doi.org/10.2478/s11756-018-0141-3
61. Universal Chalcidoidea Database. 2025. [Электронный ресурс]. https://www.nhm.ac.uk/our-science/data/chalcidoidea/database/index.dsml. Дата обновления: 05.07.2025.
62. Yefremova Z., Mishchenko A. The dynamics of the populations of dominant parasitoids (Hymenoptera, Eulophidae) of moth *Phyllonorycter issikii* (Kumata) (Lepidoptera: Gracillariidae) in the Middle Volga Basin // Proceedings of the Russian Entomological Society. 2010. V. 80. № 2. P. 64–75.
63. Yefremova Z., Mishchenko A. The preimaginal stages of *Minotetrastichus frontalis* (Nees) and *Chrysocharis laomedon* (Walker) (Hymenoptera: Eulophidae), parasitoids associated with *Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963) (Lepidoptera: Gracillariidae) // Journal of Natural History. 2012. V. 46. P. 1283–1305.

Сведения об авторе

Иван Владимирович Ермолаев — кандидат биологических наук, старший научный сотрудник ботанического сада УрО РАН, 620144, Россия, г. Екатеринбург, Российская Федерация
e-mail: ermolaev-i@yandex.ru
https://orcid.org/000-0002-0010-6361

Поступила в редакцию 15.12.2025
После доработки 26.01.2026
Принята к публикации 01.02.2026

About the author

Ivan V. Ermolaev — Candidate of Science, Senior Researcher, Botanic Garden Institute of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 620144, Ekaterinburg, Russian Federation
e-mail: ermolaev-i@yandex.ru
https://orcid.org/000-0002-0010-6361

Received December 15, 2025
Revised January 26, 2026
Accepted February 1, 2026

УДК 574.32+598.279.2+598.243.8+598.279.252

DOI: 10.7868/S3034545626030067

Оригинальная статья

Пространственная структура смешанных гнездовых поселений зимняков (*Buteo lagopus*, Accipitridae, Accipitriormes), белых сов (*Bubo scandiacus*, Strigidae, Strigiformes) и средних поморников (*Stercorarius pomarinus*, Stercorariidae, Charadriiformes) в тундрах северо-западного Таймыра

С.П. Харитонов

Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН, Москва, Российская Федерация
e-mail: serpkh@gmail.com

Аннотация. Объектом изучения являлась пространственная структура гнездового комплекса хищников-миофагов тундры: зимняков, белых сов и средних поморников. Такой комплекс нередко формируется в тундре в годы высокой численности леммингов. Рассмотрены структурные особенности поселений этих трех видов в годы их совместного гнездования. Кроме того, поскольку зимняки гнездятся и в годы низкой численности леммингов, проведено сравнение структуры гнездовых поселений зимняков между сезонами, когда совместно с ними гнездились или не гнездились белые совы и средние поморники. Использованы сведения, собранные в 1996–2007, 2012 и 2014–2020 гг. в окрестностях бухты Медуза (73°21' с.ш., 80°32' в.д.), северо-запад п-ова Таймыр. Минимальные межвидовые расстояния между гнездами рассматриваемых видов оказались меньше, чем внутривидовые у каждого рассматриваемого вида в отдельности. Различия внутривидовых и межвидовых расстояний при разных фазах циклов численности леммингов лишней раз указывают на то, что эти три вида каждый сезон выбирают место гнездования независимо, межвидового влияния на пространственную структуру поселений не прослеживается. При высокой численности леммингов белые совы и зимняки не оказывают влияния на успех гнездования друг друга. При пороговой для гнездования сов численности леммингов возникает пищевая конкуренция между этими видами, которая негативно отражается на успехе размножения зимняков. С 2016 г. в изучаемом районе начал развиваться (или усилился) дисбаланс многолетней выработанной системы хищник–жертва.

Ключевые слова: зимняк, белая сова, средний поморник, тундра, распределение, баллы численности леммингов, совместное гнездование

Финансирование. В 2000–2007 гг. работа проводилась в рамках совместной российско-голландской экспедиции на станцию им. Виллема Баренца, исследование поддержано Министерством сельского хозяйства, природы и качества продуктов питания Нидерландов. В 2012 г. работа проводилась на личные средства автора, в 2014–2020 гг. исследование частично финансировалось ФГБУ “Заповедники Таймыра” по программе “Характеристики размножения и пространственное распределение птиц тундры в окрестностях станции им. Виллема Баренца”. Обработка и анализ собранного материала проводились за счет средств бюджета Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН.

Соблюдение этических стандартов. В данной работе отсутствуют и экспериментальные, и лабораторные исследования человека и животных.

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

Вклад авторов. Работа полностью выполнена автором.

Благодарности. Авторы выражают искреннюю благодарность директору заповедника “Большой Арктический” В.Л. Чупрову и директорам “Объединенной дирекции заповедников Таймыра” В.В. Матасову и К.А. Просекину за предоставленную возможность работать на северо-западном

Таймыре и поддержку данных исследований. Большую признательность выражаем инспекторам отдела охраны вышеуказанных заповедников — С.А. Дудко, А.А. Белешову и И.Н. Корниенко, которые в разные годы непосредственно помогали нашим исследовательским группам во время полевых сезонов 2000–2020 гг. Без их помощи и поддержки данное исследование едва ли было возможно.

Большое спасибо всем товарищам по экспедиции, сначала российско-голландской (2000–2007), затем коллегам из разных организаций. Особая благодарность Hans Schekkerman, Ingrid Tulp, Damian Nowak, Даниилу Осипову, Ольге Натальской, Виктору Головнюку, Михаилу Соловьеву, Анастасии Поповкиной, с которыми шел постоянный обмен информацией во время совместных экспедиций, базировавшихся на станции им. Виллема Баренца.

Ссылка для цитирования: Харитонов С.П. Пространственная структура смешанных гнездовых поселений зимняков (*Buteo lagopus*, Accipitridae, Accipitriormes), белых сов (*Bubo scandiacus*, Strigidae, Strigiformes) и средних поморников (*Stercorarius pomarinus*, Stercorariidae, Charadriiformes) в тундрах северо-западного Таймыра // Зоологический журнал / Russian Journal of Zoology. 2026. Т. 105. № 3. С. 74–89. <https://doi.org/10.7868/S3034545626030067>

DOI: 10.7868/S3034545626030067

Original Article

Spatial Structure of Combined Breeding Settlements of Rough-legged Buzzard (*Buteo lagopus*, Accipitridae, Accipitriormes), Snowy Owls (*Bubo scandiacus*, Strigidae, Strigiformes) and Pomarine Skuas (*Stercorarius pomarinus*, Stercorariidae, Charadriiformes) in the Tundra of the North-Western Taimyr Peninsula

S.P. Kharitonov

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

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

Abstract. The object of the study was the spatial breeding complex of lemming-eating birds of tundra: rough-legged buzzards, snowy owls and pomarine skuas. Such kind of combined breeding settlements usually occurs in the tundra in the seasons of the good lemming abundance. The article considers characteristics of settlements of these three species in years when they breed together. Rough-legged buzzards are capable to breed in years with low lemming numbers. For that reason we compared structures of rough-legged buzzard settlements in seasons when snowy owls and pomarine skuas bred or did not breed. Data was collected in 1996–2007, 2012 and 2014–2020 in the vicinities of the Medusa Bay (73°21'N, 80°32'E), north-west of the Taimyr Peninsula. Minimal inter-species distances between nests of the considered species turned out to be less than intra-species distances in each species separately. Differences between intra-species and inter-species distances at different phases of the lemming cycles witnesses that all these three species choose their nesting sites independently of each other. We found no mutual influence among these species. In seasons with high lemming abundance snowy owls and rough-legged buzzards do not affect the nesting success of each other. A competition for food between these two species arouse in the conditions of the threshold lemming numbers for the snowy owl breeding possibility. This competition involves negative influence to the rough-legged buzzard breeding success. Since 2016 the area of the study started (or increased) to suffer from misbalance in the evolved prey-predator system.

Keywords: rough-legged buzzard, snowy owl, pomarine skua, tundra, distribution, lemming score, combined breeding

Funding. In 2000–2007 the study was conducted within the frame of the Joint Russian- Dutch expedition to the Willem Barents Station, the study was supported by “Zapovedniki Taimyra” according to the program “Characteristics of the reproduction and spatial distribution of tundra birds in the vicinities of the Willem Barents Station”. Data treatment and the analysis of material were performed by budget financing of the A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution RAS.

Ethics declaration. The study does not contain experimental and laboratorian investigations of human and animals.

Conflict of interests. The author declared that he has no conflict of interests.

Author contribution. The study is fully completed by the author.

Acknowledgements. The author expresses sincere gratitude to the director of the “Great Arctic” Nature Reserve V.L. Chuprov and to directors of the Nature Reserves “Zapovedniki Taimyra” V.V. Matasov and K.A. Prosekin for the possibility to work at the north- western Taimyr and for the support of these studies. I express great appreciation to the game wardens of the Nature Reserves: S.A. Dudko, A.A. Beleshov and I.N. Kornienko. They help for the work performance in years of 2000–2020. This study was hardly possible without their help. Many thanks to the participants of the Russian- Dutch expedition (2000/2007) and all colleagues from different organizations. A special gratitude is to Hans Schekkerman, Ingrid Tulp, Damian Nowak, Daniil Osipov, Olga Natalskaya, Viktor Golovnyuk, Mikhail Soloviev, Anastasiya Popovkina, with whom I performed the permanent exchange of the information during joint expeditions that based on the Willem Barents Station.

For Citation: Kharitonov S.P. Spatial Structure of Combined Breeding Settlements of Rough-legged Buzzard (*Buteo lagopus*, Accipitridae, Accipitriormes), Snowy Owls (*Bubo scandiacus*, Strigidae, Strigiformes) and Pomarine Skuas (*Stercorarius pomarinus*, Stercorariidae, Charadriiformes) in the Tundra of the North-Western Taimyr Peninsula. *Zoologicheskii zhurnal / Russian Journal of Zoology*. 2026. Vol. 105, no. 3. pp. 74–89 (In Russ.) <https://doi.org/10.7868/S3034545626030067>

ВВЕДЕНИЕ

Особенности моновидовых гнездовых поселений зимняков (*Buteo lagopus*), белых сов (*Bubo scandiacus*) и средних поморников (*Stercorarius pomarinus*) в тундрах северо-западного Таймыра были рассмотрены нами ранее в специальной серии публикаций (Харитонов, 2022, 2024, 2026). Зимняки и белые совы являются наиболее специализированными миофагами тундры, хотя в годы низкой численности леммингов зимняки способны практически полностью переходить на питание птицами (Харитонов, 2002, 2026), тогда как белые совы в аналогичных условиях также могут дополнять свой основной рацион, состоящий из леммингов, птицами (Харитонов и др., 2008). Средние поморники в тундровых биотопах могут питаться яйцами, птенцами и слётками птиц, однако в годы гнездования, которые соответствуют периодам высокой численности леммингов, поморники почти полностью переходят на питание этими грызунами (Сыроечковский, 2013; Харитонов, 2022). Пространственная структура каждого из этих видов состоит из так называемых территориальных ячеек, в которых в конкретный год гнездование может как происходить, так и отсутствовать. (Территориальная ячейка — это постоянный на протяжении ряда лет участок местности, на котором не обязательно каждый год подряд пара птиц образует гнездовую территорию — подробнее см. Харитонов, 2022, 2024, 2026.) В годы высокой численности леммингов все эти три вида нередко гнездятся в одной и той же местности и питаются преимущественно одним и тем же кормом (леммингами). Поэтому совокупность этих трех видов вполне можно

рассматривать как экологическую гильдию (Литвинова, Шинкарева, 2002). В связи с этим представляет интерес рассмотреть этот поливидовой комплекс пернатых хищников-миофагов и попытаться понять их взаимоотношения.

Исследований поливидовых поселений у птиц проводится значительно меньше, чем моновидовых, а работы по многолетнему отслеживанию гнездовых сообществ тундры на постоянной территории практически отсутствуют. Задачей данного исследования является выяснение особенностей взаимоотношений трех видов-миофагов, которые проявляются в пространственной структуре их совместных поселений. Поскольку зимняки гнездятся даже в годы низкой численности леммингов, дополнительной задачей исследования выступает сравнение структуры их поселений в моновидовых группировках и в поливидовых комплексах, особенно при совместном обитании с белыми совами. Кроме того, данное сообщение продолжает описание пространственной структуры популяций крупных птиц тундры, основанное на многолетних наблюдениях в северо-западной части полуострова Таймыр.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводились в 2000–2007, 2012, 2014, 2016, 2018–2020 гг. в рамках многолетнего мониторинга динамики численности крупных птиц арктических тундр и песцов в окрестностях бухты Медуза (73°21' с.ш., 80°32' в.д.) Диксонского р-на Таймырского Долгано-ненецкого муниципального района (Харитонов, 2015). Помимо этого, были использованы опубликованные данные исследований

в этом районе в сезоны 1996–1999 и 2015–2017 гг. (Головнюк и др., 2018; Tulp et al., 1997; Khomenko et al., 1999; Willems et al., 2002; Kleef et al., 2007), а также сведения о местоположении гнезд, найденных участниками совместных экспедиций в данном районе Таймыра в 2000–2007 и 2016 гг. Наблюдения проводили с начала июня до конца июля каждого полевого сезона.

Координаты найденных гнезд определяли при помощи GPS-навигаторов: Garmin-12 и Garmin-72. Точность определения координат в данном районе достигала 1.85 м по широте и 1.08 м по долготе (Харитонов и др., 2011). Плотность гнездования птиц в пределах поливидового комплекса рассчитывали на основе расстояний между ближайшими соседями; подробное описание методики приведено в работе Харитонova (2007). При этом, в отличие от предыдущих исследований, в анализ включали ближайших соседей, принадлежащих к разным видам.

Численность леммингов оценивалась по балльной шкале от 1 до 5 с использованием промежуточных половинных значений; методика оценки подробно описана в работе Харитонova и др. (2008). Хотя балльная оценка численности леммингов смотрится довольно субъективной, ничего лучшего на данный момент не придумано. Показано, что по какому-либо одному показателю дать корректную оценку численности леммингов крайне сложно, надо использовать несколько показателей, что на практике бывает не всегда возможно. Достаточно точную оценку можно получить, учитывая число встреченных в тундре леммингов на человека в день (Головнюк и др., 2018, подробнее – см. Харитонов, 2024). При определении численности леммингов всегда имеет место интерпретация, поскольку ни один из методов не дает полного представления. На основании ряда показателей выводили результирующую оценку – балл численности леммингов. Численность леммингов считалась высокой, когда балл был не менее 3. В такие сезоны гнездились преимущественно белые совы и средние поморники. Зимняки могли гнездиться в сезон, когда балл численности леммингов был равен даже 1 (“очень мало”), хотя и не приступали к размножению в каждый такой сезон (Харитонов, 2026).

Все гнезда рассматриваемых трех видов нанесли на оцифрованные карты района исследований в программе MapInfo различных версий. Математические характеристики пространственного распределения (плотность гнездования, тип распределения гнезд и других точек гнездовой активности) получены с использованием компьютерной программы “Карта колонии” (“Colonmap”) (Харитонов, 1999). Методика подробно описана

нами ранее (Харитонов, 2007). Для статистического анализа использовали корреляционный и факторный анализы, выполненные при помощи программных пакетов STATISTICA-10 и PAST-5. Площадь основной обследованной территории вокруг Станции им. Виллема Баренца, где базировалась экспедиция, составляла до 340 км², хотя в 1996 и 1999 гг. обследованная площадь была гораздо меньше (Tulp et al., 1997; Volkov et al., 2000). Кроме того, в ходе дальних походов на расстояние до 75 км к югу от Станции, южнее реки Ефремова, было обнаружено некоторое количество гнезд всех трех указанных видов. Эти несистематические находки в большинстве математических анализов не использовали из-за фрагментарности данных, однако полученные на их основе локальные характеристики гнездования (биотоп гнездования, сроки откладки яиц) применяли для сравнения с аналогичными показателями из основного района исследования.

В качестве материала для данной статьи использовали только те гнезда зимняков (пустые или с кладками), где отмечалось присутствие пар этих птиц. За весь период исследований таких гнезд зафиксировано 295, включая 31 гнездо, чье местоположение и размер кладок взяты из литературных источников (Tulp et al., 1997; Volkov et al., 2000; Willems et al., 2002; Головнюк и др., 2018). Данные по старым гнездам и заготовкам гнезд в анализах не использовали, поскольку они не могли быть элементом поливидового комплекса. Что касается белых сов, то были суммированы данные обо всех 76 гнездах, расположенных в основной обследованной области, при этом сведения о 12 гнездах взяты из литературы (Харитонов, 2024). Для средних поморников, ввиду трудоемкости поиска их гнезд, использовали данные о расположении не только точек гнездования, но и центров гнездовых территорий. При этом удалось использовать только сведения о наиболее полно обследованной области, площадью около 26 км² в ближайших окрестностях базы экспедиции – станции им. Виллема Баренца (Харитонов, 2022). Для этой территории не было полной уверенности в том, что удалось обнаружить все гнезда средних поморников, но оказалось зафиксировано достаточно большое количество гнездящихся пар этих птиц (рис. 1). Использованы данные по 107 гнездам и двум территориям средних поморников (Харитонов, 2022).

Для визуализации характера гнездования зимняков и сов был применен уже неоднократно используемый нами ранее метод экологических отпечатков (Kharitonov et al., 2022; Kharitonov et al., 2024, 2025). Экологический отпечаток представляет собой лепестковую диаграмму (spider chart), на осях которой отложены значения рассматриваемых



Рис. 1. Расположение гнезд зимняков (*A*), белых сов (*B*) и средних поморников (*B*) в окрестностях бухты Медуза в годы, когда гнездились белые совы

Fig. 1. Nest positions in Rough-legged Buzzards (*A*), Snowy Owls (*B*) and Pomarine Skuas (*B*) in the vicinities of the Medusa Bay in years when Snowy Owls bred

экологических параметров. В данном исследовании в качестве таких параметров рассматривались: среднее расстояние до ближайшего соседа у зимняков в сезоне, средний размер кладки зимняков в сезоне, среднее расстояние до ближайшего соседа у белых сов, средний размер кладки белых сов и балл численности леммингов в сезоне. Для каждого параметра были определены общие предельные минимумы и максимумы значений за весь исследуемый период. Максимальному значению каждого параметра на графике соответствует внешний круг лепестковой диаграммы, минимальное значение каждой оси (каждого параметра) располагается в центральной точке диаграммы. В каждый конкретный сезон фактические значения параметров могут варьировать, но всегда остаются в пределах установленных общих минимумов и максимумов, то есть располагаются внутри более узкой области на диаграмме. Внутри этой области в каждый сезон существовали свои конкретные минимальные и максимальные значения. Кроме этих экстремумов, на каждой диаграмме также указывались средние значения всех рассматриваемых параметров за соответствующий сезон.

Для изображения и анализа экологических отпечатков автором была написана специальная

компьютерная программа на Visual Basic-3.0 (Харитонов, 2021). Экологические отпечатки представляют собой метод, позволяющий выявлять сходства и различия между изучаемыми явлениями. В данном исследовании этот инструмент был применен для сравнительного анализа сезонов по характеристикам гнездования зимняков и белых сов.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Взаимоотношения средних поморников с зимняками и белыми совами. В годы, благоприятные для гнездования всех трех видов указанной триады (зимняк, сова, поморник), наиболее ранние сроки размножения наблюдались у белой совы, затем у зимняка и, наконец, у поморника. Статистический анализ не выявил достоверных различий в средних значениях минимальных расстояний между гнездами всех трех видов (табл. 1). При этом величины этих средних между парами зимняк—сова и сова—поморник, а также — сова—поморник и зимняк—поморник различаются в 1.5 раза. Кроме того, минимальное зарегистрированное расстояние между гнездом зимняка и гнездом поморника (62.4 м) оказалось почти в 2 раза меньше, чем аналогичный показатель для пары сова—поморник

Таблица 1. Минимальные расстояния (м) между гнездами разных видов гильдии миофагов

Table 1. Minimal distances (m) between nests of different species within rodent-eating guild

Год	Сова — зимняк	Сова — сова **	Сова — поморник	Поморник — поморник***	Зимняк — поморник	Зимняк — зимняк ****	Балл численности леммингов
1996*	527.5	2714	2169.7	1520	903.8	2140	5.0
1999*	328.8	1467	138.8	925	234.3	2014	4.0
2002	215.5	2853	865.4	1372	654.6	2853	3.0
2004	1134.8	3631	175.8	1531	403.6	1612	3.5
2005	56.1	1977	242.3	1112	235.5	1551	5.0
2007	305.5	4047	1114.3	1646	463.8	1732	3.5
2014	82.3	2490	171.0	1472	263.0	1649	5.0
2016	775.7	10420	411.1	1311	471.2	3077	2.5
2019	360.0	2675	111.8	1657	62.4	1426	3.0
Среднее ± Стандартная ошибка	420.7 ± 115.6	3586 ± 892.3	600.0 ± 229.1	1394 ± 81.7	410.2 ± 84.5	2006 ± 196.6	

Примечания. * 1996 и 1999 гг. — данные получены из статей Tulp et al., 1997; Volkov et al., 2000; Willems et al., 2002; Kleef et al., 2007. **Приведены данные из статьи Харитонов, 2022. ***Приведены данные из статьи Харитонов, 2024. ****Приведены данные из статьи Харитонов, 2026.

Notes. *1996 and 1999 — data have been taken from articles: Tulp et al., 1997; Volkov et al., 2000; Willems et al., 2002; Kleef et al., 2007. **Data from the article of Kharitonov, 2022. *** Data from the article of Kharitonov, 2024. **** Data from the article of Kharitonov, 2026.

(табл. 1). Полученные данные позволяют предположить, что при выборе места для гнездования поморники в большей степени избегают близости белой совы, чем зимняка.

Обнаружена слабая и статистически недостоверная корреляция между баллом численности леммингов и межвидовыми расстояниями (табл. 1). Однако надо иметь в виду, что рассматриваются только те случаи, когда балл численности леммингов больше или равен 3, а когда балл ниже — совы и средние поморники совсем не гнездятся. Таким образом, если лемминга много, то гнезда распределяются случайно по отношению друг к другу, то есть — “как получится”. В то же время между минимальными расстояниями в парах сова—поморник и зимняк—поморник обнаружена сильная и статистически достоверная корреляция (коэффициент корреляции Пирсона $r_p = 0.89$, $P = 0.0015$, Спирмена $r_s = 0.90$, $P = 0.0017$). Это означает, что в сезоны, когда поморники оказываются ближе к зимнякам, они одновременно оказываются ближе и к совам. Однако наименьшее значение минимальных расстояний внутри обеих пар видов наблюдались в 2019 г., когда балл численности леммингов был средним и равнялся трем. При этом в 2019 г. число гнезд среднего поморника было незначительным (рис. 1), логически эти птицы “должны были” гнездиться подальше от сов, что имело место в 1996 и 2007 гг., когда численность поморников тоже была низкой. Объяснением может служить значительная неравномерность распределения леммингов, которая стала проявляться с 2016 г. (Харитонов, 2026). В 2019 г. в ближайших окрестностях станции леммингов почти не было, но они имелись в северной части района исследований и, одновременно, — на юге, хотя и в меньшей по размеру области, чем на севере.

Таким образом, приуроченность к местам с высокой плотностью леммингов определила пространственную концентрацию всех трех видов в данном районе и, как следствие, рост их суммарной плотности (рис. 1).

Взаимоотношения зимняков и белых сов. Минимальные расстояния между гнездами белых сов и зимняков были почти такие же, как между гнездами зимняков и средних поморников (табл. 1). При этом сами по себе совы в большинстве сезонов гнездятся значительно более дисперсно, чем зимняки: для зимняков среднее расстояние до ближайшего соседнего гнезда за все годы составило 2361 м. В годы, когда гнездились белые совы, это расстояние составляло 2006 м. Для белых сов среднее расстояние до ближайшего соседнего гнезда составляло 3586 м. В этом плане интересным оказался тот же 2019 г., когда высокая численность леммингов имела узколокальный характер. Самое минимальное расстояние (360 м) между гнездами “сова—зимняк” не было минимальным по сравнению с этим показателем в другие годы (табл. 1), но эффект уплотнения проявился во внутривидовых поселениях: среднее расстояние между гнездами у каждого из видов было значительно меньше среднего за все годы. У зимняков в этом году оно было наименьшим для вида — 1426 ± 104 м (среднее $\pm$ стандартная ошибка); для сов, хотя и не наименьшим, но меньше, чем в годы с таким же или близким (3 и 3.5) баллом численности леммингов — 2675 ± 109 м.

Если рассматривать каждый вид этой пары отдельно, то распределение обоих видов в пределах отдельного сезона либо достоверно равномерное, либо имеет тенденцию быть таковым (Харитонов, 2024, 2026). В этом плане имеет смысл оценить

Таблица 2. Коэффициент Кларка—Эванса (R) для моновидовых и поливидовых поселений

Table 2. Clark—Evans coefficient (R) in single-species and multi-species settlements

Год	В поселениях зимняка (по: Харитонов, 2026)	В поселениях белых сов (по: Харитонов, 2024)	В совместных поселениях зимняков и сов	P (Достоверность коэффициента Кларка—Эванса)
1996*	1.39	1.22	1.19	0.373309
1999*	1.54	1.40	1.19	0.175484
2002	1.31	1.15	1.17	0.097068
2004	1.33	1.11	1.14	0.114350
2005	1.48	1.17	1.01	0.839477
2007	1.19	1.24	1.11	0.235985
2014	1.26	1.14	1.09	0.345760
2016	1.67	1.45	2.02	0.000015
2019	1.31	1.12	1.18	0.122649

Примечание. * 1996 и 1999 гг. — данные получены из статей Tulp et al., 1997; Volkov et al., 2000; Willems et al., 2002.

Notes. * 1996 and 1999 — data have been taken from articles: Tulp et al., 1997; Volkov et al., 2000; Willems et al., 2002.

распределение гнезд внутри двухвидового поселения и сравнить это распределение с таковым в моновидовых поселениях. Возможность оценки пространственной структуры смешанного поселения двух экологически близких видов была ранее продемонстрирована на примере длиннохвостого и среднего поморников (Харитонов, 2022).

Во все годы, кроме 2016 г., который потребует специального рассмотрения, распределение гнезд в поселениях сова–зимняк значительно ближе к случайному, чем в ситуациях, когда рассматривались только гнезда зимняков (табл. 2). По сравнению с распределением сов, которое в каждый отдельный сезон было довольно близко к случайному, распределение гнезд сов и зимняков, рассмотренных как единое поселение, дает неоднозначные результаты. Распределение этих гнезд было более случайным в 1996, 1999, 2007 и 2014 гг. по сравнению с другими годами исследований; в 2002, 2004 и 2019 гг. оно становится немного более равномерным, а в 2005 г., когда R (Clark, Evans, 1954) почти достигает единицы, становится практически случайным (табл. 2).

Распределение при совместном гнездовании отклоняется от случайного слабее, чем распределение гнезд только зимняков, и с очевидностью свидетельствует, что наличие сов, в общем случае, либо очень мало мешает, ибо совсем не мешает зимнякам занимать пространство тундры.

Совы и зимняки при разной численности леммингов. Перспективным представляется сравнительный анализ изменчивости характеристик гнездования белой совы и зимняка с учетом для последнего как сезонов с присутствием гнездящихся сов, так и сезонов с их отсутствием (рис. 2). Оказалось, что у зимняков плотность гнездования, выраженная как среднее расстояние до ближайшего соседа, была сильнее связана с баллом численности леммингов, чем плотность гнездования у сов. Объяснением этому может служить тот факт, что зимняки способны гнездиться в условиях более широкого диапазона колебаний численности леммингов по сравнению с белыми совами. Белые совы в норме, не размножаясь в годы с баллом численности леммингов, равным 1 и 2, не приобрели необходимых адаптаций гнездования при малой

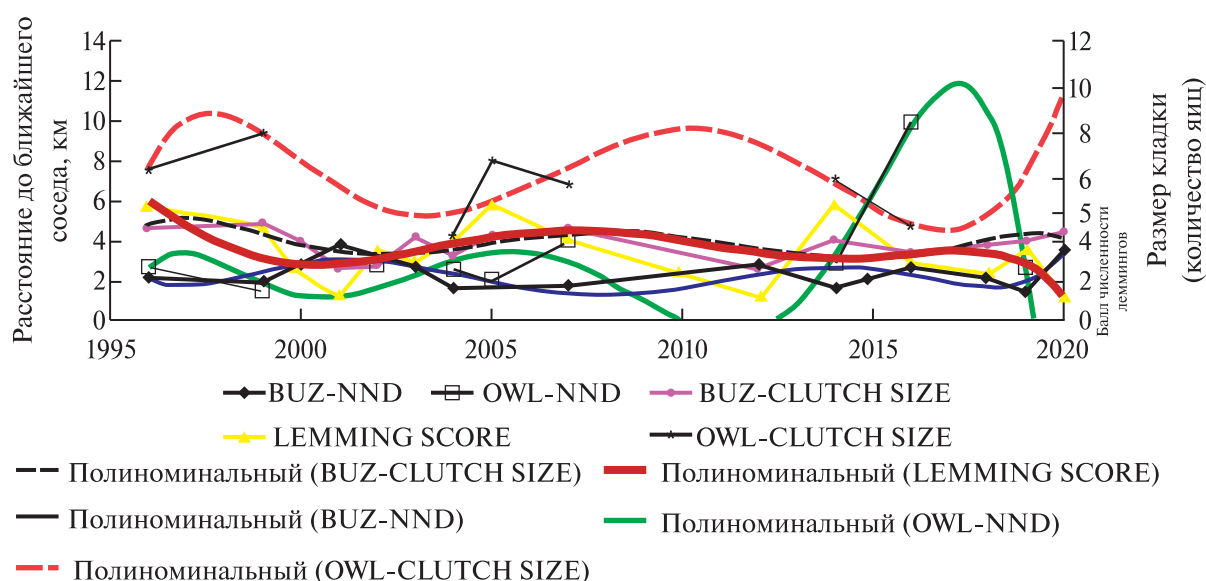


Рис. 2. Параметры гнездования белых сов и зимняков. Выравнивание произведено в программе Excel полиномами от 4 до 6 степени. По оси абсцисс отложены годы, по осям ординат слева — средние расстояния между ближайшими соседними гнездами, справа — балл численности леммингов (обведено) и размер кладки. BUZ-NND — среднее расстояние до ближайшего соседнего гнезда у зимняков; OWL-NND — среднее расстояние до ближайшего соседнего гнезда у сов; BUZZ-CLUTCH SIZE — средний размер кладки у зимняков; OWL-CLUTCH SIZE — средний размер кладки у сов; LEMM SCORE — балл численности леммингов; гладкие линии разного цвета и фактуры — полиномиальные выравнивание всех 5 перечисленных параметров

Fig. 2. Breeding parameters in Sony Owls and Rough-legged Buzzard. 4–6 math powers polynomial approximation lines were produced in Excel. X-axis represents years. Left Y-axis represents mean nearest neighbor distances between nests, right Y-axis represents two parameters: lemming score (circled) and average clutch size. Legend: BUZ-NND — mean nearest neighbor distance between nests in Rough-legged Buzzard; mean nearest neighbor distance between nests in Snowy Owls; BUZZ-CLUTCH SIZE — average clutch size in Rough-legged Buzzard; OWL-CLUTCH SIZE — average clutch size in Snowy Owls; LEMMING SCORE — score of the lemming numbers; smooth lines of different color and texture are polynomial approximations of all 5 enumerated parameters

численности леммингов, в то время как зимняки такими адаптациями обладают (Харитонов, 2026).

До 2016 г. плотность гнездования сов изменялась синхронно с баллом численности леммингов, а в 2016–2019 гг. ситуация стала обратной — при меньшем балле численности леммингов плотность гнездования сов увеличилась (рис. 2). Что касается размера кладки, то у зимняков этот показатель тоже менялся с небольшой задержкой и более или менее одновременно с изменениями численности леммингов, как в классических моделях экологии (Литвинова, Шинкарева, 2002). У сов же имело место явное несоответствие (противоположные тенденции) этих двух параметров, причем в последние годы разнонаправленность этих тенденций оказалась выражена ярче (рис. 2).

Для зимняков за все годы исследований, без разделения на сезоны с гнездящимися и не гнездящимися белыми совами, в первой главной компоненте факторного анализа существенными (Jeffers, 1978) оказываются такие характеристики, как среднее расстояние до ближайшего соседа, средний размер кладки и балл численности леммингов. Во второй компоненте — минимальное в сезоне расстояние между гнездами и практически существенной является дата начала гнездования (Харитонов, 2026). Если рассмотреть факторные нагрузки разных параметров у зимняков отдельно в годы, когда белые совы гнездились, и когда — нет, то получается следующее. В годы отсутствия сов, то есть при баллах численности лемминга не более 2, существенное значение балла численности леммингов и размера кладки в первой компоненте остается: факторные нагрузки -0.757394 и -0.895553 соответственно. Фактор даты начала гнездования находится во второй компоненте с почти существенным значением (в годы малой численности леммингов зимняки нередко гнездятся позже (Харитонов, 2026)) — -0.688417 . В сезоны, когда гнездятся совы, фактор даты откладки яиц переходит в первую компоненту и становится полностью существенным (0.786243), и уже именно даты откладки определяют динамику гнездования зимняков. Среднее расстояние между гнездами определяет динамику гнездования зимняков по сезонам в случае, если не учитывать факты гнездования сов (Харитонов, 2026). При отдельном рассмотрении “совиных” и “несовиных” сезонов, при отсутствии сов это расстояние по-прежнему присутствует в первой компоненте и оказывает существенное влияние. При наличии сов этот фактор становится “детальной особенностью размножения”, то есть переходит во вторую компоненту. При этом в годы гнездования сов более действенным является фактор среднего расстояния между гнездами по сравнению с минимальным расстоянием между гнездами в сезоне (факторные

нагрузки -0.768458 и -0.686120 , соответственно), а в годы отсутствия сов значительно более существенным становится минимальное расстояние между гнездами (во второй компоненте 0.605657 и 0.913168).

ОБСУЖДЕНИЕ

Взаимоотношения средних поморников с зимняками и белыми совами. Как ни странно, близкое соседство со средними поморниками может иногда пагубно сказаться на зимняках. Существуют два аспекта взаимоотношений поморников с зимняками: поморники меньше опасаются зимняков, чем сов, и — поморники, скорее всего (хотя есть только косвенные свидетельства), могут разорять гнезда зимняков. Последнее имеет место при очень малой или уменьшающейся в течение сезона численности леммингов. Средние поморники — возможные разорители гнезд зимняков, например, в 2018 г. три яйца зимняка в гнезде на мысу Светящем были расклеваны, скорлупки валялись рядом с гнездом. Хотя зимняки очень хорошо защищают свои гнезда от любых хищников, даже песцов, стараясь вцепиться им в спину (Рябицев, 2008). Однако при дефиците леммингов искать пропитание приходится не только самцу, но и насиживающей самке. Если оба партнера при этом удаляются от гнезда на большое расстояние, то их гнездо может быть разорено (В.М. Галушин, персональное сообщение). Также в 2018 г., когда количество загнездившихся зимняков превышало их обычное количество (по наблюдениям в другие сезоны) при имеющейся в данный сезон численности леммингов (подробнее ситуация описана в Харитонов, 2026), в гнездах зимняков исчезали в основном яйца некриптической окраски (Харитонов, 2019). Другой “кандидатуры” на роль похитителя яиц, кроме среднего поморника, в тундре мы не увидели.

Среднее значение минимальных расстояний между гнездами или центрами территорий у среднего поморника за все годы в окрестностях бухты Медуза, когда гнездились белые совы, составило 399.9 ± 109.1 м (Харитонов, 2022), то есть это величина того же порядка, что и межвидовые расстояния. Самое малое из минимальных расстояний между гнездами средних поморников отмечено в 2005 г. и составило 181 м. Это был год так называемого “суперпика” (наибольшей численности) леммингов, который отмечается один раз в 11 лет (Литвин, Овсяников, 1990; Харитонов и др., 2008). Данное расстояние было все равно больше, чем межвидовые расстояния между гнездами пар видов: сова—поморник и зимняк—поморник.

Взаимоотношения зимняков и белых сов при разной численности леммингов. Среднее значение минимальных расстояний между гнездами или центрами территорий у зимняков за все сезоны составило 2361 ± 189 м (Харитонов, 2026), у белых сов — 3586 ± 892 м (Харитонов, 2024). Поскольку внутривидовые расстояния оказались существенно больше межвидовых, можно заключить, что особи обоих видов более активно реагируют на присутствие конспецификов, чем на присутствие миофага другого вида. Минимальные зарегистрированные расстояния между гнездами были сходными у обоих видов: 528 м для зимняка и 558 м для белой совы (Харитонов, 2024, 2026). Как и в описанном выше случае со средними поморниками, это имело место в 2005 г., в год “суперпика” леммингов. То есть минимальные внутривидовые расстояния у всех трех видов отмечались именно в год “суперпика” леммингов. Самые минимальные межвидовые расстояния были отмечены также в один из сезонов средней численности леммингов (2019 г.), причем эти расстояния сформировались в районе наибольшей локальной концентрации леммингов. Выявленные различия во внутривидовых и межвидовых дистанциях при разных фазах цикла численности леммингов свидетельствуют о том, что пространственное распределение гнезд у всех трех видов определяется независимым выбором места гнездования в каждом сезоне, без межвидового влияния. Получается, что в смысле использования пространства совы, в общем случае, либо очень мало мешают, ибо совсем не мешают зимнякам занимать пространство тундры. Таким образом, в пространственном отношении зимняки с совами если и конкурируют, то гораздо слабее, чем совы между собой и зимняки между собой. Судя по точно такой же закономерности изменения расстояний между совами и поморниками и зимняками и поморниками, то же самое можно сказать и про средних поморников: совы и зимняки не мешают средним поморникам гнездиться.

Сохраняет актуальность вопрос о наличии пищевой конкуренции между белой совой и зимняком. Такая конкуренция, вероятно, существует, так как в сезоны с численностью леммингов, достаточной для гнездования сов, оба вида питаются одним и тем же видом добычи. Данное предположение может быть проверено путем анализа пространственной структуры поселений, а также сравнением численности и успешности размножения зимняка в сезоны, пограничные с сезонами с разной численностью леммингов: средней (когда белые совы гнездятся) и несколько ниже средней (когда белые совы не гнездятся).

В литературе есть указание на случай агрессивных отношений сов к зимнякам в окрестностях

бухты Медузы в 1999 г. (Willems et al., 2002). По мнению авторов, агрессивное поведение белой совы вынудило пару зимняков бросить свое гнездо. Это гнездо находилось в 357.8 м от гнезда совы (наши вычисления). Однако в том же совместном поселении сова–зимняк в том же 1999 г. другая пара сов загнездилась на меньшем расстоянии от пары зимняков (328.8 м — наши вычисления), где никакой агрессии между видами отмечено не было (Willems et al., 2002). За все годы наших исследований проявление агрессии между зимняками и совами не отмечалось ни разу. Однако атаки средних поморников на зимняков и сов не были редкостью. Хотя подробные исследования характера этих стычек автор не проводил.

Есть или нет агрессии, но сова и зимняк могут гнездиться очень близко друг от друга. Самые минимальные расстояния между активными и успешными гнездами этих видов отмечены в годы высокой численности леммингов, это расстояние составляло всего 56.1 м в 2005 г., то есть в год самой высокой численности леммингов (табл. 1). В 2014 г. такое расстояние составило 82.3 м. В обоих случаях ситуация была идентичной: гнездо зимняка находилось на крутом обрыве высотой более 10 м (в 2005 г. — на р. Ефремова, в 2014 — на р. Лембе-рова), а совы гнездились на плакоре тундре, на некотором удалении от этого обрыва. В 2005 г. гнездо совы располагалось на том же берегу реки, что и гнездо зимняка, а в 2014 г. — через реку. Таким образом, судя по внутривидовым и межвидовым расстояниям, зимняки при любой численности леммингов готовы гнездиться ближе к совам, чем к другим зимнякам. Если нет агрессии со стороны сов, которая обычно не наблюдается, зимняки занимают свои территориальные ячейки (Харитонов, 2026), обращая мало внимания на гнездящихся сов, а в годы большой численности леммингов — словно не замечая их вовсе.

2014 г. имеет ряд примечательных особенностей, касательно совместного распределения зимняков и белых сов. В этот сезон с высокой численностью леммингов на всей обследованной территории (балл 5) на р. Максимовке и большей части р. Ефремова гнезд зимняков не было, но совы гнездились (рис. 1). Зимняки здесь присутствовали и занимали территории, но гнезд найдено не было. При этом около одного из трех гнезд сов в долине реки Максимовка лежало 40 добытых леммингов — максимальное число для всего периода исследований, что свидетельствует о действительно большой численности этих грызунов. Найти объяснение факту отсутствия гнезд зимняков в этой части района исследований пока не представляется возможным.

Гораздо понятнее такое явление, как несколько угнетенное (по успешности размножения)

состояние зимняков при средней численности леммингов и гнездящихся совах. В 2003 г. численность леммингов была ниже, чем в 2002. Если в 2002 г. совы гнездились, то в 2003 — нет, а зимняки загнездились даже успешнее, чем в 2002: размер их кладки был ощутимо больше. Аналогичная закономерность наблюдалась в долине реки Колымы при околопороговой численности леммингов для гнездования сов, когда в сезоны с более низким обилием леммингов, но при отсутствии белых сов, плотность гнездования зимняков была выше, чем в периоды с более высокой численностью грызунов, но при наличии гнездящихся сов (Potapov, 1997).

Таким образом, при значении обилия леммингов, равном 5 баллам, достоверных свидетельств взаимного конкурентного влияния между зимняком и белой совой не выявлено. При балле численности 3 (“средняя”) совы мешают зимнякам, уменьшая их успех размножения. А мешают ли зимняки совам? Проверить это напрямую невозможно, так как не было сезонов, когда гнездились одни совы, а гнезда зимняков отсутствовали. Для ответа на этот вопрос можно использовать необычную ситуацию того же 2014 г., когда часть белых сов на севере района работ гнездилась вперемешку с зимняками, а часть — на р. Максимовке, где гнездящихся зимняков не было (рис. 1). Для этого надо сравнить размеры кладок в четырех гнездах на р. Максимовке и Ефремова (в пятом гнезде размер кладки был неясен) и пяти гнездах на севере района работ. В районе, где гнездились зимняки, кладки у сов состояли из 6, 6, 7, 7 и 7 яиц. Там, где гнездящихся зимняков не было, — 6, 6, 4 и 6 яиц. То есть при отсутствии гнездящихся зимняков успех откладки яиц у сов получился даже несколько меньше, чем в местах, где гнезда зимняков присутствовали. Эти данные, пусть и косвенно, указывают на то, что зимняки не мешают совам гнездиться.

В 2019 г. ситуация выглядела так, что обилия леммингов было достаточно для гнездования сов и средних поморников, но оказалось недостаточно (кроме трех гнезд в северной части района исследований, где локальная численность леммингов была выше (Харитонов, 2026)) для зимняков. Следовательно, при большой численности леммингов оба вида вполне гнездятся, а при пороговой для гнездования сов численности леммингов совы и зимняки друг друга могут замещать. В частности, в 2016 г. зимняки загнездились на больших расстояниях от сов (рис. 1), что и обусловило равномерное распределение гнезд в совместном поселении. Таким образом, при пороговой для гнездования сов численности леммингов средний поморник, видимо, занимает промежуточное положение в этой гильдии между зимняком и совой: в годы

такой численности леммингов средние поморники легче сосуществуют вместе с совами, чем зимняки.

В 2016 г., в отличие от всех остальных сезонов, распределение гнезд в совокупном поселении сов и зимняков резко отклонилось от случайного в сторону равномерного (табл. 1). В этот сезон в ближайших окрестностях станции (север района работ) балл численности лемминга равнялся 2.5, а на юге был чуть выше — 3.0. На севере района работ расстояния между зимняками больше (и почти одинаковые) и от сов до зимняков больше, чем на юге. На юге между зимняками расстояния были меньше, чем на севере (но тоже почти одинаковые), и от гнезд сов до гнезд зимняков тоже были меньше. В 2016 г. в моновидовом и поливидовом поселениях более значительное, чем в другие сезоны, отклонение распределения гнезд в сторону равномерного обусловлено сходными расстояниями между гнездами каждого из видов этого поселения.

Кроме того, вероятно, в 2016 г. в данном районе при столь малой численности леммингов из трех пар сов две пары загнездились в результате проводимого мною в окрестности бухты Медуза эксперимента по демонстрации макетов белых сов. Макеты были изготовлены из отшлифованных морем деревянных болванок, размером с белую сову, покрашенных в белый цвет с нанесенными черной краской изображениями глаз и клюва. Макеты были расставлены в тундре таким образом, чтобы инициировать формирования колоний черных казарок вокруг них, однако эти макеты в отдельные сезоны хорошо “сработали” и как привлекающий раздражитель для белых сов (Харитонов, 2019а). За счет этих двух пар сов резко усилилась равномерность распределения всего смешанного поселения. Как ни странно, это произошло, хотя в гораздо меньшей степени, и в 2002 г. Тогда при рассмотрении поливидового поселения коэффициент R увеличил свое значение всего на 2 сотые, по сравнению со случаем, если рассматривать поселение исключительно сов, однако сильно увеличилась достоверность этого коэффициента (табл. 2). Если сравнивать распределение только зимняков с совместным распределением зимняков с совами, то распределение гнезд зимняков в этом случае меньше отклонилось от случайного в сторону равномерного по сравнению с совместным распределением. В то же время по сравнению с совами совместное распределение сильнее отклонилось от случайного в сторону равномерного: для поселения только сов $R = 1.15$ и $P = 0.4012$, для совместного $R = 1.17$ и $P = 0.097$. Это означает, что распределение гнезд в поливидовом поселении достигло низшего порога достоверности $P = 0.1$ (табл. 2) и может рассматриваться как равномерное. Однако во все годы, кроме 2016 г., совместный анализ распределения

зимняков и сов всегда показывал, что распределение гнезд в смешанном поселении было более случайным, чем в случае, если считать только зимняков, а в 2016 г. сделало распределение более равномерным и для тех и для других (табл. 2).

Резкое отличие типа пространственного распределения зимняков и белых сов в 2016 г. от всех прочих лет может служить дополнительным свидетельством привлекающего эффекта, оказанного макетами на белых сов. Еще одним аргументом в пользу привлекающего действия макетов может служить изменение корреляции между средним расстоянием до ближайшего гнезда у зимняков (Харитонов, 2026) и фактом наличия-отсутствия сов в сезоне гнездования. Для вычисления коэффициента корреляции обозначим сезоны, когда совы гнездились, как “1”, годы их отсутствия — как “0”. В реальной ситуации, когда совы гнездились в 2016 г., корреляция между указанными величинами такова: $r_p = -0.62$, $P = 0.015$; $r_s = -0.63$, $P = 0.012$. Если 2016 г. считать годом без гнездящихся сов, то корреляция резко возрастает: $r_p = -0.74$, $P = 0.0016$; $r_s = -0.77$, $P = 0.0007$. Таким образом, 2016 г. в реальности ухудшил данную корреляцию. Это, опять же, позволяет считать, что в 2016 г. совы в окрестностях бухты Медуза без внешних побудительных причин не должны были гнездиться.

Экологические отпечатки зимняков и сов в годы гнездования сов очень похожи друг на друга и отличаются от экологических отпечатков зимняков в годы, когда совы не гнездились (рис. 3, левая и правая колонки графиков). Анализ экологических отпечатков также демонстрирует сходство условий гнездования зимняков в сезоны 2001, 2012 и 2020 гг. (рис. 3, левая колонка графиков). Примечательно, что конфигурация графика зимняков 2016 г. очень похожа на таковые у зимняков в годы, когда совы не гнездились. Это еще раз указывает, что сезон 2016 г. должен был состояться как год без гнездования сов. Графики параметров гнездования зимняков и белых сов (рис. 3, центральная колонка) демонстрируют сходную конфигурацию во всех сезонах с присутствием сов, за исключением сезонов 2002 и 2016 гг., которые схожи между собой, но отличаются от остальных. Это позволяет предположить, что условия в оба указанных сезона находились на нижней границе приемлемых для гнездования белых сов условий. При этом в 2002 г. совы в непосредственных окрестностях бухты Медуза загнездились без внешних побудительных причин, в 2016 г. к гнездованию в этой области их “подтолкнул” эксперимент с макетами. Получается, что “добавление сов” в поселение 2016 г. сделало характер сезона для этих обоих видов похожим на 2002 год.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Самые малые расстояния внутри моновидовых поселений у всех трех видов отмечены в год максимальной численности леммингов — 2005 (Харитонов, 2022, 2024, 2026). Минимальные расстояния между гнездами зимняка и белой совы также отмечены в годы наибольшей численности леммингов. На величину самых минимальных расстояний между гнездами средних поморников с двумя другими рассматриваемыми видами численность лемминга имеет меньшее влияние: самые минимальные межвидовые расстояния с участием среднего поморника были в год средней численности леммингов. Тем не менее это наблюдалось на небольшой территории, где численность леммингов была выше, чем в окрестностях.

Анализ пространственного распределения гнезд свидетельствует о преимущественно независимом размещении всех трех видов, что наиболее выражено у поморников. Судя по минимальным расстояниям между гнездами, для всех трех видов особи своего вида являются более значимыми конкурентами за пространство, чем особи других видов, пусть и питающиеся тем же видом пищи. При этом средние поморники при выборе места гнездования сильнее опасаются белых сов, чем зимняков. На протяжении всех наблюдений прямой межвидовой агрессии между указанными видами не было зарегистрировано ни разу. Тем не менее пищевая конкуренция между некоторыми из них имеет место в годы пороговой для гнездования сов численности леммингов. В эти годы зимняки гнездятся менее успешно, чем в сезоны, когда численность леммингов становится ниже порога, определяющего возможность гнездования белых сов. Для сов присутствие зимняков даже в сезоны пороговой численности леммингов, скорее всего, не имеет значения. Если судить по расстоянию между гнездами, то в годы высокой численности грызунов белые совы и зимняки не мешают друг другу и могут гнездиться всего в нескольких десятках метров друг от друга без взаимной межвидовой агрессии.

В результате работы собраны дополнительные свидетельства того, что на факт гнездования белых сов в окрестностях бухты Медузы в 2016 г. повлиял поведенческий эксперимент, проводимый нами с макетами белых сов.

В данном исследовании получены дополнительные данные о возникновении с 2016 г. в окрестностях бухты Медуза дисбаланса между популяционной динамикой леммингов и системой хищник—жертва. Ранее отмечено, что с 2016 г. вместе с затуханием колебаний численности леммингов стала наблюдаться (или — усилилась) фрагментация небольших по площади районов с разной численностью леммингов, тогда как ранее численность



Рис. 3. Экологические отпечатки характера гнездования зимняков (левый вертикальный ряд графиков возле цифр года), белых сов (правый вертикальный ряд графиков) и совместных поселений зимняков и сов (средний ряд графиков) в разные сезоны. Расположение осей в левых колонках (по часовой): *A* – среднее расстояние до ближайшего соседа в сезоне у зимняков, *B* – средний размер кладки зимняков, *B* – балл численности леммингов; в средних колонках: *A* – среднее расстояние до ближайшего соседа в сезоне у зимняков, *B* – средний размер кладки зимняков, *B* – среднее расстояние до ближайшего соседа в сезоне у белых сов, *Г* – средний размер кладки белых сов, *Д* – балл численности леммингов; в правых колонках: *A* – среднее расстояние до ближайшего соседа в сезоне у белых сов, *B* – средний размер кладки белых сов, *B* – балл численности леммингов. Красные линии графиков – средние значения параметров в сезоне, синие – сезонные максимумы, зеленые – сезонные минимумы

Fig. 3. Ecological fingerprints of the breeding performance of Rough-legged Buzzards (left vertical column of chats near digits of years), Snowy Owls (right vertical column of chats) and combined settlements of Buzzards and Owls (middle column of charts) in different seasons. Axis position in the left columns (clockwise): *A* – mean nearest neighbor distance in Buzzards, *B* – average clutch size in Buzzards, *B* – lemming score; in middle columns: *A* – mean nearest neighbor distance in Buzzards, *B* – average clutch size in Buzzards, *B* – mean nearest neighbor distance in Owls, *Г* – average clutch size in Owls, *Д* – lemming score; in right columns: *A* – mean nearest neighbor distance in Snowy Owls, *B* – average clutch size in Snowy Owls, *B* – lemming score. Red lines in chats represents mean values of the parameters in the season, blue lines are seasonal maximums, green lines are seasonal minimums

леммингов была примерно одинаковой по всему району исследований (Харитонов, 2026). При этом у зимняков система работала примерно так же, как и до 2016 г.: размер кладки этого вида менялся более или менее синхронно в соответствии с изменениями численности леммингов, согласно классическим моделям экологии. До 2016 г. плотность гнездования белых сов демонстрировала положительную связь с баллом численности леммингов, в последующие

годы характер связи сменился на противоположный. Кроме того, начиная с 2016 г. у сов усилилась тенденция к несоответствию между размером кладки и баллом численности леммингов.

Экологические отпечатки, построенные по трем параметрам гнездования зимняков и белых сов, позволили четче, чем другие методы анализа, выявить схожесть некоторых сезонов между собой и понять, в чем эта схожесть состояла.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Харитонов С.П. Пространственная структура гнездовых поселений длиннохвостого (*Stercorarius longicaudus*) и среднего (*Stercorarius pomarinus*) поморников (Charadriiformes, Stercorariidae) в тундрах Таймыра. *Зоологический журнал*. 2022. Т. 101. № 9. С. 1015–1031.
2. Харитонов С.П. Пространственная структура гнездовых поселений белой совы (*Bubo scandiacus*, Strigiformes, Strigidae) в тундрах северо-западного Таймыра. *Зоологический журнал*. 2024. Т. 103. № 5. С. 73–84.
3. Харитонов С.П. Пространственная структура гнездовых поселений зимняка (*Buteo lagopus*, Accipitriiformes, Accipitridae) в тундрах северо-западного Таймыра. *Зоологический журнал*. 2026. Т. 105. № 2. С. 115–131.
4. Харитонов С.П. Структура поселений зимняка (*Buteo lagopus*) и стратегия гнездования этого вида при разной численности леммингов (на примере популяции окрестностей бухты Медуза, Таймырский АО). *Разнообразие и управление ресурсами животного мира в условиях хозяйственного освоения Европейского севера*. Тезисы докладов международной конференции, 27 ноября – 1 декабря 2002 г., Сыктывкар. Сыктывкар, 2002. С. 51–52, 75–76.
5. Харитонов С.П., Волков А.Е., Виллемс Ф., и др. Колонии черных казарок возле белых сов: расстояния между гнездами в зависимости от численности леммингов и песцов. *Известия РАН. Серия Биологическая*. 2008. № 3. С. 313–323.
6. Сыроечковский Е.В. *Пути адаптации гусеобразных трибы Anserini к обитанию в Арктике*. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2013.
7. Литвинова М.К., Шинкарева О.П. *Экология: учебное пособие*. Пенза: РИО ПГСХА, 2002.
8. Харитонов С.П. Птицы и млекопитающие окрестностей бухты Медуза, Диксонский район, северо-западный Таймыр. *Научные труды Федерального государственного бюджетного учреждения “Объединенная Дирекция заповедников Таймыра”*. Норильск: АПЕКС, 2015. Вып. 1. С. 173–200.
9. Головнюк В.В., Соловьев М.Ю., Поповкина А.Б. Характер пребывания и численность птиц в окрестностях арктической станции биологических исследований “Виллем Баренц” по наблюдениям 2015–2017 гг. *Научные труды Федерального государственного бюджетного учреждения “Объединенная Дирекция заповедников Таймыра”*. Вып. 2. Норильск: АПЕКС, 2018. С. 79–105.
10. Tulp I., Bruinzeel L., Jukema J., Stepanova O. Breeding waders at Medusa Bay, Western Taimyr, in 1996. *WIWO report* 57. Zeist: WIWO, 1997. 92 p.
11. Khomenko S., Rosenfeld S., Dyluk S. Birds of Medusa Bay, NW Taimyr, in 1997. Results of Russian-Ukrainian expedition. *WIWO-report-66*. Zeist: WIWO, 1999. P. 1–48.
12. Willems F., Turnhout C. van, Kleef H. van, Felix R. Breeding Birds of Medusa Bay, Taimyr, Russia. Methods for biological monitoring in the Arctic, with results of 1998 and 1999. *WIWO-report* 77. Zeist: WIWO, 2002. 177 p.
13. Kleef H.H. van, Willems F., Volkov A.E., et al. Dark-bellied brent geese *Branta b. bernicla* breeding near Snowy owl *Nyctea scandiaca* nests lay more and larger eggs. *Journal of Avian Biology*. 2007. V. 38. Is. 1. P. 1–6.
14. Харитонов С.П., Иваненко Н.Ю., Чухарева И.П., Анисимов Ю.А. Использование GPS-навигатора для картирования колоний птиц: методическая проверка. *Поволжский экологический журнал*. 2011. № 1. С. 59–69.
15. Харитонов С.П. Изучение пространственного распределения гнезд в колонии. *Методы и теоретические аспекты исследований морских птиц*. Материалы V Всероссийской школы по морской биологии (25–27 октября 2006 г., г. Ростов-на-Дону). Ростов-на-Дону: Издательство ЮНЦ РАН, 2007. С. 83–104.
16. Харитонов С.П. *Компьютерная программа “Карта колонии”, исполняемый файл – colonmap.exe*. 1999.
17. Volkov A.E., Khomenko S., Kleef H. van, Willems F. Breeding of Brent Geese at Meduza Bay, Taimyr, and relation with lemming predators. *Casarca (Bulletin of the Goose and Swan study group of Eastern Europe and North Asia)*. 2000. № 6. С. 63–75.
18. Kharitonov S.P., Tretyakov A.V., Mishchenko A.L. et al. Observations on marine Mammals and Seabirds in the Antarctic: Ecological Fingerprints of Seaside Distribution during the 79th Voyage of the Research Vessel Akademik Mstislav Keldysh. *Biology Bulletin*. 2022. V. 49. Iss. 8. P. 233–248.
19. Kharitonov S.P., Mischenko A.L., Konyukhov N., et al. How closely Common Pochards (*Aythya ferina*) interact with Spring Phenology on Migration. *Biology Bulletin*. 2024. V. 51. No. 1. P. 187–199.

20. Kharitonov S.P., Avilova K.V., Konyukhov N.B. Migratory Pattern in European Mallards (*Anas platyrhynchos*) Changes through Decades: Probable Causes and Number Growth of Wintering Ducks in European Russia Cities. *Biology Bulletin*. 2025. V. 52. Article 124. P. 1–13.
21. Харитонов С.П. Компьютерная программа “Лепестковая диаграмма” исполняемый файл spider_g.exe. 2021.
22. Clark P.J., Evans F.C. Distance to the nearest neighbour as a measure of spatial relationships in populations. *Ecology*. 1954. V. 35. № 4. P. 445–453.
23. Jeffers J.N.R. *An introduction to systems analysis with ecological applications*. Baltimore: University Park Press. 1978.
24. Рябицев В.К. *Птицы Урала, Приуралья и Западной Сибири*. Справочник-определитель. Екатеринбург: Издательство Уральского Университета, 2008.
25. Харитонов С.П. Предъявленные альтернативы — вероятный механизм ускоренного действия естественного отбора: к биологии зимняка *Buteo lagopus* на западном Таймыре. *Русский орнитологический журнал*. 2019а. Экспресс-выпуск. Т. 28. № 1853. С. 5471–5480.
26. Литвин К.Е., Овсяников Н.Г. Зависимость размножения и численности белых сов и песцов от численности леммингов на острове Врангеля. *Зоологический журнал*. 1990. Т. 69. № 4. С. 52–64.
27. Potapov E.R. What determines the population density and reproductive success of rough-legged buzzards, *Buteo lagopus*, in the Siberian tundra? *Oikos*. 1997. 78 (2): 362–376.
28. Харитонов С.П. “Рациональное” и “иррациональное” в поведении птиц: сочетание рационально-вероятностной и релизерной моделей поведения при принятии решения о выборе места гнездования. *Вестник Тверского государственного университета*. Биология и экология. 2019а. Номер 1(53). С. 233–250.

REFERENCES

1. Kharitonov S.P. Prostranstvennaya structura gnezdovykh poselenii dlinnokhvostogo (*Stercorarius longicaudus*) i srednego (*Stercorarius pomarinus*) pomornikov (Charadriiformes, Stercorariidae) v tundrach Taimyra [Spatial structure of the breeding settlements of the long-tailed (*Stercorarius longicaudus*) and pomarine (*Stercorarius pomarinus*) skuas (Charadriiformes, Stercorariidae) in the Taimyr tundra]. *Zoologicheskii Journal*. 2022. 101(9):1015–1031. (In Russ.).
2. Kharitonov S.P. Prostranstvennaya structura gnezdovykh poselenii beloi sovy (*Bubo scandiacus*, Strigiformes, Strigidae) v tundrach severo- zapadnogo Taimyra [Spatial structure of the breeding settlements of the snowy owl (*Bubo scandiacus*, Strigiformes, Strigidae) in the tundra of the north- western Taimyr Peninsula]. *Zoologicheskii Journal*. 2024. 103(5):73–84. (In Russ.).
3. Kharitonov S.P. Prostranstvennaya structura gnezdovykh poselenii zimnyaka (*Buteo lagopus*, Accipitriiformes, Accipitridae) in the tundra of the north- western Taimyr Peninsula. [Spatial Structure of Breeding Settlements of the Rough-legged Buzzard (*Buteo lagopus*, Accipitridae, Accipitriiformes) in the Tundra of Taimyr Peninsula]. *Zoologicheskii Journal*. 2026. T. 105. № 2. С. 115–131. (In Russ.).
4. Kharitonov S.P. Structura poselenii zimnyaka (*Buteo lagopus*) i strategiya gnezdovaniya etogo vida pri raznoy chislennosti lemmingov (na primere populyatsii okrestnostei bukhty Meduza, Taimyr AA) [The structure of the rough-legged buzzard (*Buteo lagopus*) settlements and breeding strategy in years with different lemming numbers (by the example of the local population near Medusa Bay, Taimyr AA)]. *Raznoobrazie i upravleniye resursami zhivotnogo mira v usloviyakh khozaistvennogo osvoiniya Evropeyskogo severa* [Diversity and management of animal resources in the European North Industrial development]. Abstracts of the international conference, 27 November – 1 December 2002, Syktyvkar, Syktyvkar, 2002, pp. 75–76, 51–52. (In Russ.).
5. Kharitonov S.P., Volkov A.E., Willems F., and others. Kolonii chernykh kazarok voze belykh sov: rasstoyaniya mezhdu gnezdami v zavisimosti ot chislennosti lemmingov i pestsov [Brent Goose colonies near Snowy Owls: Internet distances in relation to abundance of lemmings and arctic foxes]. *Izvestiya RAS. Seriya biologicheskaya*. 2008. Iss. 3. pp. 313–323. (In Russ.).
6. Syroeckovskii E.V. *Puti adaptatsii guseobraznykh triby Anserini k obitaniyu v Arktike*. [Ways of adaptation in Anseriform of the tribe Anserini to the living in Arctic]. M.: Tovarischestvo nauchnykh izdaniy KMK. 2013. (In Russ.).
7. Litvinova M.K., Shinkareva O.P. *Ecologiya: uchebnoye posobiye*. [Ecology: textbook]. Penza: RIO PGSKhA. 2002. (In Russ.).
8. Kharitonov S.P. Ptitsy i mlekopitayushchiye okrestnostey buhty Meduza, Diksonskii rayon, severo- zapadnyi Taimyr [Birds and mammals of the vicinities of the Medusa Bay, Dikson District, north- western Taimyr Peninsula]. *Nauchnyye Trudy Federalnogo gosudarstvennogo byudzhethnogo uchrezhdeniya “Obyedinennaya Directsiya Zapovednikov Taimyra”*. Iss. 2. Norilsk: APEKS, 2015. Iss. 1. pp. 173–200. (In Russ.).
9. Golovnyuk V.V., Solovuev M.Y., Popovkina A.B. Kharakter prebyvaniya I chislennost ptits v okrestnostyakh arkticheskoi stantsii biologicheskikh issledovaniy “Willem Brents” po nablyudeniym 2015–2017 gg [Character of abundance and numbers of birds in the vicinities of Arctic station of biological studies “Willem Barents” according to observations in 2015–2017]. *Nauchnyye Trudy Federalnogo gosudarstvennogo byudzhethnogo uchrezhdeniya “Obyedinennaya Directsiya Zapovednikov Taimyra”*. Iss. 2. Norilsk: APEKS, 2018. 79–105 (In Russ.).

10. Tulp I., Bruinzeel L., Jukema J., Stepanova O. Breeding waders at Medusa Bay, Western Taimyr, in 1996. *WIWO report 57*. Zeist: WIWO, 1997. 92 p.
11. Khomenko S., Rosenfeld S., Dyluk S. Birds of Medusa Bay, NW Taimyr, in 1997. Results of Russian-Ukrainian expedition. *WIWO-report-66*. Zeist.: WIWO, 1999. P. 1–48.
12. Willems F., Turnhout C. van, Kleef H. van, Felix R. Breeding Birds of Medusa Bay, Taimyr, Russia. Methods for biological monitoring in the Arctic, with results of 1998 and 1999. *WIWO-report 77*. Zeist: WIWO, 2002. 177 p.
13. Kleef H.H. van, Willems F., Volkov A.E., et al. Dark-bellied brent geese *Branta b. bernicla* breeding near Snowy owl *Nyctea scandiaca* nests lay more and larger eggs. *Journal of Avian Biology*. 2007. V. 38. Is. 1. P. 1–6.
14. Kharitonov S.P., Ivanenko N.Yu., Chukhareva I.P., Anisimov Yu.A. Ispol'zovaniye GPS-navigatora dlya kartirovaniya koloniy ptits: metodicheskaya proverka [Usage of the GPS-navigator for the bird colonies mapping: test of methods]. *Povolzhskii ekologicheskii journal*. 2011. Iss. 1. pp. 59–69. (In Russ.).
15. Kharitonov S.P. Izucheniye prostanstvennogo raspredeleniya gnezd v kolonii [How to Study the waterbird colony structure]. *Metody i teoreticheskiye aspekt issledovaniya morskikh ptits* [Methods and theoretical aspects of sea bird studies]. Proceedings of the 5th All- Russian Marine Biology School (October 25–27 2006, Rostov-on- Don). Rostov-on- Don: SSC RAS Publishing House, 2007. pp. 122–147. (In Russ.).
16. Kharitonov S.P. *Komputernaya programma "Karta kolonii"*. [Computer program "A map of the colony"] – colonmap.exe. 1999.
17. Volkov A.E., Khomenko S., Kleef H. van, Willems F. Breeding of Brent Geese at Meduza Bay, Taimyr, and relation with lemming predators. *Casarca (Bulletin of the Goose and Swan study group of Eastern Europe and North Asia)*. 2000. № 6. C. 63–75.
18. Kharitonov S.P., Tretyakov A.V., Mishchenko A.L. et al. Observations on marine Mammals and Seabirds in the Antarctic: Ecological Fingerprints of Seaside Distribution during the 79th Voyage of the Research Vessel Akademik Mstislav Keldysh. *Biology Bulletin*. 2022. V. 49. Iss. 8. P. 233–248.
19. Kharitonov S.P., Mischenko A.L., Konyukhov N., et al. How closely Common Pochards (*Aythya ferina*) interact with Spring Phenology on Migration. *Biology Bulletin*. 2024. V. 51. No. 1. P. 187–199.
20. Kharitonov S.P., Avilova K.V., Konyukhov N.B. Migratory Pattern in European Mallards (*Anas platyrhynchos*) Changes through Decades: Probable Causes and Number Growth of Wintering Ducks in European Russia Cities. *Biology Bulletin*. 2025. V. 52. Article 124. P. 1–13.
21. Kharitonov S.P. *Komputernaya programma "Lepestkovaya diagramma"* [Computer program "Spider Graph"] – spider_g.exe. 2021.
22. Clark P.J., Evans F.C. Distance to the nearest neighbour as a measure of spatial relationships in populations. *Ecology*. 1954. V. 35. № 4. P. 445–453.
23. Jeffers J.N.R. *An introduction to systems analysis with ecological applications*. Baltimore: University Park Press. 1978.
24. Ryabitsev V.K. *Ptitsy Urala, Priural'ya i Zapadnoi Sibiri*. [Birds of Urals, Cisuralia and Western Siberia]. Spravochnik-opredelitel [Guide]. Ekaterinburg: Publising House of the Urals University, 2008. (In Russ.).
25. Kharitonov S.P. Predyavlenkiye alternativy – veroyatnyi mekhanizm uskorennoy deystviya yestestvennogo otbora: k biologii zimnyaka *Buteo lagopus* na zapadnom Taimyre [Placed alternatives is the probable mechanism of the enhanced natural selection: to the biology of the rough-legged buzzard *Buteo lagopus* at the western Taimyr Peninsula]. *The Russian Journal of Ornithology*. 2019a. 28(1853):5471–5480. (In Russ.).
26. Litvin K.E., Ovsyanikov N.G. Zavisimost' razmnzheniya i chislennosti belykh sovi pestsov ot chislennosti lemmingov na ostrove Vrangelya. [Dependence of the reproduction and numbers of Snowy Owls and Arctic Foxes from the lemming numbers on the Wrangel Island]. *Zoologicheskii Journal*. 1990. V. 69. Iss. 4. P. 52–64. (In Russ.).
27. Potapov E.R. What determines the population density and reproductive success of rough-legged buzzards, *Buteo lagopus*, in the Siberian tundra? *Oikos*. 1997. 78 (2): 362–376.
28. Kharitonov S.P. "Ratsyonal'noye" i "irratsyonal'noye" v povedenii ptits: sochetaniye ratsyonal'no-veroyatnostnoy i relizernoy modeley povedeniya pri prinyatii resheniya o vybere mesta gnezdovaniya. ["Rational" and "irrational" features in avian behavior: combination of rational-probabilistic and releaser models of the behavior during nest site choice]. *Vestnik Tverskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya i Ecologiya*. 2019a. Iss. 1(53). P. 233–250. (In Russ.).

Сведения об авторе

About the author

Сергей Павлович Харитонов – доктор биологических наук, доцент; ведущий научный сотрудник, ИПЭЭ РАН, Москва, Российская Федерация
E-mail: serpkh@gmail.com
<https://orcid.org/0000-0002-8659-3868>

Sergey P. Kharitonov – DSc, associate professor, head research biologist, IEE RAS, Moscow, Russian Federation
E-mail: serpkh@gmail.com
<https://orcid.org/0000-0002-8659-3868>

Поступила в редакцию 28.11.2025
После доработки 26.02.2026
Принята к публикации 19.03.2026

Received November 28, 2025
Revised February 26, 2026
Accepted March 19, 2026

УДК 599.323.4: 591.431.42

DOI: 10.7868/S3034545626030079

Оригинальная статья

Сравнение морфотипической изменчивости первого нижнего коренного зуба (m1) полевки Максимовича (*Alexandromys maximowiczii*) и восточной полевки (*Alexandromys fortis*) (Rodentia, Cricetidae)

М.А. Винокурова*, М.П. Тиунов

Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН, Владивосток, Российская Федерация

*e-mail: vinmary@mail.ru

Аннотация. Изучены морфотипические особенности жевательной поверхности первого нижнего коренного зуба (m1) современной полевки Максимовича (*Alexandromys maximowiczii*) с территории Амурской области (395 экз. зубов), а также современной восточной полевки (*Alexandromys fortis*) из южных районов Приморского края (620 экз. зубов). Изучение включало в себя традиционный анализ вариации лингвальной и буккальной сторон передней непарной петли зуба и строения четвертого лингвального входящего угла. На основании построенной классификационной морфологической таблицы для *A. maximowiczii* определено 72 морфотипа. В составе изучаемых выборок полевки Максимовича зафиксировано 10 m1 со слиянием передней непарной петли и пятой треугольной дентиновой петли, как у *A. oeconomus*, а также 11 m1 с замкнутой шестой треугольной дентиновой петлей. Поскольку жевательная поверхность m1 *A. maximowiczii* имеет идентичные варианты строения с таковой у *A. fortis*, был проведен сравнительный анализ изменчивости m1 этих двух видов. В результате у *A. fortis* и *A. maximowiczii* было обнаружено 15 морфотипов с идентичным строением.

При идентификации ископаемых m1 в первую очередь необходимо учитывать размерные характеристики их жевательной поверхности. m1 со схожими морфотипами и перекрывающимися размерными характеристиками относятся к “серой зоне”.

Ключевые слова: *Alexandromys fortis*, *Alexandromys maximowiczii*, морфотипы, m1, изменчивость, Дальний Восток России

Финансирование. Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (тема № 124012200182-1).

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. Все авторы сделали эквивалентный вклад в подготовку статьи.

Благодарности. Авторы благодарят анонимного рецензента и Евгению Анатольевну Маркову (ИЭРиЖ УрО РАН) за ценные замечания, позволившие значительно улучшить рукопись. Также благодарим Александра Михайловича Омелько (ФНЦ биоразнообразия ДВО РАН) за консультации при написании рукописи.

Ссылка для цитирования: Винокурова М.А., Тиунов М.П. Сравнение морфотипической изменчивости первого нижнего коренного зуба (m1) полевки Максимовича (*Alexandromys maximowiczii*) и восточной полевки (*Alexandromys fortis*) (Rodentia, Cricetidae) // Зоологический журнал / Russian Journal of Zoology. 2026. Т. 105. № 3. С. 90–105. <https://doi.org/10.7868/S3034545626030079>

Comparison of the Morphotypic Variability of the First Lower Molar (m1) in Maximowicz's Vole (*Alexandromys maximowiczii*) and the Eastern Vole (*Alexandromys fortis*) (Rodentia, Cricetidae)

M.A. Vinokurova*, M.P. Tiunov

Federal Scientific Center of East Asia Terrestrial Biodiversity, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok, Russian Federation

*e-mail: vinmary@mail.ru

Abstract. The morphotypic features of the occlusal surface of the first lower molar (m1) in the modern Maximowicz's vole (*Alexandromys maximowiczii*) from the Amur Region (395 specimens), as well as 620 specimens of the modern Eastern vole (*Alexandromys fortis*) from the southern parts of Primorsky Krai, were studied. The study included a traditional analysis of variations in the lingual and buccal sides of the anterior unpaired loop of the tooth and the structure of the fourth lingual reentrant angle. Based on the morphological classification table constructed, 72 morphotypes were identified for *A. maximowiczii*. Among the study samples of Maximowicz's vole, ten m1 with fusion of the anterior unpaired loop and the fifth triangular dentinal loop, similar to *A. oeconomus*, were recorded, as well as eleven m1 with a closed sixth triangular dentinal loop. Since the occlusal surface of m1 in *A. maximowiczii* shows structural variations identical to those of *A. fortis*, a comparative analysis of the variability of m1 in these two species was conducted. As a result, 15 morphotypes with identical structures were found in both *A. fortis* and *A. maximowiczii*.

When identifying fossil m1 specimens, the dimensional characteristics of their chewing surfaces must be considered first of all. m1 specimens with similar morphotypes and overlapping dimensional characteristics fall into a “grey zone”.

Keywords: *Alexandromys fortis*, *Alexandromys maximowiczii*, morphotypes, variability, Far East of Russia

Funding. The work was carried out within the framework of the state assignment of the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation (topic No. 124012200182-1).

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

Conflict of interests. The authors declare no obvious or potential conflicts of interest related to the publication of this article.

Authors contribution. All authors made an equivalent contribution to the preparation of the article.

Acknowledgements. The authors thank the anonymous reviewer and Evgeniya Anatolyevna Markova (IPAE, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences) for their valuable comments, which significantly improved the manuscript. We also thank Alexander Mikhailovich Omelko (Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences) for his advice during the writing of the manuscript.

For Citation. Vinokurova M.A., Tiunov M.P. Comparison of Morphotypic Variability of the First Lower Molar (m1) of Maximowicz's Vole (*Alexandromys maximowiczii*) and the Eastern Vole (*Alexandromys fortis*) (Rodentia, Cricetidae). *Zoologicheskiy zhurnal / Russian Journal of Zoology*. 2026. Vol. 105, no. 3. pp. 90–105 (In Russ.) <https://doi.org/10.7868/S3034545626030079>

ВВЕДЕНИЕ

Из рода *Alexandromys* (Ognev, 1914) в Приморском крае (юг Дальнего Востока) в настоящее время обитает только восточная полевка (*Alexandromys fortis* (Büchner, 1889)). Как показало изучение костных остатков полевок из пещерных отложений, в позднем плейстоцене и голоцене здесь обитало несколько форм этого рода, таксономический статус которых пока не определен — *A. cf. maximowiczii*, *A. cf. oeconomus*, *A. cf. mongolicus* (Алексеева, Голенищев, 1986; Войта и др., 2019; Omelko et al., 2020; Osipova et al., 2024). Ископаемый материал по полевкам представлен в основном отдельными изолированными зубами, и сложность при идентификации обусловлена преимущественно наличием значительной изменчивости зубов полевки Максимовича (*A. maximowiczii* (Schrenk, 1859)). По строению поверхности первый нижний коренной зуб (m1), который в основном и используется для определения видов этого рода, имеет схожие варианты с аналогичным зубом *A. fortis* и *A. oeconomus* (Войта и др., 2019). Ранее нами была проанализирована морфотипическая изменчивость формы антероконада m1 восточных полевок *A. fortis* с территории Приморья (Винокурова и др., 2022). В связи с этим была поставлена задача теми же методами изучить морфотипическую изменчивость формы антероконада m1 у подвида полевки Максимовича — *A. m. maximowiczii* (Schrenck 1859), обитающего наиболее близко к Приморскому краю в Хабаровском крае и Амурской области, а также провести сравнение морфотипической изменчивости m1 полевки Максимовича и восточной полевки.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Изучение особенностей жевательной поверхности m1 *A. maximowiczii* и *A. fortis* проводилось на базе коллекционного материала лаборатории териологии ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН (г. Владивосток). Было изучено 395 зубов (m1) полевок Максимовича из шести локальных популяций Амурской области: окр. г. Благовещенска — 57 экз., окр. села Усть-Ивановка — 26 экз., окр. села Новопетровка — 62 экз., Зейский зап.-к — 27 экз., окр. села Селемджинск — 28 экз., окр. села Невер — 195 экз. и 3 экз. m1 из ЕАО (окр. пос. Николаевка — 2 экз., 1 экз. — окр. г. Бирокан). Проанализировано 620 m1 *A. fortis* из материковой части Приморского края: окр. пос. Хасан (118 экз.), окр. бухты Астафьева (48 экз.), мыс Фальшивый (10 экз.), окр. с. Раздольное (21 экз.), окр. с. Прохладное (82 экз.) и островных популяций: остров Веры (116 экз.), остров Путятин (65 экз.), остров Русский (26 экз.), остров Рикорда (10 экз.), остров Пелис (10 экз.), остров Гильдебрандта (8 экз.), остров Де-Ливрона

(46 экз.) и остров Дурново (60 экз.). В анализе использовали зубы (левые и правые) с полностью сформировавшейся жевательной поверхностью m1, которые были исследованы у 205 особей *A. maximowiczii* и 312 особей *A. fortis*.

Учитывая возможность возникновения ошибки при первоначальном определении коллекционного материала, нами была проведена повторная идентификация, включающая промеры и особенности строения черепа, жевательной поверхности зубов и окраску шкурки. Кроме того, мы учитывали и место сбора материала. Так, по *A. fortis* использовали черепа животных, отловленных исключительно на юге Приморского края. В настоящее время в Приморском крае из рода *Alexandromys* зарегистрирован только этот вид (Костенко, Нестеренко, 1989; Костенко, 2000). По мнению Шереметьевой (2023), к данным о возможном обитании полевки Максимовича в Приморском крае в окрестностях пос. Тамга Лесозаводского р-на (Лисовский, Оболенская 2011) следует относиться с осторожностью, поскольку они не подтверждены генетическими исследованиями. На сегодняшний день самой южной находкой *A. maximowiczii* в бассейне реки Уссури можно считать окрестности пос. Оренбургское, близ г. Бикин в Хабаровском крае (Шереметьева, 2023). Наиболее тщательно исследовали черепа полевки Максимовича, поскольку в ЕАО и на юге Амурской области встречается и восточная полевка. Поэтому мы изучали черепа зверьков из тех мест Амурской области, где до сих пор добывались только полевки Максимовича (Шереметьева и др., 2015; Шереметьева, 2023; И.В. Картавцева, устное сообщение), причем их идентификация базировалась на генетических методах.

Для элементов жевательной поверхности m1 в работе были использованы общепринятые номенклатурные наименования (Van der Meulen, 1973; Бородин, 2009) (рис. 1). PL — задняя петля, T1–Tn — треугольные петли (дентиновые пространства, эмалевые треугольники) жевательной поверхности, LSA — лингвальный выходящий угол, LRA — лингвальный входящий угол, BSA — буккальный выходящий угол, BRA — буккальный входящий угол. У рассматриваемых видов треугольники T4 и T5 представляют основу антерокидного комплекса (ACC), вслед за ними формируется передняя непарная петля (AC), часто имеющая углубления (выемки) различной степени выраженности и/или входящие углы с лингвальной и буккальной сторон.

Особенности строения сторон AC у *A. fortis* представлены в предыдущей работе (Винокурова и др., 2022). Исходя из наших основных задач в будущем (идентификация отдельных изолированных ископаемых зубов полевок) в этой работе при

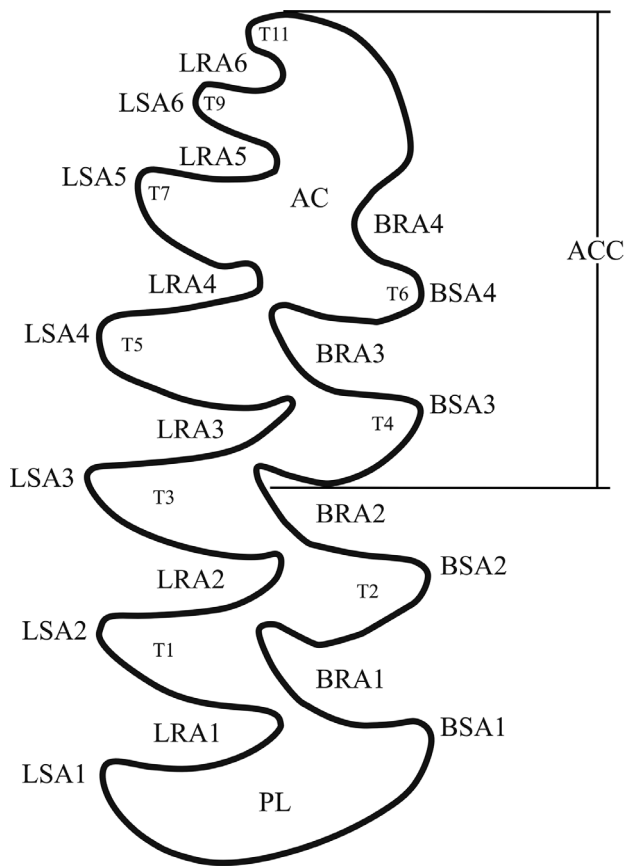


Рис. 1. Общее строение и наименование структурных элементов жевательной поверхности m1 полевок рода *Alexandromys*. На рисунке изображен правый зуб. Пояснения в тексте

Fig. 1. General structure and names of structural elements of the m1 occlusal surface of voles of the genus *Alexandromys*. The right tooth is shown in the figure. Explanations in the text

разработке схемы и критериев выделения морфотипов у *A. taximowiczii* использован подход с созданием комбинационных классификационных таблиц, с помощью которых при выделении морфотипов учитывается одновременно несколько признаков (Большаков и др., 1980; Круковер, 1989; Поздняков, 1993, 2011; Винокурова и др., 2022; и др.). Создаваемые таким образом таблицы представляют собой описательные схемы морфотипов (Маркова, 2013), то есть позволяют описывать размах изменчивости на внутри- и межвидовом уровне.

Для оценки диагностической ценности выделенных морфотипов использовали количественный подход, основанный на сочетании двух критериев. Специфичность морфотипа определяли по отсутствию его находок в выборке другого вида с расчетом верхней 95%-й границы возможной

частоты при нулевом числе наблюдений (по правилу трех, $\tau = 3/n$). Морфотипы считались достаточно специфичными, если значение τ не превышало 1%. Чувствительность морфотипа определялась как доля экземпляров данного морфотипа в общей выборке соответствующего вида; минимальный порог чувствительности был принят равным 2%. Морфотипы, удовлетворяющие обоим критериям, рассматривались как диагностически ценные, тогда как остальные уникальные морфотипы интерпретировались как редкие варианты морфологической изменчивости.

На основе традиционных представлений (Ангерманн, 1973; Еремина, 1974; Поздняков, 1993, 2011; Ковалева и др., 2002; Винокурова и др., 2022) описание формы жевательной поверхности зуба проводится нами через описание складчатости ее эмалевого контура. С целью удобства сравнения эмалевые контуры зубов из левых ветвей нижней челюсти были зеркально отражены.

Для описания складчатости контура жевательной поверхности используются три признака: 1) форма лингвальной стороны AC; 2) форма буккальной стороны AC; 3) строение четвертого лингвального входящего угла (LRA4). Строение LRA4 основывается на вычислении индекса (I), который является результатом следующих шагов: а) проводится линия А от вершины LSA4 до вершины LRA4, б) проводится линия В от вершины BRA3 до вершины LSA5, которая делит линию А на два отрезка, в) определяется отношение длины отрезка С к общей длине линии А (рис. 2).

Выемка, на наш взгляд, отличается от глубокого входящего угла тем, что ее ширина больше глубины. Для определения выемок и входящих углов вычисляется размер углубления: 1) проводится отрезок 1, например, от вершины пятого выходящего лингвального угла (LSA5) до вершины последующего лингвального угла (LSA6); 2) от самой глубокой точки углубления (вершина пятого входящего лингвального угла LRA5) проводится перпендикуляр (отрезок 2) к отрезку 1. С буккальной стороны то же самое с BSA4 и последующей точкой на краю AC; 3) если длина отрезка 2 равна половине или больше половины отрезка 1, то считается, что образуется глубокий входящий угол, если меньше, то это углубление рассматривается как выемка.

Кроме того, из метрических показателей используются длина зуба (L1) и ширина зуба (L2). В связи с выявлением случаев усложнения антероконидного отдела (замкнутая Т6 и “экономусное слияние” m1) *A. taximowiczii* нами было введено два дополнительных промера: L3 — ширина перешейки между AC и T5, L4 — длина от вершины LRA4 до вершины четвертого буккального входящего угла (BRA4) или до наиболее отстоящей

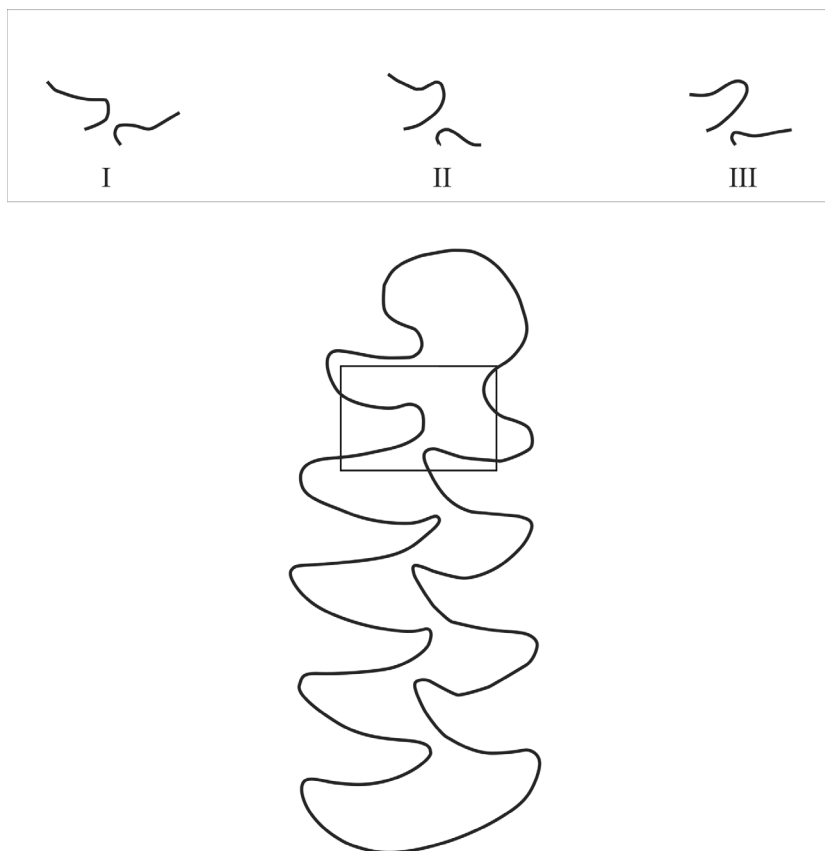


Рис. 3. Типы строения LRA4 у *A. maximowiczii*. На рисунке изображен правый зуб
Fig. 3. LRA4 structure types in *A. maximowiczii*. The right tooth is shown in the figure

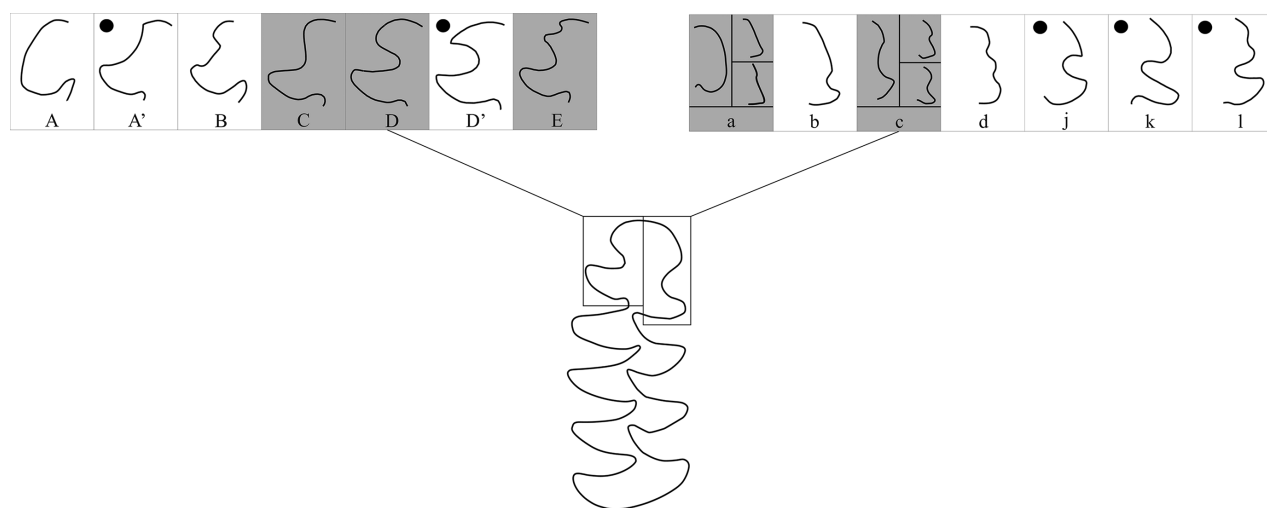


Рис. 4. Типы строения AC m1 с лингвальной и буккальной сторон. Черные точки — типы, характерные только для m1 *A. maximowiczii*; серый цвет — типы, встречающиеся у обоих видов; соответственно, остальные встречаются только у *A. fortis*. На рисунке изображен правый зуб

Fig. 4. Types of AC m1 development from the lingual and buccal sides. Black dots represent types characteristic only of m1 *A. maximowiczii*; gray color represents types found in both species; accordingly, the remaining types are found only in *A. fortis*. The right tooth is shown in the picture

Тип с. Буккальная сторона имеет широкую выемку на месте BRA4, захватывающую всю срединную часть, или выемку в верхней части.

Тип d. Буккальная сторона AC имеет эмалевую складку.

Тип j. BSA5 заострен и нависает над выемкой или над глубоким BRA4.

Тип k. Наличие глубокого BRA4.

Тип l. Буккальная сторона AC имеет либо две выемки, либо глубокий BRA4 и выемку.

Кроме того, необходимо было учесть и редкие варианты изменчивости жевательной поверхности этого зуба у полевки Максимовича, когда увеличивается расстояние между третьим входящим буккальным углом и четвертым входящим лингвальным углом и образуется так называемое “экономусное слияние”, а также когда происходит отшнуровка Т6 за счет сближения четвертого буккального угла и четвертого входящего лингвального угла. Морфотипы, обозначенные * — с “экономусным слиянием”. Морфотипы, обозначенные ** — с замкнутой Т6. Поскольку особенности строения LRA4, лингвальной и буккальной сторон у подобных морфотипов такие же, как и у тех морфотипов, у которых эти признаки не меняются, мы не стали усложнять классификационную таблицу и просто помещаем эти морфотипы в соответствующие ячейки, разделив их линией. Описав жевательную поверхность, мы получаем комбинацию из трех или четырех состояний признаков, например, II-A'-c, II-A'-c** или I-C-c*. Далее эти комбинации из трех или четырех состояний признаков мы рассматриваем как морфотипы и анализируем их в рамках традиционных подходов к описанию и анализу морфотипической изменчивости зубов полевок с использованием комбинационных таблиц (Васильева, 1978; Большаков и др., 1980; Круковер, 1989; Поздняков, 1993; Винокурова и др., 2022).

РЕЗУЛЬТАТЫ

По результатам изучения морфотипической изменчивости были построены комбинационные морфологические классификационные таблицы для *Alexandromys fortis* и *A. maximowiczii* (рис. 5, 6). Всего в классификационных таблицах было выявлено 111 морфотипов, из которых 15 являются общими для *A. fortis* и *A. maximowiczii*, а остальные морфотипы специфичны для одного из видов. Требованиями специфичности и чувствительности удовлетворяют 12 морфотипов (6 для *A. fortis* и 6 для *A. maximowiczii*), которые отмечены на рис. 5 и 6. Остальные уникальные морфотипы представлены единичными или редкими находками и в настоящее время имеют ограниченную диагностическую информативность.

За счет привлечения дополнительного материала (из села Прохладное и пос. Раздольное) классификационная таблица для *A. fortis* несколько отличается от ее первого варианта, предложенного ранее (Винокурова и др., 2022). Количество исследованных зубов было увеличено с 506 до 620, и в результате число выявленных морфотипов увеличилось с 36 до 39, что не удивительно, поскольку известно наличие положительной корреляционной связи между объемом выборки и количеством групп морфотипов, как было показано ранее, например, Фадеевой (2005) на примере полевки-экономки.

Во всех выборках *A. fortis* на юге Приморского края преобладают экземпляры с морфотипом III-C-a (30.48%), за ними следуют экземпляры с морфотипами III-D-a (10.97%) и II-C-a (8.87%). Остальные морфотипы находятся в пределах от 0.16 до 6.94%. Среди материковых выборок наибольшая изменчивость m1 наблюдается в окр. села Прохладное, здесь было обнаружено 18 морфотипов, где III-C-a, III-D-a и II-C-a являются многочисленными (28.05, 15.85 и 12.2% соответственно). Обычные морфотипы представлены в диапазоне от 1.22 до 7.32%. Были обнаружены и новые морфотипы, отсутствовавшие в первом варианте таблицы (Винокурова и др., 2022) — II-A-b, II-D-d (оба из окр. села Прохладное) и II-E-a (из окр. пос. Раздольное). Поскольку использованный в этой статье материал по остальным выборкам *A. fortis* тот же, что и в предыдущей работе, соответственно, количественное соотношение морфотипов в них осталось тем же.

У 398 исследованных нижних коренных зубов полевки Максимовича было выявлено 59 обычных и 13 отклоняющихся (т.е. “экономусных” и с замкнутой Т6) морфотипов. Частоты встречаемости морфотипов представлены в таблице 1.

Классификационная таблица для *A. maximowiczii* представляет собой прямоугольную матрицу, похожую на матрицу для *A. fortis*, с тем отличием, что нижняя левая часть таблицы с IV типом строения LRA4 пуста. Это говорит о том, что m1 *A. maximowiczii* с такой глубиной вхождения LRA4 либо не существуют в природе, либо еще не обнаружены.

Наибольшую частоту встречаемости имеет морфотип II-C-c (14.57%), на втором месте находится II-E-c (8.04%), третье место занимает II-D-c (7.54%). Все остальные 69 морфотипов находятся в диапазоне от 0.25 до 4.77%.

Максимальное число экземпляров и выявленных морфотипов относится к выборке из окр. пос. Невер. Здесь было обнаружено 43 морфотипа, среди них II-C-c является наиболее многочисленным (16.41%), 27 морфотипов отнесены к числу обычных, диапазон их встречаемости находится

-	-	-	-	E			-		-
-	-			D					
-		-		C					-
-	-	-		B		-	-	-	-
-	-	-	-	A		-		-	-
d	c	b	a	I II III IV		a	b	c	d
-	-	-		A				-	-
-	-	-		B				-	-
-				C					
				D					-
-	-	-		E					-

Рис. 5. Морфологическая классификационная таблица для *A. fortis* по: Винокурова и др., 2022 с изменениями. В середине таблицы приведены четыре типа строения LRA4. На вертикальной серой полосе приведены типы строения лингвальной стороны передней непарной петли антерокониды. На горизонтальной серой полосе приведены типы строения буккальной стороны передней непарной петли антерокониды. На красном фоне – схожие морфотипы у *A. fortis* и *A. maximowiczii*. На зеленом фоне – специфические морфотипы для *A. fortis*. Прочерки – не обнаруженные морфотипы. На рисунке изображены правые зубы

Fig. 5. Morphological classification table for *A. fortis* according to: Vinokurova et al., 2022 with modifications. Four LRA4 structure types are shown in the middle of the table. The vertical gray stripe shows the structure types of the lingual side of the anterior unpaired loop of the anteroconid. The horizontal gray stripe shows the structure types of the buccal side of the anterior unpaired loop of the anteroconid. Similar morphotypes in *A. fortis* and *A. maximowiczii* are shown on a red background. Specific morphotypes for *A. fortis* are shown on a green background. Dashes indicate morphotypes that were not found. The figure shows the right teeth

-	-	-	-	-	A'	T7						
-	-	-	-	-	C	T7						
-	-	-	-	-	D	T9						
-	-	-	-	-	D'	T9						
-	-	-	-	-	E	T9						
-	-	-	-	-	E	T7						
-	-	-	-	-	E	T9						
-	-	-	-	-	E	T9						
-	-	-	-	-	E	T9						
-	-	-	-	-	E	T9						
-	-	-	-	-	E	T9						
-	-	-	-	-	E	T9						
-	-	-	-	-	E	T9						
-	-	-	-	-	E	T9						
-	-	-	-	-	E	T9						
-	-	-	-	-	E	T9						
-	-	-	-	-	E	T9						
-	-	-	-	-	E	T9						
-	-	-	-	-	E	T9						
-	-	-	-	-	E	T9						
-	-	-	-	-	E	T9						
-	-	-	-	-	E	T9						
-	-	-	-	-	E	T9						
-	-	-	-	-	E	T9						
-	-	-	-	-	E	T9						
-	-	-	-	-	E	T9						
-	-	-	-	-	E	T9						
-	-	-	-	-	E	T9						
-	-	-	-	-	E	T9						
-	-	-	-	-	E	T9						
-	-	-	-	-	E	T9						
-	-	-	-	-	E	T9						
-	-	-	-	-	E	T9						
-	-	-	-	-	E	T9						
-	-	-	-	-	E	T9						
-	-	-	-	-	E	T9						
-	-	-	-	-	E	T9						
-	-	-	-	-	E	T9						
-	-	-	-	-	E	T9						
-	-	-	-	-	E	T9						
-	-	-	-	-	E	T9						
-	-	-	-	-	E	T9						
-	-	-	-	-	E	T9						
-	-	-	-	-	E	T9						
-	-	-	-	-	E	T9						
-	-	-	-	-	E	T9						
-	-	-	-	-	E	T9						
-	-	-	-	-	E	T9						
-	-	-	-	-	E	T9						
-	-	-	-	-	E	T9						
-	-	-	-	-	E	T9						
-	-	-	-	-	E	T9						
-	-	-	-	-	E	T9						
-	-	-	-	-	E	T9						
-	-	-	-	-	E	T9						
-	-	-	-	-	E	T9						
-	-	-	-	-	E	T9						
-	-	-	-	-	E	T9						
-	-	-	-	-	E	T9						
-	-	-	-	-	E	T9						
-	-	-	-	-	E	T9						
-	-	-	-	-	E	T9						
-	-	-	-	-	E	T9						
-	-	-	-	-	E	T9						
-	-	-	-	-	E	T9						
-	-	-	-	-	E	T9						
-	-	-	-	-	E	T9						
-	-	-	-	-	E	T9						
-	-	-	-	-	E	T9						
-	-	-	-	-	E	T9						
-	-	-	-	-	E	T9						
-	-	-	-	-	E	T9						
-	-	-	-	-	E	T9						
-	-	-	-	-	E	T9						
-	-	-	-	-	E	T9						
-	-	-	-	-	E	T9						
-	-	-	-	-	E	T9						
-	-	-	-	-	E	T9						
-	-	-	-	-	E	T9						
-	-	-	-	-	E	T9						
-	-	-	-	-	E	T9						
-	-	-	-	-	E	T9						
-	-	-	-	-	E	T9						
-	-	-	-	-	E	T9						
-	-	-	-	-	E	T9						
-	-	-	-	-	E	T9						
-	-	-	-	-	E	T9						
-	-	-	-	-	E	T9						
-	-	-	-	-	E	T9						
-	-	-	-	-	E	T9						
-	-	-	-	-	E	T9						

Таблица 1. Встречаемость морфотипов m1 у различных выборок полевки Максимовича

Table 1. Occurrence of m1 morphotypes in different samples of Maximowicz's vole

Морфотип	1	2	3	4	5	6	7	8
I-A'-a	1.75	0	0	0	0	0	0	0
I-A'-c	1.75	1.61	0	0	0	0	0	0
I-A'-j	0	0	3.57	0	0	0	0	0
I-C-a	1.75	0	0	1.54	0	0	0	0
I-C-c	1.75	4.84	7.14	4.62	0	3.70	0	0
I-C-c*	3.51	0	3.57	0	0	0	0	0
I-C-j	3.51	0	3.57	3.59	3.85	3.70	0	0
I-C-k	0	0	0	0	0	3.70	0	0
I-C-l	0	0	0	0	3.85	0	0	0
I-D-a	0	0	0	0	7.69	0	0	0
I-D-c	0	0	0	3.59	0	0	0	0
I-D-c*	0	0	0	0	3.85	0	0	0
I-D-j	0	1.61	0	0	0	0	0	0
I-D-k	0	0	0	1.54	0	0	0	0
I-D'-a	0	0	0	1.03	0	0	0	0
I-D'-c	0	0	3.57	0	0	0	0	0
I-E-c	0	1.61	0	2.56	3.85	0	0	0
I-E-j	0	3.23	0	0.51	0	3.70	0	0
I-E-k	1.75	0	0	0.51	0	0	0	0
I-E-l	0	0	0	0	3.85	0	0	0
II-A'-a	0	0	0	0	0	3.70	0	0
II-A'-c	5.26	0	0	0	0	7.41	0	0
II-A'-c**	3.51	0	0	0	0	0	0	0
II-A'-j	1.75	1.61	0	0	0	0	0	0
II-A'-k	1.75	0	0	0	3.85	0	0	0
II-A'-l	0	0	0	0	0	3.70	0	0
II-C-a	5.26	3.23	3.57	3.08	7.69	7.41	0	0
II-C-c	19.30	14.52	7.14	16.41	7.69	7.41	0	0
II-C-c*	1.75	1.61	0	0	0	0	0	0
II-C-j	3.51	9.68	7.14	3.59	3.85	3.70	0	0
II-C-k	0	4.84	3.57	0.51	11.54	3.70	0	0
II-C-k*	0	1.61	0	0	3.85	0	0	0
II-C-l	1.75	0	0	1.03	3.85	0	0	0
II-D-a	3.51	0	0	0.51	0	0	0	0
II-D-c	3.51	14.52	3.57	8.72	0	3.70	0	0
II-D-j	3.51	3.23	0	1.03	0	0	0	0
II-D-k	0	1.61	0	1.54	0	3.70	0	0
II-D-l	0	0	3.57	0	0	0	0	0
II-D'-a	0	1.61	0	0.51	7.69	0	0	0
II-D'-c	1.75	0	3.57	2.56	3.85	0	0	0
II-D'-j	0	0	3.57	2.05	0	0	0	0
II-D'-k	0	0	0	0	7.69	0	0	0
II-D'-k*	0	1.61	0	0	0	0	0	0
II-D'-l	0	3.23	0	0	0	0	0	0

Таблица 1. Окончание / Table 1. The end

Морфотип	1	2	3	4	5	6	7	8
II-E-a	0	0	0	1.03	0	0	0	0
II-E-c	7.02	8.06	17.86	8.21	3.85	0	50	0
II-E-j	1.75	6.45	3.57	3.08	0	3.70	0	0
II-E-k	0	0	7.14	2.05	0	3.70	50	0
II-E-k**	0	0	0	0.51	0	0	0	0
II-E-l	0	0	0	1.03	0	0	0	0
III-A'-a	3.51	0	0	1.03	0	0	0	0
III-A'-c	1.75	1.61	3.57	1.54	0	3.70	0	0
III-A'-j	0	0	0	0.51	0	0	0	0
III-A'-l**	0	0	0	0	0	3.70	0	0
III-C-a	1.75	1.61	3.57	1.03	0	0	0	0
III-C-c	5.26	1.61	3.57	3.59	0	3.70	0	0
III-C-c*	0	0	0	0	3.85	0	0	0
III-C-c**	1.75	0	0	0	0	0	0	100
III-C-j	0	0	0	0.51	0	0	0	0
III-D-a	0	0	0	0.51	0	0	0	0
III-D-c	1.75	1.61	0	5.64	0	11.11	0	0
III-D-j	0	1.61	0	0.51	3.85	0	0	0
III-D-k	0	0	0	1.54	0	0	0	0
III-D-k**	0	1.61	0	0.51	0	0	0	0
III-D'-c	1.75	0	0	0	0	0	0	0
III-D'-j	0	0	0	0.51	0	0	0	0
III-E-a	0	0	0	0.51	0	0	0	0
III-E-c	1.75	0	3.57	4.10	0	0	0	0
III-E-j	0	0	0	0.51	0	0	0	0
III-E-k**	0	0	0	0	0	7.41	0	0
III-E-l	0	0	0	0.51	0	0	0	0
III-E-l**	0	0	0	0	0	3.70	0	0

Примечания. 1 — окр. г. Благовещенск, 2 — окр. села Новопетровка, 3 — окр. села Селемджинск, 4 — окр. села Невер, 5 — окр. села Усть-Ивановка, 6 — Зейский зап.-к, 7 — окр. пос. Николаевка, 8 — окр. г. Бирокан.

Notes. 1 — vic. Blagoveshchensk city; 2 — vic. Novopetrovka village; 3 — vic. Selemdzinsk village; 4 — vic. Never village; 5 — vic. Ust-Ivanovka village; 6 — Zeya Reservoir; 7 — vic. Nikolaevka village; 8 — vic. Birokan city.

от 1.54 до 8.72%. Только в этой выборке зафиксированы редкие морфотипы, здесь их всего 15 (0.51% каждый). Семь из этих редких форм найдены только в этом местонахождении. Всего здесь пока обнаружено 14 уникальных морфотипов. При увеличении количества исследуемого материала частота встречаемости их может измениться в любую сторону.

На втором месте по числу выявленных морфотипов находится выборка из окр. г. Благовещенска (30 морфотипов). Морфотип **II-C-c** является здесь многочисленным (19.3%), остальные входят в число обычных (1.75–5.26%). Найдено три уникальных морфотипа **I-A'-a**, **II-A'-c****, **III-D'-c**.

В окр. села Новопетровка было обнаружено 26 морфотипов, наибольшую встречаемость (14.52%) имеют морфотипы **II-C-c** и **II-D-c**. 24 морфотипа являются обычными (1.61–9.68%), уникальных морфотипов два (**I-D-j**, **II-D'-k***).

Двадцать один морфотип был зафиксирован в Зейском заповеднике. 11.11% относится к морфотипу **III-D-c**, на данный момент это единственный выявленный многочисленный морфотип с **III типом** строения LRA4 из изученных выборок *A. taximowiczii* Амурской области. Обычные морфотипы встречаются в пределах 3.70–7.41%. Уникальных морфотипов шесть (**I-C-k**, **II-A'-a**, **II-A'-l**, **III-A'-l****, **III-E-k****, **III-E-l****).

В окр. села Селемджинск было обнаружено 20 морфотипов. Самым многочисленным является морфотип **II-E-c** (17.86%), обычные же морфотипы встречаются в диапазоне от 3.57 до 7.14%. Уникальных морфотипов два (**I-A'-j**, **I-D'-c**).

В окр. села Усть-Ивановка (19 морфотипов) морфотип **II-C-k** был отмечен в количестве 11.54%, что делает m1 с такими формами AC многочисленными. Остальные экземпляры встречаются в интервале от 3.85 до 7.69%. Уникальные морфотипы: **I-C-l**, **I-D-a**, **I-D-c***, **I-E-l**, **II-D'-k**, **III-C-c***.

Из двух выборок, находящихся на территории ЕАО, известно всего 2 экз. m1 с морфотипами **II-E-c** и **II-E-k** (окр. пос. Николаевка) и один m1 с отклоняющимся морфотипом **III-C-c**** (окр. г. Бирокан).

Среди исследованных зубов *A. maximowiczii* обнаружено 10 экз. m1 с “экономусным слиянием” дентиновых полей AC и T5 и 11 экз. m1 с замкнутой T6. Зубы с “экономусным” слиянием встречаются в окр. г. Благовещенска (3 экз.), в окр. с. Ново-Петровка (3 экз.), окр. села Усть-Ивановка (3 экз.), окр. села Селемджинск (1 экз.). Экземпляры с замкнутой T6 распространены в Зейском зап-ке (4 экз.), окр. г. Благовещенска (3 экз.), окр. пос. Невер (2 экз.), в окр. села Новопетровка (1 экз.) и один зуб из окр. г. Бирокан.

ОБСУЖДЕНИЕ

Сравнение морфотипической изменчивости двух близких дальневосточных видов показало, что m1 полевки Максимовича имеет больший диапазон изменчивости по сравнению с m1 восточной полевки. Индекс разнообразия Симпсона у полевки Максимовича равен 0.95, а у восточной полевки – 0.87. Более высокая изменчивость полевки Максимовича, по сравнению с восточной, проявляется и на генетическом уровне, о чем свидетельствуют хромосомные (Мейер и др., 1996; Kartavtseva et al., 2008; Картавцева и др., 2013; Картавцева, Степанова, 2024) и молекулярные исследования (Wang et al., 2014; Шереметьева и др., 2015, 2022, 2024).

В отличие от *A. fortis*, всегда имеющей 7 замкнутых дентиновых пространств, у *A. maximowiczii* может быть от 6 до 8, хотя обычными являются также 7 замкнутых дентиновых пространств. Ранее особи *A. maximowiczii* с высокой частотой “экономусного” слияния (6 замкнутых дентиновых пространств) были найдены в Бурятии в районе пос. Малый Амалат (Войта и др., 2019). Усложнение морфотипа и образование дополнительных замкнутых треугольников идет раттицепойдным способом (Rabeder, 1981; Поздняков, 1995), когда в результате передне-задней перетяжки антероноида

Таблица 2. Количество морфотипов (S) и индексы разнообразия (D), характеризующие выборки *A. fortis* и *A. maximowiczii* по изменчивости m1

Table 2. The number of morphotypes (S) and diversity indices (D) characterizing the samples of *A. fortis* and *A. maximowiczii* by m1 variability

Вид	Выборка	n	S	D
<i>A. fortis</i>	о. Веры	116	17	0.79
	о. Де-Ливрона	46	11	0.85
	о. Дурново	60	10	0.75
	о. Гильдебрандта	8	5	0.89
	о. Русский	26	9	0.79
	о. Б. Пелис	10	5	0.75
	о. Рикорда	10	7	0.91
	о. Путятин	65	16	0.82
	Хасан	118	12	0.80
	с. Прохладное	82	18	0.87
	пос. Раздольное	21	8	0.87
	бухта Астафьева	48	13	0.84
	Мыс Фальшивый	10	4	0.53
<i>A. maximowiczii</i>	окр. г. Благовещенска	57	29	0.95
	окр. с. Новопетровка	62	25	0.94
	окр. с. Усть-Ивановка	26	19	0.97
	окр. с. Невер	195	47	0.94
	окр. с. Селемджинск	28	21	0.96
	Зейский заповедник	27	20	0.98

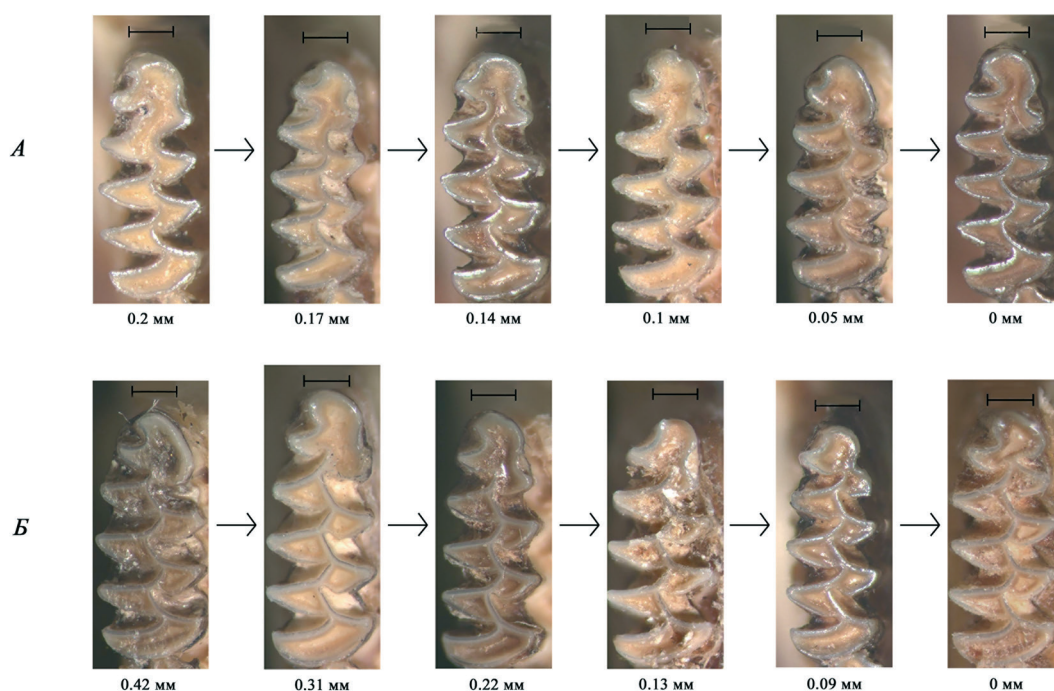


Рис. 7. Варианты усложнения m1 *A. maximowiczii*. *A* – усложнение зуба с обособлением дентинового треугольника с лингвальной стороны. Под фотографиями зубов – ширина перешейка между AC и T5 (L3). *Б* – дальнейшее усложнение зуба с обособлением следующего дентинового треугольника с буккальной стороны. Под фотографиями зубов – длина от вершины LRA4 до вершины BRA4 (L4). Масштаб 0.5 мм. На рисунке изображены правые зубы

Fig. 7. Variants of m1 complication in *A. maximowiczii*. *A* – tooth complication with separation of the dental triangle on the lingual side. Below the photographs of the teeth is the width of the isthmus between AC and T5 (L3). *Б* – further tooth complication with separation of the next dental triangle on the buccal side. Below the photographs of the teeth is the length from the apex of LRA4 to the apex of BRA4 (L4). Scale bar is 0.5 mm. The right teeth are shown in the figure

обособляется еще один треугольник с лингвальной стороны (рис. 7А). При дальнейшем усложнении дополнительный треугольник (8 замкнутых дентиновых пространств) образуется с буккальной стороны (рис. 7Б).

Какой-либо закономерности в особенностях морфотипического разнообразия m1 разных выборок у исследуемых видов не отмечено (табл. 2).

У *A. fortis* смена превалирующего морфотипа **III-C-a** наблюдается на островах Де-Ливрона (**IV-C-a**) и Дурново (**II-C-a**), находящихся в изоляции не менее 10 тысяч лет (Велижанин, 1976). У *A. maximowiczii* превалирующий морфотип **II-C-c** в Зейском заповеднике (самая северная выборка) сменяется на **III-D-c**, а в окр. пос. Селемджинск (северо-восточная выборка) – на **II-E-c**. Особи *A. maximowiczii*, имеющие m1 с “экономусным” типом слияния, обнаружены в окр. г. Благовещенск (5.26%), в окр. села Новопетровка (4.83%), окр. села Усть-Ивановка (11.55%) и окр. села Селемджинск (3.57%). *A. maximowiczii* с m1 с замкнутыми T6 (8 замкнутых дентиновых пространств)

встречаются в окр. г. Благовещенск (5.26%), в окр. села Новопетровка (1.61%), в окр. села Невер (1.02%), в Зейском заповеднике (14.81%). Одна особь, отловленная в ЕАО, имела зуб с замкнутой T6.

Как показало сравнение особенностей разнообразия морфотипов m1 двух изучаемых видов, 15 морфотипов у них имеют схожее строение (табл. 3, рис. 4). Таким образом, при нахождении отдельных ископаемых изолированных зубов с подобным строением m1 возникает большая вероятность их ошибочной идентификации. Очевидно, что в первую очередь необходимо будет уточнить размеры этих зубов. Длина нижнего переднего коренного зуба (m1) у современных *A. fortis* варьируют от 2.71 до 3.85 мм ($n = 617$), у *A. maximowiczii* от 2.36 до 3.24 мм ($n = 397$). Таким образом, все зубы, длина которых более 3.24 мм, можно будет отнести к *A. fortis*, и все зубы, длина которых менее 2.71 мм, можно отнести к *A. maximowiczii*. Необходимо также учесть, что общие морфотипы имеют у 65.3% m1 *A. fortis* и 53.4% m1 *A. maximowiczii*,

Таблица 3. Схожие морфотипы *A. fortis* и *A. maximowiczii*, их встречаемость (%), количество (*n*) и 95% доверительный интервал (метод Клоппера–Пирсона)

Table 3. Similar morphotypes of *A. fortis* and *A. maximowiczii*, their occurrence (%), number (*n*) and 95% confidence interval (Clopper–Pearson method)

Морфотип	<i>A. fortis</i>			<i>A. maximowiczii</i>		
	Встречаемость	<i>n</i>	Доверительный интервал	Встречаемость	<i>n</i>	Доверительный интервал
I-C-a	0.81	5	[0.26. 1.87]	1.06	4	[0.27. 2.55]
I-C-c	0.16	1	[0.0. 0.9]	4.24	16	[2.32. 6.45]
I-D-a	1.61	10	[0.78; 2.95]	0.53	2	[0.06. 1.8]
II-C-a	8.87	55	[6.75. 11.39]	4.24	16	[2.32. 6.45]
II-C-c	2.9	18	[1.73. 4.55]	15.38	58	[11.26. 18.43]
II-D-a	1.29	8	[0.56. 2.53]	0.8	3	[0.16. 2.19]
II-D-c	0.48	3	[0.1. 1.41]	7.96	30	[5.14. 10.59]
II-E-a	0.16	1	[0.0. 0.9]	0.53	2	[0.06. 1.8]
II-E-c	0.16	1	[0.0. 0.9]	8.49	32	[5.56. 11.16]
III-C-a	30.48	189	[26.88. 34.27]	1.33	5	[0.41. 2.91]
III-C-c	4.68	29	[3.15. 6.65]	3.45	13	[1.75. 5.52]
III-D-a	10.97	68	[8.62. 13.7]	0.27	1	[0.01. 1.39]
III-D-c	1.45	9	[0.67. 2.74]	4.24	16	[2.32. 6.45]
III-E-a	0.81	5	[0.26. 1.87]	0.27	1	[0.01. 1.39]
III-E-c	0.48	3	[0.0. 0.9]	2.65	10	[1.21. 4.57]

Примечания. При подсчете встречаемости в этой таблице общее количество экземпляров рассматривалось без учета морфотипов с “экономусным слиянием” и замкнутой T6.

Notes. When calculating the occurrence in this table, the total number of specimens was considered without taking into account morphotypes with “economus fusion” and closed T6.

однако большинство подобных морфотипов встречается редко (табл. 3).

Эти виды различаются и по встречаемости сходных морфотипов. Так, наиболее часто встречающийся морфотип **III-C-a** у *A. fortis* (30.48%) у *A. maximowiczii* является обычным и составляет 1.33% от всех морфотипов. Наиболее часто встречающийся морфотип **II-C-c** у *A. maximowiczii* (15.38% без учета зубов с “экономусным” типом и замкнутой T6), у *A. fortis* составляет 2.9% от всех обнаруженных морфотипов у этого вида.

Таким образом, при анализе проблемных зубов, т.е. имеющих сходный у этих видов морфотип,

вероятность их отнесения к тому или иному виду определяется, в том числе, относительной частотой встречаемости соответствующего морфотипа в известных выборках этих видов. В то же время известно, что соотношение морфотипов в популяциях может изменяться со временем и не всегда полностью соответствует современному состоянию, как это показано, например, для восточной полевки (Винокурова и др., 2022). В связи с этим интерпретация подобных находок носит вероятностный характер, и наиболее корректным является их отнесение к “серой зоне” (*Alexandromys* ex gr. *fortis*–*maximowiczii*).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алексеева Э.А., Голенищев Ф.Н. Ископаемые остатки серых полевок рода *Microtus* из южного Приморья (пещера “Близнец”) // Труды Зоологического института АН СССР. 1986. Т. 156. С. 134–142.
2. Ангерманн Р. Гомологическая изменчивость коренных зубов у полевок (*Microtinae*) // Проблемы эволюции. 1973. Т. 3. С. 104–118.
3. Большаков В.Н., Васильева И.А., Малеева А.Г. Морфотипическая изменчивость зубов полевок. М.: Наука, 1980. 140 с.
4. Бородин А.В. Определитель зубов полевок Урала и Западной Сибири (поздний плейстоцен – современность). Екатеринбург: УрО РАН, 2009. 100 с.
5. Васильева И.А. Изучение изменчивости жевательной поверхности МЗ у некоторых представителей рода *Microtus* Schrank при их гибридизации // Физиологическая и популяционная экология животных. 1978. Вып. 5. № 7. С. 96–101.
6. Велижанин А.Г. Время изоляции материковых островов северной части Тихого океана // Доклады Академии наук СССР. 1976. Т. 231. № 1. С. 205–207.
7. Винокурова М.А., Гусев А.Е., Тиунов М.П. Сравнительный морфотипический анализ первых нижнекоренных зубов восточной полевки *Alexandromys fortis* (Büchner 1889) островных и ископаемых популяций юга Дальнего Востока России (Приморский край) // Зоологический журнал. 2022. Т. 101. № 2. С. 213–227.
8. Войта Л.Л., Голенищев Ф.Н., Тиунов М.П. Дальневосточные полевки *Alexandromys* (Rodentia: Cricetidae) из позднплейстоценовых и голоценовых отложений пещеры Медвежий клык Приморского края России // Труды Зоологического института РАН. 2019. Т. 323. № 3. С. 313–346.
9. Еремина И.В. Полиморфизм рисунка жевательной поверхности коренных зубов у обыкновенной полевки // Физиологическая и популяционная экология животных. 1974. Вып. 2. № 4. С. 77–91.
10. Картавцева И.В., Шереметьева И.В., Романенко С.А., Гладких О.Л., Рябкова А.В. Изменчивость хромосом полевки Максимовича *Alexandromys maximowiczii* (Rodentia, Cricetidae, *Microtus*) // Цитология. 2013. Т. 55. № 4. С. 261–263.
11. Картавцева И.В., Степанова А.И. Полевки рода *Alexandromys* (Rodentia, Arvicolinae) Среднеамурской низменности и описание четырех новых вариантов кариотипа *Alexandromys maximowiczii* (Rodentia, Arvicolinae) // Зоологический журнал. 2024. Т. 103. № 10. С. 98–114.
12. Ковалева В.Ю., Поздняков А.А., Ефимов В.М. Изучение структуры изменчивости морфотипов коренных зубов полевки-экономки (*Microtus oeconomus*) через билатеральную асимметрию их проявления // Зоологический журнал. 2002. Т. 81. № 1. С. 111–117.
13. Костенко В.А. Грызуны (Rodentia) Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука, 2000. 208 с.
14. Костенко В.А., Нестеренко В.А. Особенности территориального распределения грызунов и его динамики в Южном Приморье // Териологические исследования на юге Дальнего Востока. Владивосток: ДВО АН СССР. 1989. С. 54–71.
15. Круковер А.А., Строение и морфотипическая изменчивость жевательной поверхности зубов некорнезубых полевок // Препр. ИГиГ СО АН СССР, 1989. № 12. Новосибирск: 39 с.
16. Лисовский А.А., Оболенская Е.В. Структура краниометрического разнообразия серых полевок *Microtus* под-рода *Alexandromys* // Труды Зоологического института РАН. 2011. Т. 315. № 4. С. 461–477.
17. Маркова Е.А. Оценка сложности щечных зубов полевок (Arvicolinae, Rodentia): ранжированный морфотипический подход // Зоологический журнал. 2013. Т. 92. № 8. С. 968–980.
18. Мейер М.Н., Голенищев Ф.Н., Раджабли С.И., Саблина О.Л. Серые полевки фауны России и сопредельных территорий // Труды зоологического института РАН. 1996. Т. 232. Санкт-Петербург: 320 с.
19. Поздняков А.А. Морфотипическая изменчивость жевательной поверхности коренных зубов серых полевок группы “*maximowiczii*” (Rodentia, Arvicolidae, *Microtus*): опыт количественного статистического анализа // Зоологический журнал. 1993. Т. 72. Вып. 11. С. 114–125.
20. Поздняков А.А. Таксономическая интерпретация морфологической изменчивости на примере серых полевок (*Microtus s. lato*, Rodentia) // Журнал общей биологии. 1995. Т. 56. № 2. С. 172–178.
21. Поздняков А.А. Структура морфологической изменчивости (на примере морфотипов жевательной поверхности первого нижнего коренного зуба серых полевок) // Журнал общей биологии. 2011. Т. 72. № 2. С. 127–139.
22. Шереметьева И.Н., Картавцева И.В., Фрисман Л.В., Васильева Т.В., Аднагулова А.В. Полиморфизм и генетическая структура полевки Максимовича *Microtus maximowiczii* (Schrenck, 1858) (Rodentia, Cricetidae) Среднего Приамурья по данным секвенирования контрольного региона мтДНК // Генетика. 2015. Т. 51. № 10. С. 1154–1162.
23. Шереметьева И.Н., Картавцева И.В., Павленко М.В., Моролдоев И.В., Баженов Ю.А., Голенищев Ф.Н. Формирование генетической структуры популяций дальневосточной полевки (*Alexandromys fortis*, Rodentia, Arvicolinae) на северной периферии ареала // Зоологический журнал. 2022. Т. 101. № 10. С. 1173–1189.

24. Шереметьева И.Н. Видовой состав и распространение серых полевок Забайкалья и Дальнего Востока России // Амурский зоологический журнал. 2023. Т. 15. № 4. С. 724–743
25. Шереметьева И.Н., Картавцева И.В., Павленко М.В., Горобейко У.В., Баженов Ю.А., Моролдоев И.В., Войта Л.Л. Филогеографическая структура *Alexandromys maximowiczii* Shrenck, 1859 (Rodentia, Cricetidae): сопоставление данных изменчивости контрольного региона мтДНК и полиморфизма хромосом // Генетика. 2024. Т. 60. № 4. С. 58–68.
26. Фадеева Т.В. Пространственно-временная морфологическая изменчивость выборок первых нижнекоренных зубов полевок-экономок // Труды Зоологического института РАН. 2005. Т. 306. С. 180–201.
27. Kartavtseva I.V., Sheremetyeva I.N., Korobitsina K.V., Nemkova G.A., Konovalova E.V. et al. Chromosomal forms of *Microtus maximowiczii* (Schrenck, 1859) (Rodentia, Cricetidae): variability in 2n and NF in different geographic regions // Russian journal of theriology. 2008. Vol. 7. № 2. P. 89–97.
28. Omelko V.E., Kuzmin Y.V., Tiunov M.P., Voyta L.L., Burr G.S. Late Pleistocene and Holocene small mammal (Lipotyphla, Rodentia, Lagomorpha) remains from Medvezhyi Klyk Cave in the Southern Russian Far East // Proceeding of the Zoological Institute RAS. 2020. Vol. 324. № 1. P. 124–145.
29. Osipova E., Danukalova G., Tiunov M. Late Pleistocene and Holocene malacological and theriological faunas from the Tetyukhinskaya Cave (southern Far East, Russia) and their palaeoecological implications // Palaeoworld. 2024. Vol. 33. P. 241–256.
30. Rabeder G. Die Arvicoliden (Rodentia, Mammalia) aus dem Pliozän und dem älteren Pleistozän von Niederösterreich // Beiträge zur Paläontologie von Österreich. 1981. № 8. P. 1–373.
31. Van der Meulen A.J. Middle Pleistocene smaller mammals from the Monte Peglia, (Orvieto, Italy), with special reference to the phylogeny of *Microtus* (Arvicolidae, Rodentia) // Quaternaria. 1973. Vol. 17. P. 1–144.
32. Wang C.-Q., Gao J.-H., Li M., Guo W.-P., Lu M.-Q., et al. Co-circulation of Hantaan, Kenkeme and Khabarovsk Hantaviruses in Bolshoy Ussuriysky Island, China // Virus Research. 2014. Vol. 191. P. 51–58.

Сведения об авторах

About the authors

Мария Андреевна Винокурова — ведущий инженер, ФНЦ биоразнообразия ДВО РАН, г. Владивосток, Российская Федерация
E-mail: vinmary@mail.ru
<https://orcid.org/0000-0002-7294-5906>

Maria Andreevna Vinokurova — Lead Engineer, Federal scientific center of the East Asia terrestrial biodiversity FEB RAS, Vladivostok, Russian Federation
E-mail: vinmary@mail.ru
<https://orcid.org/0000-0002-7294-5906>

Михаил Петрович Тиунов — д-р биол. наук., ведущий научный сотрудник, ФНЦ биоразнообразия ДВО РАН, г. Владивосток, Российская Федерация
E-mail: tiunov@biosoil.ru
<https://orcid.org/0000-0002-4276-4266>

Mikhail Petrovich Tiunov — Dr. of Sci. in Biology, Leading Researcher, Federal scientific center of the East Asia terrestrial biodiversity FEB RAS, Vladivostok, Russian Federation
E-mail: tiunov@biosoil.ru
<https://orcid.org/0000-0002-4276-4266>

Поступила в редакцию 04.04.2025
После доработки 04.03.2026
Принята к публикации 06.03.2026

Received April 04, 2025
Revised March 04, 2026
Accepted March 06, 2026

Видовые особенности антиоксидантной защиты у мелких млекопитающих таежного северо-запада России

Т.Н. Ильина, И.В. Баишникова*, А.Е. Якимова, Е.П. Антонова

Институт биологии КарНЦ РАН, ФИЦ “Карельский научный центр РАН”, Петрозаводск, Российская Федерация

*e-mail: iravbai@mail.ru

Аннотация. Потенциально вредные реакции в организме контролируются антиоксидантной системой, основная функция которой заключается в защите органов и тканей от окислительного стресса. Цель работы заключалась в исследовании состояния антиоксидантной системы мелких млекопитающих, обитающих на таежном северо-западе России. Пять видов животных из отряда Eulipotyphla и четыре вида из отряда Rodentia были отловлены в летне-осенний период на территории Карелии. В печени, почках, сердце и скелетной мышце определяли активность антиоксидантных ферментов (АОФ) — супероксиддисмутазы (СОД) и каталазы, а также содержание неферментативных антиоксидантов — восстановленного глутатиона и витаминов А и Е. В результате исследования у мелких млекопитающих выявлены ткане- и видоспецифичность уровня антиоксидантов. Наименьшее количество межвидовых различий в активности АОФ было обнаружено в печени, причем по активности СОД в этом органе виды не различались. У крота европейского (*Talpa europaea*, Talpidae, Eulipotyphla) в скелетной мышце выявлена наиболее высокая активность АОФ по сравнению с другими видами. Сравнительно низкое содержание витамина Е было обнаружено в тканях органов (за исключением скелетной мышцы) малой бурозубки (*Sorex minutus*, Soricidae, Eulipotyphla). Выявленные особенности уровня антиоксидантов у исследованных насекомыхоядных и грызунов обусловлены экологической специализацией видов и связаны, вероятно, со спецификой регуляторных механизмов, направленных на поддержание внутреннего окислительно-восстановительного гомеостаза организма в условиях изменяющейся среды обитания у представителей различных экологических групп. При этом эффективная защита органов и тканей осуществляется за счет разного соотношения ферментативных и низкомолекулярных антиоксидантов.

Ключевые слова: насекомоядные, грызуны, антиоксидантная система, экологическая специализация, адаптация

Сокращения: антиоксидантная система — АОС; антиоксидантные ферменты — АОФ; активные формы кислорода — АФК; витамин А — ВА; витамин Е — ВЕ; восстановленный глутатион — GSH; полиненасыщенные жирные кислоты — ПНЖК; супероксиддисмутаза — СОД; частота сердечных сокращений — ЧСС.

Финансирование. Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания — тема № FMEN-2022-0003.

Соблюдение этических стандартов. Работа выполнена в соответствии с этическими стандартами, утвержденными правовыми актами РФ (федеральные законы от 1995 г. № 52-ФЗ “О животном мире” (с изменениями и дополнениями), от 2007 г. № 7-ФЗ “Об охране окружающей среды”), принципами Базельской декларации и рекомендациями этического комитета Института биологии КарНЦ РАН (протокол № 3 от 14 августа 2023 года).

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

Вклад авторов. Идея исследования — ИТН; сбор данных — ЯАЕ, ИТН, БИВ, АЕП; анализ данных — БИВ, ИТН, АЕП; написание рукописи — ИТН, БИВ; редактирование рукописи — БИВ, ИТН, АЕП, ЯАЕ.

Благодарности. Авторы выражают признательность уважаемым рецензентам за полезные замечания, которые позволили улучшить текст рукописи.

Ссылка для цитирования: Ильина Т.Н., Баишникова И.В., Якимова А.Е., Антонова Е.П. Видовые особенности антиоксидантной защиты у мелких млекопитающих таежного северо-запада России // Зоологический журнал / Russian Journal of Zoology. 2026. Т. 105. № 3. С. 106–126. <https://doi.org/10.7868/S3034545626030085>

DOI: 10.7868/S3034545626030085

Original Article

Species-specific Features of Antioxidant Defense in Small Mammals of the Taiga Northwest of Russia

T.N. Ilyina, I.V. Baishnikova*, A.E. Yakimova, E.P. Antonova

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

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

Abstract. Potentially harmful reactions to the body are controlled by the antioxidant system, the main function of which is to protect tissues against oxidative stress. The aim of this study was to investigate the antioxidant system of small mammals inhabiting the taiga Northwest of Russia. Five species from the order Eulipotyphla and four species from the order Rodentia were caught in the summer-autumn period in Karelia. The activity of the antioxidant enzymes (AE) superoxide dismutase (SOD) and catalase, as well as the content of non-enzymatic antioxidants (reduced glutathione and vitamins A and E) were determined in the liver, kidneys, heart, and skeletal muscle. The study revealed tissue- and species-specificity of the antioxidant levels in the small mammals. The smallest number of interspecies differences in AE activity was found in the liver, as there were no differences in SOD activity between species in this organ. In the skeletal muscle of the European mole (*Talpa europaea*, Talpidae, Eulipotyphla), the highest activity of AE was found compared to other species. Relatively low vitamin E levels were found in the tissues (excluding skeletal muscle) of the Pygmy shrew (*Sorex minutus*, Soricidae, Eulipotyphla). The features of the antioxidant levels observed in the insectivores and rodents studied are due to the ecological specialization of the species and are probably associated with the specific regulatory mechanisms aimed at maintaining an internal redox homeostasis in the body under changing environmental conditions in representatives of different ecological groups. Moreover, effective protection of tissues is achieved through varying ratios of enzymatic and low-molecular-weight antioxidants.

Keywords: insectivores, rodents, antioxidant system, ecological specialization, adaptation

Funding. The study was carried out under state order (project No FMEN-2022-0003).

Ethical declarations. The work was carried out in accordance with the ethical standards established by legal acts of the Russian Federation (Federal Laws of 1995 No. 52-FZ “On the Animal World” (as amended and supplemented), of 2007 No. 7-FZ “On Environmental Protection”), the principles of the Basel Declaration, and the recommendations of the Ethics Committee of the Institute of Biology of the Karelian Research Center of the Russian Academy of Sciences (Protocol No. 3 of August 14, 2023).

Conflict of interests. The authors declare no obvious or potential conflicts of interest related to the publication of this article.

Authors Contribution. Conceptualization – ITN; data collection – YAE, ITN, BIV, AEP; data analysis – BIV, ITN, AEP; manuscript writing – ITN, BIV; manuscript editing – BIV, ITN, AEP, YAE.

Acknowledgements. The authors express their gratitude to the distinguished reviewers for their constructive comments, which helped us to improve the quality of the manuscript.

For Citation: Ilyina T.N., Baishnikova I.V., Yakimova A.E., Antonova E.P. Species-specific Features of Antioxidant Defense in Small Mammals of the Taiga Northwest of Russia. *Zoologicheskii zhurnal / Russian Journal of Zoology*. 2026. Vol. 105, no. 3. pp. 106–126 (In Russ.) <https://doi.org/10.7868/S3034545626030085>

ВВЕДЕНИЕ

Мелкие млекопитающие — это довольно многочисленная группа животных, которые являются важным звеном в трофических цепях природных экосистем, играют существенную биогеоэкологическую роль, а также имеют важное эпидемиологическое значение как источник ряда опасных заболеваний человека. Представители этой группы в процессе эволюции развили адаптации, которые позволили им освоить различные экологические ниши, в том числе вести подземно-роющий и полуводный образы жизни (He et al., 2021; Verde Arregoitia et al., 2017). Мелких млекопитающих отличает высокая чувствительность к изменениям среды, широкий набор адаптаций и способность к быстрой их реализации в меняющихся условиях. Для этих животных особенно существенно влияние климата, так как из-за несовершенной терморегуляции они чувствительны к абиотическим воздействиям (Сафронов, 2009; Ивантер, 2018; Gliwicz, Taylor, 2002).

Одним из биохимических механизмов, позволяющих млекопитающим адаптироваться к целому ряду экологических факторов и выживать в изменяющихся условиях окружающей среды, является система антиоксидантной защиты (Chainy et al., 2016; Christensen et al., 2016). Образующиеся в процессе обмена веществ активные формы кислорода (АФК) являются сигнальными молекулами, необходимыми для регуляции основных функций клетки, и играют важную роль в адаптационных и защитных реакциях организма (Kervella et al., 2025). В то же время они могут окислять липиды, белки и ДНК, что приводит к нарушениям в функционировании клеток и тканей (Шлапакова и др., 2020). Накопление окислительных повреждений способствует ускорению старения и снижению выживаемости, тем самым ухудшая приспособительные возможности организма (Barja, 2007; Lemieux et al., 2019). Для того чтобы поддерживать баланс между постоянным образованием прооксидантов и их дезактивацией антиоксидантами в живых организмах, необходима непрерывная регенерация антиоксидантной способности (Меньщикова и др., 2006). Антиоксидантная система (АОС) млекопитающих состоит из эндогенных и так называемых пищевых экзогенных антиоксидантов, которые действуют синергически. Ключевыми ферментами защиты от активных форм кислорода являются супероксиддисмутаза (СОД) и каталаза. Комплексное функционирование этих ферментов формирует надежную защиту от окислительного повреждения, в то же время различные виды воздействия могут приводить к усилению их синтеза (Меньщикова и др., 2006). Глутатион (GSH) относится к основным небелковым тиоловым антиоксидантам

в клетках (Толпыгина, 2012). Среди экзогенных низкомолекулярных компонентов АОС наиболее значительная роль принадлежит витамину Е (токоферол, ВЕ), основному природному антиоксиданту, который характеризуется разносторонними физиологическими эффектами и биохимическим действием (Traber, 2013). В комплексе с витамином Е в защите биомембран от повреждения прооксидантами принимает участие витамин А (ретинол, ВА), так как антиоксидантные эффекты токоферола наиболее полно реализуются в условиях определенного соотношения с другими антиоксидантами. В свою очередь, антиоксидантные свойства ретинола осуществляются при участии витамина Е (Меньщикова и др., 2006; Чепур и др., 2020).

Скорости потребления кислорода и продукции его активных форм запрограммированы у каждого вида и варьируют в соответствии с размером тела, скоростью метаболизма, физиологическими (частота дыхания и сердечных сокращений, плотность и структурные компоненты дыхательной цепи митохондрий) и экологическими особенностями, а также с продолжительностью его жизни (Barja, 2007; Gómez et al., 2023). На интенсивность обменных процессов влияют многие факторы, включая массу тела, таксономическую принадлежность, экологические особенности вида (среда обитания, питание, локомоторная активность), климатические условия (McNab, 2008). Установлено, что у мышевидных грызунов разной экологической специализации величины основного и максимального обмена зависят от биологического типа животного, более высокие показатели выявлены у семеноядных и всеядных видов (мыши и хомячки) по сравнению с зеленоядными полевыми и питающимися подземными частями растений слепушонками (Поликарпов, Новиков, 2017). У зимоспящих, ныряющих, а также обитающих под землей млекопитающих уровень потребления кислорода претерпевает определенные изменения. Состояния гипоксии и реоксигенации способствуют увеличению продукции АФК (Breukelen, Martin, 2002; Schülke et al., 2012; Welker et al., 2013; Korge et al., 2015), для противодействия которым у этих животных выработались механизмы усиления антиоксидантной защиты (Schülke et al., 2012; Антонова и др., 2016). Так, в тканях у ведущих подземный образ жизни представителей рода *Spalax* (Rodentia) по сравнению с лабораторной крысой обнаружены более высокие уровни транскрипционного фактора Nrf2 и транскриптов генов, связанных с антиоксидантной защитой, что предполагает повышенную способность слепышей противостоять гипоксическим/гипероксическим воздействиям (Schülke et al., 2012). У гибернарующих млекопитающих выработаны эффективные механизмы для защиты от окислительного повреждения в течение

повторяющихся циклов оцепенение—пробуждение (Klichkhanov et al., 2021).

Исследование уровня антиоксидантов в тканях животных, которые различаются как таксономически, так и по своим экологическим особенностям, способствует лучшему пониманию роли АОС в формировании адаптаций к тем или иным условиям существования. Считается, что различия между видами мелких млекопитающих особенно отчетливы в местообитаниях с ярко выраженной сезонностью и обусловлены анатомическими, физиологическими и поведенческими характеристиками животных (Gliwicz, Taylor, 2002). У насекомых и грызунов, населяющих таежные леса северо-запада России (Республика Карелия), проявляются специфические видовые адаптации, обеспечивающие присущий каждому виду и наиболее “выгодный” для него способ существования в природно-климатических условиях периферической зоны ареала (Ивантер, 2018). Многолетние мониторинговые исследования оценивают численность мелких млекопитающих в Карелии как среднюю при сравнении с показателями в других районах Европейского Северо-Запада (Якимова, 2012). Численность мелких млекопитающих на этой территории находится под контролем сложного сочетания целого ряда экзогенных и эндогенных факторов, которые действуют в неразрывном комплексе. Климат в Карелии характеризуется неустойчивостью погоды в течение всех сезонов года, резкими колебаниями абиотических факторов, непостоянством сроков наступления фенологических явлений в отдельные годы (Ивантер, 2018).

Среди насекомых и грызунов, обитающих на территории таежного северо-запада России, представлены виды, успешно освоившие различные экологические ниши: наземные, околотовные, ведущие подземно-роющий образ жизни. Особенности уровня антиоксидантов в тканях этих животных могут быть связаны как с их таксономической принадлежностью и экологической специализацией, так и с действующими на них факторами окружающей среды. В частности, можно ожидать существования определенных антиоксидантных механизмов адаптации к гипоксии у обитающего под землей крота или к периодическим эпизодам гипоксии и реоксигенации у околотовных водяной полевки и обыкновенной кутуры, а также впадающей в зимний сон лесной мышовки. Различия в типе питания и интенсивности обменных процессов между бурозубками и полевыми могут определять особенности антиоксидантной защиты тех или иных органов и тканей у этих животных. Имеющаяся информация об антиоксидантах у мелких млекопитающих получена в основном при исследовании лабораторных животных, тогда как сведений, которые касаются

обитающих в естественных условиях представителей этой группы, крайне мало (Selman et al., 2002; Filho et al., 2007; Hindle et al., 2010; Антонова и др. 2013). Целью настоящей работы было исследовать активность ключевых антиоксидантных ферментов и содержание низкомолекулярных антиоксидантов в органах и тканях насекомых и грызунов, которые различаются по своей экологической специализации и которые обитают на таежном северо-западе России.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом для исследования послужили представители пяти видов мелких млекопитающих из отряда Eulipotyphla и четырех видов из отряда Rodentia. Животные были добыты в Карелии (61°–63° с.ш., 30°–36° в.д.) на экспедиционной базе Института биологии КарНЦ РАН (Республика Карелия, Пряжинский район, д. Каскеснаволок, подзона средней тайги). Животные (сеголетки, прибылые поздних выводков) отловлены в летне-осенний период (конец июля — начало ноября) в основных типах природных биотопов методом неизбирательного изъятия. Животных отлавливали стандартными методами (Карасева и др., 2008), используя ловушки (давилки) фабричного производства и ловчие канавки. Ловушки устанавливали линиями по 25 шт. с интервалом 5 м. Каждая линия работала 3 сут, с ежедневной однократной проверкой. Ловчие канавки длиной 30 м с тремя ловчими цилиндрами, на 1/3 заполненными водой, проверялись однократно в течение суток. Каждая канавка работала 5 сут. Канавками были отловлены кроты, водяные кутуры, лесные мышовки и водяные полевки. Остальные виды были отловлены исключительно с помощью давилок. После отлова определяли вид, пол, возраст и отбирали образцы тканей (печень, почки, сердце, скелетная мышца), которые замораживали до проведения анализа. Из-за небольшого размера средней и малой бурозубок было невозможно получить достаточное количество биологического материала для исследования всех показателей, поэтому у этих видов определяли только содержание витаминов А и Е. Таксономическая принадлежность, видовой состав, количество, масса тела и время отлова исследованных животных представлены в табл. 1. Отлов происходил в течение достаточно продолжительного отрезка времени, поэтому в таблице указан период, когда были добыты животные, так как одни виды попадались только летом, а другие — в осенний период.

Содержание витаминов А и Е определяли методом высокоэффективной жидкостной хроматографии (Скурихин, Двинская, 1989) на микроколонном жидкостной хроматографе (Милихром-6, Россия) с ультрафиолетовым детектором. Образцы

Таблица 1. Информация об исследуемых животных

Table 1. Information about the studied animals

Отряд	Вид	n	Масса тела, г	Период отлова
Eulipotyphla	Крот европейский (<i>Talpa europea</i> (L., 1758), Talpidae)	11	57.9 ± 2.2	Июль
	Кутора обыкновенная (<i>Neomys fodiens</i> (Pennant, 1771), Soricidae)	25	12.3 ± 0.5	Июль–август
	Бурозубка обыкновенная (<i>Sorex araneus</i> (L., 1758), Soricidae)	20	6.7 ± 0.2	Август–ноябрь
	Бурозубка средняя (<i>Sorex caecutiens</i> (Lax., 1788), Soricidae)	11	4.0 ± 0.1	Сентябрь–ноябрь
	Бурозубка малая (<i>Sorex minutus</i> (L., 1766), Soricidae)	11	2.9 ± 0.1	Сентябрь–ноябрь
Rodentia	Мышовка лесная (<i>Sicista betulina</i> (Pall., 1779), Sminthidae)	16	6.7 ± 0.6	Июль–август
	Полевка водяная (<i>Arvicola amphibious</i> (L., 1758), Cricetidae)	6	79.9 ± 5.5	Июль–август
	Полевка-экономка (<i>Alexandromys economus</i> (Pall., 1776), Cricetidae)	4	45.4 ± 6.1	Июль–август
	Полевка рыжая (<i>Clethrionomys glareolus</i> (Schreber, 1780), Cricetidae)	31	16.8 ± 0.4	Август–ноябрь

тканей (100 мг) гомогенизировали в 0.9 мл 0.25 М раствора сахарозы (pH 7.4) в качестве суспендирующей среды. К гомогенату добавляли 0.025% раствор бутилгидрокситолуола в этиловом спирте и тщательно смешивали для осаждения белков. Приливали 0.0125% раствор бутилгидрокситолуола в н-гексане, смесь встряхивали в течение 5 мин, затем центрифугировали (Z 326 K Hermle, Германия) при 3000 g в течение 10 мин и выдерживали в течение 40 мин при 4°C. Пробу для хроматографического анализа отбирали из верхнего гексанового слоя, элюентом служила смесь гексана с изопропанолом в соотношении 98.5:1.5. Детектирование проводили при 292 нм для α -токоферола и 324 нм для ретинола. При построении калибровочных кривых использовали стандартные растворы ретинола и α -токоферола (Sigma-Aldrich, США).

Содержание GSH определяли по методу Элмана (Sedlak, Lindsay, 1968). Для этого готовили гомогенаты тканей в 0.02 М ЭДТА-Na₂, после центрифугирования в течение 15 мин при 5000 g к супернатантам добавляли 50% ТХУ для осаждения белков, затем центрифугировали 15 мин при 3000 g. В полученные супернатанты добавляли 0.4 М трис-буферного раствора и реактива Элмана (pH полной реакционной смеси 8.0) и спектрофотометрическим методом ($\lambda = 412$ нм) определяли содержание GSH, которое выражали в мкмоль/г ткани.

Для определения активности ферментов гомогенаты тканей готовили в 0.05 М фосфатном буфере (pH 7.0). После центрифугирования при 6000 g в течение 15 мин в супернатантах определяли

активность ферментов, а также содержание белка по методу Лоури (Lowry et al., 1951) с использованием бычьего сывороточного альбумина в качестве стандарта. Активность ферментов определяли спектрофотометрическим методом по оптической плотности раствора: СОД — по модифицированной аденохромной методике (Misra, Fridovich, 1972), каталазы — по количеству разложенной перекиси водорода (Bears, Sizer, 1952) с учетом коэффициента молярной экстинкции — 43.6 (М/л). Активность каталазы выражали в мкМ перекиси водорода, расходуемой за 1 минуту на 1 мг белка. За 1 усл. ед. активности СОД принимали количество фермента, способное затормозить реакцию автоокисления адреналина на 50%. Активность ферментов рассчитывали на 1 мг белка. Для спектрофотометрического определения активности СОД и каталазы, а также содержания GSH использовали приборы Thermo Spectronic Genesys 20 spectrophotometer (ThermoFisher Waltham, MA, USA), спектрофотометр СФ-2000 (Россия), мультимодальный ридер SuPerMax 3000FA (Китай).

Полученные данные обрабатывались с использованием пакетов программ MSeXel 2007 и Statgraphics 5.0. Для статистического анализа применяли критерий Краскела–Уоллиса с последующим попарным сравнением с помощью критерия Манна–Уитни, использовали поправку на множественность сравнений (Бонферрони). Данные на рисунках представлены в виде медианы и межквартильного интервала. Различия считались статистически значимыми при $p < 0.05$. Достоверных половых различий по исследуемым показателям не установлено ($p > 0.05$),

поэтому данные по самцам и самкам анализировали в совокупности.

Исследования выполнены с использованием научного оборудования Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра “Карельский научный центр Российской академии наук”.

РЕЗУЛЬТАТЫ

У большинства изученных животных наиболее высокая активность СОД и каталазы обнаруживалась в печени, низкая активность была характерна для мышечных тканей. Кроме того, были выявлены видовые особенности распределения ферментов. Так, в скелетной мышце крота активность СОД превышала таковую в печени и была значительно выше по сравнению с показателями других исследованных видов ($p < 0.05$, рис. 1G). Достоверных межвидовых различий активности СОД в печени исследуемых животных не выявлено (рис. 1A). У полевки-экономки в почках, сердечной и скелетной мышцах активность фермента была значительно меньше по сравнению с другими исследованными видами ($p < 0.05$, рис. 1C, 1E, 1G). У куторы в сердце обнаружена более низкая активность СОД, чем у обыкновенной бурозубки и крота ($p < 0.05$).

Активность каталазы в печени обыкновенной бурозубки и крота была выше, чем у куторы и лесной мышовки ($p < 0.05$, рис. 1B). Наиболее высокая активность каталазы в почках выявлена у рыжей полевки, в то время как у куторы и полевки-экономки установлен самый низкий уровень фермента ($p < 0.05$, рис. 1D). В сердце у рыжей полевки и куторы активность каталазы значительно ниже по сравнению с кротом ($p < 0.05$, рис. 1F). В почках, сердце и скелетной мышце крота установлена более высокая активность фермента по сравнению с другими насекомоядными, а в скелетной мышце — по сравнению со всеми исследованными видами ($p < 0.05$, рис. 1D, 1F, 1H). Кроме того, в скелетной мышце рыжей полевки и полевки-экономки активность каталазы была значительно ниже, чем у водяной полевки и куторы ($p < 0.05$).

Наибольшее содержание GSH в печени выявлено у куторы и полевки-экономки ($p < 0.05$, рис. 2A). В других тканях этих видов содержание GSH было невысоким (рис. 2B–2D). В сердечной мышце у лесной мышовки уровень GSH был значительно выше, чем у водяной и рыжей полевки, а также полевки-экономки, причем у последних двух видов содержание этого низкомолекулярного антиоксиданта было ниже, чем у водяной полевки ($p < 0.05$). В почках наибольшие значения выявлены у крота,

лесной мышовки и водяной полевки, а в скелетной мышце — у крота и рыжей полевки ($p < 0.05$).

У всех исследованных видов животных наибольшее содержание ВА обнаружено в печени. В почках, сердечной и скелетной мышцах уровень ретинола значительно меньше или ниже границы определения (табл. 2). Среди насекомоядных наибольшее содержание ВА выявлено в печени водяной куторы, а среди грызунов — в печени полевки-экономки. В печени лесной мышовки уровень ретинола был значительно ниже, чем у полевки водяной и рыжей, куторы и малой бурозубки ($p < 0.05$). Значимые различия в содержании ВА также выявлены между водяной полевкой и средней бурозубкой в печени, между куторой и обыкновенной бурозубкой в почках, между рыжей полевкой и малой бурозубкой в сердце ($p < 0.05$). Во всех случаях для бурозубок были характерны более низкие показатели. В скелетной мышце, напротив, у бурозубок и рыжей полевки зафиксирован более высокий уровень этого витамина.

У грызунов наиболее высокое содержание ВЕ обнаружено в печени, среди насекомоядных такое распределение было характерно только для куторы (табл. 2). У всех трех видов бурозубок уровень ВЕ в скелетной мышце был наибольшим по сравнению с другими исследованными органами. У лесной мышовки содержание витамина в печени и сердце было выше, чем у полевки-экономки и обыкновенной бурозубки ($p < 0.05$). У последней уровень витамина также был ниже в печени и почках по сравнению с куторой, а в сердце — по сравнению с кротом, лесной мышовкой, водяной и рыжей полевками ($p < 0.05$). У полевки-экономки содержание токоферола в почках уступало таковому у куторы ($p < 0.05$). В органах малой бурозубки среди всех исследованных видов животных содержание ВЕ было наиболее низким. Значимые различия обнаружены с кротом, куторой, водяной и рыжей полевками в печени, с куторой и лесной мышовкой в почках, с кротом, лесной мышовкой, водяной и рыжей полевками в сердце ($p < 0.05$).

ОБСУЖДЕНИЕ

Исследование мелких млекопитающих, обитающих в природных условиях таежного северо-запада России, выявило значительную вариабельность уровня антиоксидантов в их органах и тканях. Уровень и соотношение ферментных и низкомолекулярных антиоксидантов в тканях различны и обусловлены экологическими особенностями видов (Ковальчук, Ястребов, 2003), а также зависят от физиологического состояния, питания, возраста, сезона и ряда других факторов (Илюха, 2001; Меньшикова и др., 2006; Антонова и др., 2013;

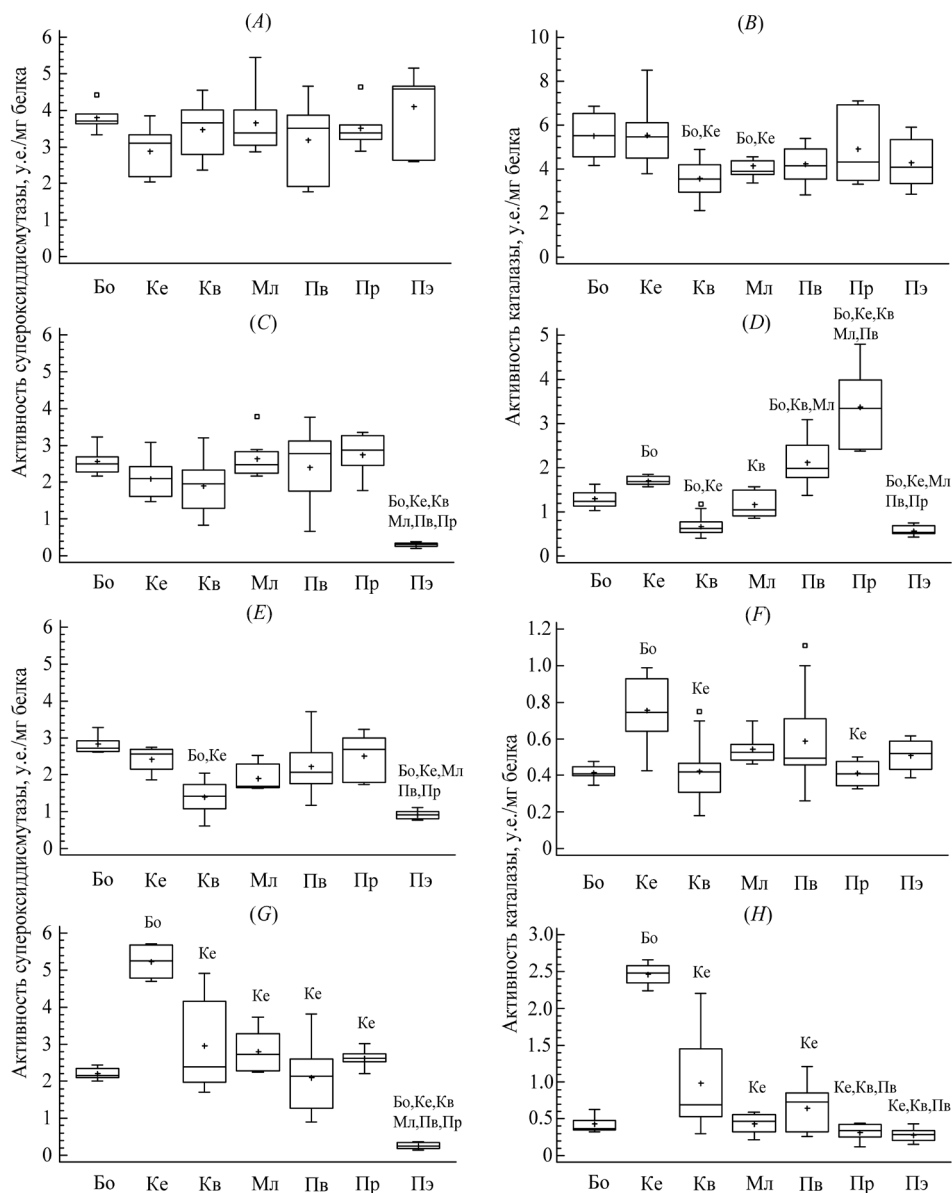


Рис. 1. Активность супероксиддисмутазы в печени (А), почках (С), сердце (Е), скелетной мышце (Г) и активность каталазы в печени (В), почках (Д), сердце (Ф) и скелетной мышце (Н) мелких млекопитающих. По оси абсцисс: Бо – бурозубка обыкновенная, Ке – крот европейский, Кв – кутора водяная, Мл – мышовка лесная, Пв – полевка водяная, Пр – полевка рыжая, Пэ – полевка-экономка. (А–Н): верхняя и нижняя границы каждого прямоугольника – первый и третий квартили (25-й и 75-й процентиля соответственно), горизонтальная линия и плюс внутри – медиана (50-й процентиль) и среднее, соответственно, концы отрезков – 10-й и 90-й процентиля, точки – выбросы. Различия статистически значимы по сравнению с: Бо – бурозубкой обыкновенной, Ке – кротом европейским, Кв – куторой водяной, Мл – мышовкой лесной, Пв – полевкой водяной, Пр – полевкой рыжей в тех же тканях ($p < 0.05$, критерий Краскела–Уоллиса, post-hoc тест по критерию Манна–Уитни)

Fig. 1. The activity of superoxide dismutase in the liver (A), kidneys (C), heart (E), skeletal muscle (G) and the activity of catalase in the liver (B), kidneys (D), heart (F) and skeletal muscle (H) of small mammals. On the abscissa axis: Бо – common shrew, Ке – European mole, Кв – water shrew, Мл – northern birch mouse, Пв – water vole, Пр – bank vole, Пэ – root vole. In (A–F): the upper and lower boundaries of each rectangle are the first and third quartiles (25th and 75th percentiles, respectively), the horizontal line and plus inside are the median (50th percentile) and mean, respectively, the ends of the segments are the 10th and 90th percentiles, and the dots are outliers. Differences are statistically significant in comparison with: Бо – common shrew, Ке – European mole, Кв – water shrew, Мл – northern birch mouse, Пв – water vole, Пр – bank vole in the same tissues ($p < 0.05$, Kruskal–Wallis test, post-hoc Mann–Whitney test)

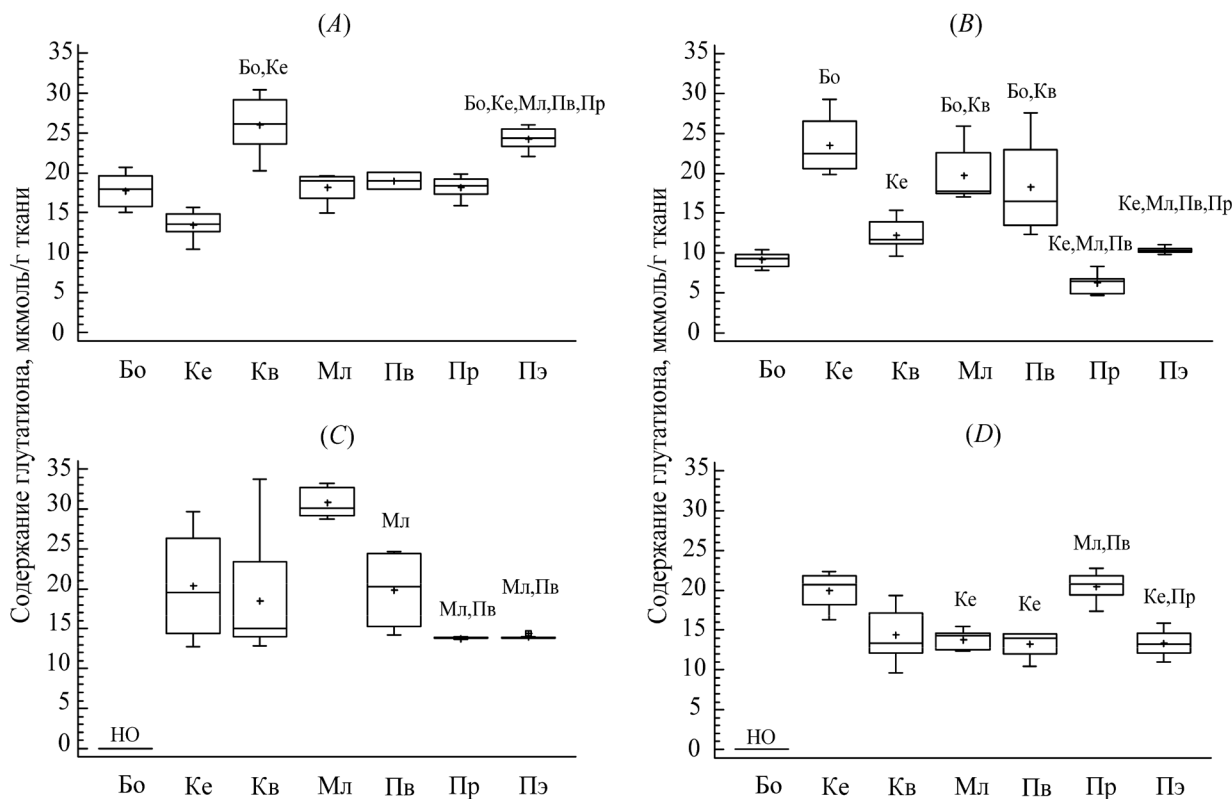


Рис. 2. Содержание восстановленного глутатиона (GSH) в печени (A), почках (B), сердце (C) и скелетной мышце (D) мелких млекопитающих. По оси абсцисс: Бо – бурозубка обыкновенная, Ке – крот европейский, Кв – кутора водяная, Мл – мышовка лесная, Пв – полевка водяная, Пр – полевка рыжая, Пэ – полевка-экономка. (A–D): верхняя и нижняя границы каждого прямоугольника – первый и третий квартили (25-й и 75-й проценти соответственно), горизонтальная линия и плюс внутри – медиана (50-й процентиль) и среднее, соответственно, концы отрезков – 10-й и 90-й проценти. НО – определение в данном органе не проводилось. Различия статистически значимы по сравнению с: Бо – бурозубкой обыкновенной, Ке – кротом европейским, Кв – куторой водяной, Мл – мышовкой лесной, Пв – полевкой водяной, Пр – полевкой рыжей в тех же тканях ($p < 0.05$, критерий Краскала–Уоллиса, post-hoc тест по критерию Манна–Уитни)

Fig. 2. The level of reduced glutathione (GSH) in the liver (A), kidneys (B), heart (C), and skeletal muscle (D) of small mammals. On the abscissa axis: Бо – common shrew, Ке – European mole, Кв – water shrew, Мл – northern birch mouse, Пв – water vole, Пр – bank vole, Пэ – root vole. (A–D): the upper and lower boundaries of each rectangle are the first and third quartiles (25th and 75th percentiles, respectively), the horizontal line and plus inside are the median (50th percentile) and mean, respectively, the ends of the segments are the 10th and 90th percentiles. НО – not measured in this organ. Differences are statistically significant in comparison with: Бо – common shrew, Ке – European mole, Кв – water shrew, Мл – northern birch mouse, Пв – water vole, Пр – bank vole in the same tissues ($p < 0.05$, Kruskal–Wallis test, post-hoc Mann–Whitney test)

Blomhoff et al., 1988; Stewart et al., 2005; Filho et al., 2007; McNab, 2008).

Среди насекомоядных для европейского крота были характерны наиболее высокая активность каталазы в тканях всех исследованных органов и наиболее высокий уровень GSH в почках. В скелетной мышце активность обоих ферментов у этого вида была значительно выше, чем у других насекомоядных и грызунов. Кроты обладают набором морфологических и физиологических адаптаций к подземному образу жизни в прохладной и стабильной термической среде в условиях повышенной влажности, гипоксии и гиперкапнии. В числе прочих к этим адаптациям относятся сравнительно

высокая скорость основного обмена веществ (Fears, 1993; McNab, 2006; Iwasa, Abe, 2024), высокое сродство гемоглобина крови к кислороду (Jelkmann et al., 1981), неритмичное сердцебиение (Matsuo et al., 2019). Рытье нор является энергозатратным процессом, при этом интенсивность обмена веществ повышается в 2.5 раза (Fears, 1993). Исследования мышечных тканей японских могов (*Mogera wogura* и *M. imaizumii*, Talpinae) показали, что типы волокон в мышцах у этих кротовых распределены равномерно, причиной чего являются особенности подземной среды, где нет необходимости поддерживать вес тела конечностями или передвигаться с высокой скоростью, преследуя

Таблица 2. Содержание витаминов А и Е в органах и тканях мелких млекопитающих (мкг/г влажной ткани)**Table 2.** Content of vitamins A and E in organs and tissues of small mammals (µg/g wet tissue)

Вид	Печень		Почки		Сердце		Скелетная мышца	
	ВА	ВЕ	ВА	ВЕ	ВА	ВЕ	ВА	ВЕ
Бурозубка обыкновенная	9.4 3.6–26.1	4.1 ^{Кв} 1.8–9.9	0.5 ^{Кв} 0.3–0.7	3.0 ^{Кв} 1.8–7.5	0.4 0.2–0.4	2.7 ^{Ке} 1.5–3.7	0.24 0.2–0.4	6.0 3.8–10.8
Бурозубка средняя	9.0 8.1–12.1	6.7 2.3–24.0	0.3 0.2–0.6	3.2 1.2–13.7	0.3 0.2–0.8	5.3 1.9–19.9	0.4 0.3–0.8	12.5 1.7–14.0
Бурозубка малая	3.6 2.6–14.8	1.8 ^{Ке, Кв} 1.5–2.9	0.6 0.4–1.8	2.3 ^{Кв} 1.8–5.5	0.2 0.1–0.2	1.7 ^{Ке} 0.6–3.0	0.3 0.2–0.5	5.8 3.0–8.5
Крот европейский	7.6 4.6–15.1	6.9 4.4–15.7	0.7 0–0.8	5.6 4.3–9.5	0 0–0.6	8.0 3.7–24.9	0 0–0.6	3.6 2.9–8.0
Кутора водяная	12.1 6.9–17.6	10.8 7.6–18.7	0.8 0.5–1.1	9.9 5.4–14.6	0 0–0.7	8.6 1.7–52.1	0 0–0.5	4.6 3.2–9.3
Мышовка лесная	3.3 ^{Кв, Бм} 2.0–6.7	16.8 ^{Бо} 11.0–25.2	0.8 0.5–0.9	9.0 ^{Бм} 5.3–14.3	0.2 0–0.6	14.4 ^{Бо, Бм} 9.5–44.7	0 ^{Бо, Бс} 0–0.3	7.8 5.2–20.4
Полевка водяная	15.1 ^{Бс, Мл} 14.1–17.9	13.0 ^{Бм} 10.1–26.8	1.0 0.6–1.3	6.4 5.1–8.9	0 0–0.5	9.94 ^{Бо, Бм} 7.3–28.4	0 ^{Бс} 0–0.2	5.4 4.7–15.0
Полевка рыжая	9.0 ^{Мл} 6.3–34.5	18.9 ^{Бм} 2.8–33.3	0.6 0.3–0.9	7.4 1.3–16.8	0.3 ^{Бм} 0.2–0.5	7.1 ^{Бо, Бм} 2.8–19.2	0.5 ^{Кв, Пв} 0.3–0.8	7.6 4.6–20.4
Полевка-экономка	20.5 12.8–25.1	6.1 ^{Мл} 3.1–8.8	0.5 0–1.1	2.8 ^{Кв} 1.0–4.4	0	2.2 ^{Мл} 0–5.04	0	3.8 2.1–6.3

Примечания. Различия статистически значимы по сравнению с: Бо, Бс, Бм – бурозубками обыкновенной, средней и малой; Ке – кротом европейским; Кв – куторой водяной; Мл – мышовкой лесной; Пв – полевкой водяной ($p < 0.05$, критерий Краскела–Уоллиса, post-hoc тест по критерию Манна–Уитни). Для каждого вида верхняя строка – медиана, нижняя строка – нижний и верхний квартили

Notes: The differences are statistically significant in comparison with: Бо, Бс, Бм – common, Laxmann's and pygmy shrews; Ке – European mole; Кв – water shrew; Мл – northern birch mouse; Пв – water vole ($p < 0.05$, Kruskal–Wallis test, Mann–Whitney post-hoc test). For each species, the top line – median, the bottom line – lower and upper quartiles

добычу или спасаясь от хищников (Ichikawa et al., 2019). Причем, в отличие от других насекомоядных, которые ведут полурующийся, наземный или полуводный образы жизни, у могоер отсутствуют быстрые гликолитические волокна типа Пв, мышцы состоят только из быстрых окислительно-гликолитических волокон типа Па или из комбинации волокон типа Па и быстрых волокон типа Пд/х (Ichikawa et al., 2019). В скелетных мышцах европейского крота обнаружено более высокое содержание восприимчивых к перекисному окислению полиненасыщенных жирных кислот (ПНЖК) по сравнению с обыкновенной бурозубкой и водяной куторой (Valencak, Ruf, 2007). Эти структурные особенности могут быть причиной выявленной в нашем исследовании значительной активности антиоксидантных ферментов в скелетной мышце крота, причем активность СОД в этой ткани была выше, чем в печени. В то же время важная роль в антиокислительной защите тканей у этого вида отводится и низкомолекулярным антиоксидантам. Содержание GSH во всех исследованных органах было выше, чем в печени, где синтезируется большая его часть (Толпыгина, 2012), что может

свидетельствовать о значении этого тиола в поддержании окислительно-восстановительного равновесия.

У обыкновенной бурозубки активности каталазы в печени и СОД в сердце были сравнимыми с таковыми у крота, но выше, чем у куторы. Более высокая активность каталазы у бурозубки по сравнению с куторой также отмечена в почках. В то же время уровень GSH в печени куторы был наиболее высоким. Исследования указывают на существование биологических различий между представителями родов *Sorex* и *Neomys*, связанных с адаптацией к условиям или наземного, или околководного образа жизни (Юрчинский, 2022). Очевидно, что такие различия проявляются как на физиологическом, так и на биохимическом уровне. Эти животные характеризуются высокой скоростью основного обмена веществ, которая у малой и обыкновенной бурозубок составляет 339% и 246–315% от ожидаемых значений для млекопитающих с соответствующей массой тела, у водяной куторы – 171% (Sparti, Genoud, 1989; Ochocińska, Taylor, 2005; von Merten et al., 2020). Важную роль в обеспечении высоких энергетических потребностей, свойственных

мелким насекомоядным, играют печень и почки, в которых у этих животных объемная плотность митохондрий эквивалентна этому показателю в сердечной мышце (Chung et al., 2022). Адаптациями сердечно-сосудистой системы для удовлетворения метаболических потребностей тканей в условиях такого интенсивного обмена у бурозубочьих являются как высокая частота сердечных сокращений (ЧСС), достигающая у малой и обыкновенной бурозубок 1043 и 938 соответственно, у куторы 887 ударов в минуту, так и анатомические особенности сердца (Vornanen, 1992; Chang et al., 2022). В сердце наземных и полуводных представителей подсемейства Soricinae обнаружены значительные уровни кислородсвязывающего мышечного белка миоглобина, который у этих животных играет важную роль в поддержании высокой ЧСС, а у ныряющих видов также может содействовать аэробному метаболизму ткани во время погружений (Stewart et al., 2005; Gusztak et al., 2022). У наземной короткохвостой бурозубки (*Blarina brevicauda*) в сердце выявлены высокие значения активности цитохром-с-оксидазы и содержания глутатиона, что, по мнению авторов, может свидетельствовать о значительном потенциале для образования АФК (Stewart et al., 2005). Вероятно, более высокий уровень антиоксидантных ферментов (АОФ) у исследованных нами обыкновенных бурозубок необходим для эффективной защиты тканей у вида, для которого характерны высокие энергетические затраты для осуществления жизнедеятельности и который функционирует на пределе своих физиологических возможностей (Ochocińska, Taylor, 2005). В то же время содержание ВЕ, являющегося основным природным антиоксидантом, в сердце обыкновенной и малой бурозубок было ниже, чем у большинства исследованных видов мелких млекопитающих. У куторы важную роль в защите от АФК играет GSH печени. Этот антиоксидант поддерживает токоферол в восстановленной форме, а также является коферментом глутатионпероксидаз и глутатион-S-трансфераз, поэтому служит важным маркером общей антиоксидантной защиты (Толпыгина, 2012).

Высокая локомоторная активность, вызванная необходимостью практически постоянного поиска пищи для обеспечения энергетических потребностей у бурозубочьих, требует определенных структурных и функциональных адаптаций мышечных тканей. Показано, что у обыкновенной бурозубки и этрусской землеройки (*Suncus etruscus*) мышечные волокна скелетных мышц представлены быстросокращающимися волокнами II_d/x типа, которые обладают высокой аэробной производительностью и обеспечивают высокую частоту сокращений (Savolainen, Vornanen, 1995; Jürgens, 2002). В отличие от сердца, в скелетных мышцах у ныряющих

бурозубочьих содержится больше миоглобина, чем у наземных, что связано с адаптацией к периодическим эпизодам гипоксии и реоксигенации (Stewart et al., 2005; He et al., 2021; Gusztak et al., 2022). Известно, что помимо депо кислорода, этот белок выполняет антиоксидантные функции (Hendgen-Cotta et al., 2014). При сравнении показателей АОС в скелетных мышцах водяной (*Sorex palustris*) и короткохвостой бурозубок было установлено, что у ныряющего вида активность каталазы выше в 2 раза, тогда как наземный вид имеет более высокую активность глутатионпероксидазы (Hindle et al., 2010). Мы не обнаружили различий в активности СОД и каталазы в скелетной мышце у обыкновенной бурозубки и куторы. Содержание GSH в этой ткани у куторы не отличалось от показателей у других насекомоядных и грызунов. Возможно, определенную антиоксидантную функцию у этого вида выполняет миоглобин (Hindle et al., 2010), о высоком содержании которого в скелетных мышцах куторы сообщалось ранее (He et al., 2021). У исследованных нами трех видов бурозубок важную роль в сохранении окислительно-восстановительного баланса в скелетной мышце выполняет, очевидно, токоферол, поскольку в этой ткани у них уровень витамина был выше, чем в других органах, включая печень, которая ответственна за хранение и перераспределение полученного из пищи ВЕ (Traber, 2013). Помимо антиоксидантной функции, токоферол участвует в поддержании гомеостаза мышечных клеток, являясь структурным компонентом биологических мембран и регулируя их текучесть и стабильность (Meacci et al., 2024).

У полевки-экономки по сравнению с другими видами грызунов обнаружены наиболее низкая активность АОФ в почках и скелетной мышце, активность СОД в сердце, а также невысокий уровень ВЕ во всех органах и тканях. В то же время в печени этого вида активность СОД и содержание GSH и ВА были сравнительно высокими. Для полевки-экономки, которая относится к наиболее стенотопным видам грызунов и предпочитает сырые заболоченные биотопы, характерны невысокий уровень основного обмена, широкая термонейтральная зона, низкий температурный оптимум и пониженный порог холодового обмена, что и определяет высокую приспособленность этого вида к существованию в районах с холодным климатом (Сафронов, 2009; Ивантер, 2023). Отмечается сходство полевки-экономки с автохтонными обитателями Субарктики — леммингами по теплоизоляционным свойствам мехового покрова, интенсивности химической терморегуляции и эффективности терморегуляторного поведения (Сафронов, 2009). В исследовании показателей энергетического обмена у полевок-экономок, обитающих на территории горного Урала, авторы пришли к выводу, что

в определенной мере устойчивость вида к резким перепадам температур в естественной среде обитания обеспечивает эффективное функционирование энергетического аппарата печени, играющей важнейшую роль в обеспечении метаболического гомеостаза организма: высокая активность процессов окисления и фосфорилирования на янтарной кислоте, способность к повышению физиологической эффективности процессов окислительного фосфорилирования энергетических субстратов (Ковальчук, Ястребов, 2003). Выявленный в нашем исследовании профиль антиоксидантов в этом органе может свидетельствовать о том, что в защите внутренней среды гепатоцитов задействованы как ферментативные, так и низкомолекулярные компоненты АОС. В то же время обнаруженный нами низкий уровень антиоксидантов в других органах и тканях может быть одной из причин, обуславливающих свойственную виду низкую индивидуальную сопротивляемость к неблагоприятному сочетанию абиотических и биотических факторов (Ковальчук, Ястребов, 2003). Учитывая, что индивидуальная вариативность показателей АОС на фоне малого объема выборки исследованных нами полевок-экономок затрудняет корректную интерпретацию полученных результатов, изучение показателей системы антиоксидантной защиты в тканях представителей этого вида будут продолжены.

Среди других исследованных видов грызунов рыжая полевка отличалась самой высокой активностью каталазы наряду с наиболее низким уровнем GSH в почках. Низкое содержание этого тиола в почках было обнаружено и у рыжих полевок, обитающих в Польше (Swiergosz-Kowalewska et al., 2006). В скелетной мышце, напротив, активность каталазы была ниже по сравнению с водяной полевкой, тогда как содержание GSH у рыжей полевки было самым высоким. Ковальчук и Ястребов (2003) отмечают, что достаточно широкий ареал и эвритопность рыжей полевки обусловлены высокой энергопродуктивностью тканей в сочетании с эффективным механизмом терморегуляции. В то же время у представителей этого вида обнаружена пониженная устойчивость энергетического аппарата тканей к длительному действию холода (Ковальчук, Ястребов, 2003). Относительным показателем интенсивности обменных процессов являются индексы сердца и почек, которые у обитающей на таежном северо-западе России рыжей полевки выше, чем у более крупной водяной (Ивантер, 2018). Рыжая полевка отличается от водяной более высокой степенью интенсивности химической терморегуляции, а также наличием зимнего адаптивного резерва химической терморегуляции (Пантелеев, 2010). Для водяной полевки характерна сезонная смена местообитаний (околоводное летом и норное в холодный период

года), что определяет видовые особенности терморегуляции, нетипичные для других видов грызунов: повышение теплопроводности от лета к осени (Мошкин и др., 1999). Возможно, адаптивные особенности тканевой энергетики этих видов грызунов обуславливают обнаруженные у них различия в уровне антиоксидантов. Полученные нами результаты свидетельствуют о том, что у рыжей полевки ведущая роль в антиоксидантной защите почек принадлежит каталазе. У водяной полевки более высокая активность каталазы выявлена в скелетной мышце, что может быть связано с особенностью образа жизни этого вида в летний период. При этом в скелетной мышце ныряющего представителя отряда насекомоядных — обыкновенной куторы — активность фермента также была выше по сравнению с полевками рыжей и экономкой. Вероятно, повышенная активность фермента в скелетной мышце этих мелких полуводных млекопитающих обеспечивает антиоксидантную защиту миоцитов от окислительного стресса, связанного с нырательной гипоксией-реоксигенацией (Лощагин, 2002), а также погружением в холодную воду (Gusztak et al., 2022).

Лесная мышовка отличалась от других исследованных видов грызунов самым высоким содержанием GSH в сердце, более значительным уровнем этого антиоксиданта в почках по сравнению с полевками рыжей и экономкой, а также сравнительно высоким уровнем ВЕ во всех органах и тканях. В то же время активность каталазы в почках мышовки была ниже, чем у водяной и рыжей полевок. Лесная мышовка, представитель надсемейства тушканчиковых, является самым мелким среди исследованных видов грызунов. Теплозащитные свойства шкурки у этого вида невысокие, химическая терморегуляция выражена слабо (Ковальчук, Ястребов, 2003), в связи с чем холодный период года мышовка переживает, впадая в зимнюю спячку, которая у обитающих в Карелии мышовок начинается уже в конце сентября. В результате накопления жира (в подкожно-жировой клетчатке, брюшной и грудной полостях) к зимней спячке масса тела мышовки увеличивается почти в 2 раза (Пантелеев, 2010). Установлено, что в регуляции уровня и функционирования жировых запасов организма принимает участие ВА: его низкое содержание преимущественно способствует отложению жира, в то время как при повышенном уровне витамина в рационе количество жира в организме снижается, что коррелирует с повышением термогенного потенциала бурой жировой ткани и скелетных мышц (Bonet et al., 2012). Вероятно, поэтому у лесной мышовки обнаружен сравнительно низкий уровень ВА в печени, которая играет центральную роль как в депонировании и метаболизме

ретиноидов, так и в поддержании липидного гомеостаза (Bonet et al., 2012).

Вместе с аккумуляцией жировых запасов в организме накапливается ВЕ, являющийся ингибитором обменных процессов у зимоспящих (Калабухов, 1985). Установлено, что виды, впадающие в спячку, способны к большему накоплению токоферола в органах и тканях (Anegawa et al., 2021). Помимо ВЕ, защищающего клеточные мембраны от перекисного окисления липидов, центральным компонентом, обеспечивающим холодостойкость клеток у гибернантов, является глутатионпероксидаза 4 (Anegawa et al., 2021; Sone, Yamaguchi, 2024). Этот фермент при участии GSH катализирует восстановление гидроперекисей липидов, тем самым предотвращая индуцированную холодом гибель клеток — ферроптоз. Известно, что важным механизмом, который компенсирует текучесть мембраны при низкой температуре тела, является регуляция вязкости мембранных липидов. У альпийских сурков (*Marmota marmota*) функциональность сердца в условиях гипотермии обеспечивается изменением соотношения n-3 и n-6 полиненасыщенных жирных кислот в мембранах кардиомиоцитов в пользу последних (Arnold et al., 2011). При согревании эти изменения обращаются вспять, одновременно значительно повышается скорость метаболизма и продукция АФК. Неферментативные антиоксиданты обладают высокой миграционной способностью и могут накапливаться в клетках и биологических жидкостях (Меньщикова и др., 2006; Stewart et al., 2005). Высокий уровень этих компонентов АОС в тканях у зимоспящих позволяет, очевидно, поддерживать оптимальный редокс-статус для ограничения действия окислительного стресса. Как показало наше исследование, у лесной мышовки в сердце и почках такой уровень поддерживается и в летний период.

У мелких млекопитающих высокая потребность в пище диктуется скоростью обменных процессов. Тип и качество поедаемых кормов влияют на содержание витаминов А и Е у разных видов насекомоядных и грызунов, при этом малые размеры тела и высокая двигательная активность этих животных ограничивают накопление жира и жирорастворимых витаминов (Калабухов, 1985; Меньщикова и др., 2006; Anegawa et al., 2021). В нашем исследовании наиболее высокий уровень ВЕ в печени был обнаружен у рыжей полевки и лесной мышовки. Обитающие в Карелии полевки рода *Clethrionomys* включают в свой рацион богатые энергетическими субстратами и ВЕ семена и различных беспозвоночных, доля которых в зависимости от времени года может составлять 65–78% рациона (Ивантер, 2018а). Лесной мышовке, являющейся наиболее насекомоядным мелким грызуном Палеарктики,

перед гибернацией важно быстрое накопление жировых запасов, которое происходит за счет поедания грызунами семян растений с высоким уровнем ПНЖК (Ивантер, 2021; McNab, 2008). Содержание в организме жирных кислот, состав которых различается у разных видов животных, определяет потребность зимоспящих в токофероле, главной функцией которого в жировой ткани является предотвращение окисления липидов. Данные о сезонных изменениях содержания токоферола позволили сделать предположение о его важной роли в регуляции устойчивости организма к холодовым воздействиям (Калабухов, 1985). В то же время наиболее высокий уровень ВА в печени был выявлен у зеленоядной полевки-экономки. Полевка получает этот витамин в виде предшественников — каротиноидов, биоконверсия которых в ВА видоспецифична (Green, Fascetti, 2016).

Бурозубки относятся к числу животных с самой низкой толерантностью к голоданию, поскольку в естественных условиях не накапливают значительных жировых резервов. Для поддержания чрезвычайно высокого уровня обменных процессов они одновременно используют эндогенные жировые запасы и метаболизируют недавно съеденную пищу (Keicher et al., 2017). С этой особенностью может быть связан сравнительно низкий уровень ВЕ в органах всех трех видов бурозубок, обнаруженный нами. Следует отметить, что в органах средней бурозубки, которая в Карелии является малочисленным видом, содержание токоферола было выше по сравнению с другими бурозубками, а уровень витамина в скелетной мышце превышал таковой у всех исследованных насекомоядных и грызунов. В исследованиях Щипанова с соавторами (Щипанов и др., 1998; Shchipanov et al., 2025) было показано, что, согласно концепции синдрома темпа жизни (pace-of-life syndrome, POLS), особенности поведения средней бурозубки соответствуют континууму “медленной жизни”, тогда как обыкновенная бурозубка относится к наименее социальному, более агрессивному “быстро живущему” виду. Предполагается, что поведенческие различия определяются физиологическими (метаболическими, гормональными, иммунными) особенностями (Васильева, 2021). Возможно, более высокий уровень ВЕ у средней бурозубки связан с меньшим его расходом. Установлено, что у птиц нарушение окислительно-восстановительного баланса вследствие агрессивного поведения связано со снижением уровня неферментативных антиоксидантов (Mentesana, Adreani, 2021).

При анализе полученных в данном исследовании результатов необходимо учитывать, что часть видов животных (крот, водяные кутора и полевка, лесная мышовка) были отловлены канавками.

Известно, что зверьки разных видов по-разному реагируют на предлагаемую в ловушках приманку (Карасева и др., 2008; Бобрецов, 2021). Насекомоядные землеройки и зеленоядные серые полевки плохо идут на стандартную приманку в отличие от семенных лесных полевок. Ряд видов мелких млекопитающих, например лесной лемминг, вовсе не отлавливается давилками. Сборы таких видов у различных исследователей в основном представлены отловами канавками (Ивантер, Макаров, 2001; Карасева и др., 2008; Бобрецов, 2016, 2021). Активное плавание в холодной воде, которой наполнены ловушки-конусы, может влиять на некоторые физиологические показатели. В исследовании Киселева (2024) на примере равнозубой бурозубки (*S. isodon*) было установлено, что непродолжительное пребывание в конусах с холодной (4.5–9°C) водой привело к изменению массы жировой ткани и некоторых органов животных. Сочетание острого холодового воздействия и голодания у бурозубок приводит к особенно быстрой редукции жировой ткани, в процессе которой с жирными кислотами в кровь поступает и ВЕ. При этом для снижения теплопотерь и активации термогенеза при остром охлаждении организма происходит перераспределение кровотока от поверхностных тканей к внутренним органам и жировой ткани. Пойманные при помощи конусов с водой особи равнозубой и средней бурозубок по сравнению с животными, пойманными при помощи давилки, имели достоверно большую абсолютную и относительную сердечную массу, сердце погибших в конусах бурозубок характеризовалось большим наполнением кровью (Докучаев, 1979; Киселев, 2024). Возможно, обнаруженное в нашем исследовании сравнительно высокое содержание ВЕ в сердце отловленных канавками видов не является видовой особенностью, а связано с перераспределением витамина в результате вызванных воздействием холода процессов. Для выяснения этого вопроса требуются дальнейшие исследования.

Наименьшее количество межвидовых различий в активности АОФ было обнаружено в печени, причем по активности СОД в этом органе виды не различались. Возможно, это связано с тем, что печень является основным органом детоксикации и поддержания метаболического гомеостаза, поэтому имеет хорошо развитую систему

антиоксидантной защиты (Lushchak et al., 2005). Органы и ткани различаются по функциональной роли, уровню метаболической активности и транскрипции генов, связанных с окислительным стрессом (Selman et al., 2002; Kim et al., 2018). Межвидовые различия в активности каталазы были выявлены во всех исследованных органах и тканях. Причиной может быть важная роль перекиси водорода, нейтрализацию которой осуществляет каталаза, в окислительно-восстановительной передаче сигналов в процессах клеточной коммуникации, обеспечивающих реакцию организма на факторы окружающей среды (Шлапакова и др., 2020). Ферменты, участвующие в процессах генерации АФК и антиоксидантной защите, коэволюционировали с определенными адаптациями или комбинациями признаков того или иного вида животных (Kervella et al., 2025). Выявленные особенности уровня антиоксидантов у исследованных видов насекомоядных и грызунов связаны, вероятно, со спецификой регуляторных механизмов, направленных на поддержание внутриклеточного гомеостаза в условиях постоянно изменяющейся среды обитания у представителей различных экологических групп. Соотношение ферментативных и низкомолекулярных антиоксидантов в органах и тканях различно и обусловлено экологическими и физиологическими особенностями видов, при этом сама система антиоксидантной защиты, очевидно, не снижает свой потенциал.

Таким образом, в результате исследования у мелких млекопитающих, обитающих на таежном северо-западе России, выявлены ткане- и видоспецифичность уровня антиоксидантов, которые могут быть связаны с видовыми особенностями адаптации к условиям среды обитания. Разное соотношение ферментативных и низкомолекулярных антиоксидантов, обусловленное экологической специализацией видов, обеспечивает эффективную защиту органов и тканей и поддержание внутреннего окислительно-восстановительного гомеостаза организма. Учитывая, что у видов, отловленных канавками, определенное влияние на показатели АОС мог оказать способ отлова, изучение содержания антиоксидантов у мелких млекопитающих авторы планируют продолжить.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Антонова Е.П., Хижкин Е.А., Якимова А.Е. и др. Антиоксидантные ферменты у природно-адаптированных к дефициту кислорода млекопитающих // Принципы экологии. 2013. Т. 2. № 1. С. 21–32.
2. Антонова Е.П., Илюха В.А., Комов В.Т. и др. Содержание ртути и антиоксидантная система у насекомоядных (Insectivora, Mammalia) и грызунов (Rodentia, Mammalia) различного экогенеза // Поволжский экологический журнал. 2016. № 4. С. 371–380. <https://doi.org/10.18500/1684-7318-2016-4-371-380>
3. Бобрецов А.В. Популяционная экология мелких млекопитающих равнинных и горных ландшафтов Северо-Востока европейской части России. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2016. 381 с.
4. Бобрецов А.В. Методы учета численности мелких млекопитающих: их особенности и эффективность // Труды Мордовского государственного природного заповедника имени П. Г. Смидовича. 2021. Вып. 28. С. 58–73.
5. Васильева Н.А. Синдром темпа жизни (pace-of-life syndrome, POLS): эволюция концепции // Зоологический журнал. 2021. Т. 100. № 9. С. 969–983. <https://doi.org/10.31857/S0044513421090117>
6. Докучаев Н.Е. Различия весовых и размерных показателей бурозубок (Soricidae), отловленных разными способами // Экология. 1979. № 5. С. 83–85.
7. Ивантер Э.В., Макаров А.М. Территориальная экология землероек-бурозубок (Insectivora, Sorex). Петрозаводск: ПетрГУ, 2001. 272 с.
8. Ивантер Э.В. Очерки популяционной экологии мелких млекопитающих на северной периферии ареала. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2018. 770 с.
9. Ивантер Э.В. Опыт экологического анализа морфофизиологических особенностей мелких млекопитающих // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 2018а. № 8. С. 7–16.
10. Ивантер Э.В. К популяционной экологии лесной мышовки (*Sicista betulina* Pall.) на северном пределе ареала. Сообщение I. Численность, биотопическое размещение, суточная активность, питание // Принципы экологии. 2021. № 1. С. 18–29. <https://doi.org/10.15393/jl.art.2021.11642>
11. Ивантер Э.В. К изучению строения, теплозащитных свойств и линьки волосяного покрова полевки-экономки и лесной мышовки // Принципы экологии. 2023. № 1. С. 26–44. <https://doi.org/10.15393/jl.art.2023.13622>
12. Илюха В.А. Супероксиддисмутаза и каталаза в органах млекопитающих различного экогенеза // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. 2001. Т. 37. № 3. С. 183–186.
13. Калабухов Н.И. Спячка млекопитающих. М.: Наука, 1985. 264 с.
14. Карасева Е.В., Телицына А.Ю., Жигальский О.А. Методы изучения грызунов в полевых условиях. М.: Изд-во ЛКИ, 2008. 416 с.
15. Киселев С.В. Физиологические показатели равнозубой бурозубки (*Sorex isodon*, Eulipotyphla) при непродолжительном пребывании в холодной воде // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2024. № 66. С. 158–172. <https://doi.org/10.17223/19988591/66/8>
16. Ковальчук Л.А., Ястребов А.П. Экологическая физиология мелких млекопитающих Урала. Екатеринбург: УрО РАН, 2003. 222 с.
17. Лоцагин О.В. Физиологическая роль каталазы у млекопитающих и птиц. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб: Санкт-Петербургский государственный университет, 2002. 166 с.
18. Меньщикова Е.Б., Ланкин В.З., Зенков Н.К. и др. Окислительный стресс. Проксиданты и антиоксиданты. М.: Фирма “Слово”, 2006. 553 с.
19. Пантелеев П.А. Родентология. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. 221 с.
20. Мошкин М.П., Новиков Е.А., Колосова И.Е. и др. Особенности терморегуляции у мышевидных грызунов как результат экологической специализации // Очерки по экологической физиологии. Новосибирск: изд-во СО АМН, 1999. С. 72–85.
21. Поликарпов И.А., Новиков Е.А. Энергообмен у мышевидных грызунов различной экологической специализации // Вестник ИРГСХА. 2017. № 83. С. 145–152.
22. Сафронов В.М. Адаптивные особенности терморегуляции и поддержания энергетического баланса у мышевидных грызунов // Вестник Томского государственного университета. 2009. Т. 4. № 8. С. 47–61.
23. Скурихин В.Н., Двинская Л.М. Определение α-токоферола и ретинола в плазме крови сельскохозяйственных животных методом микроколоночной высокоэффективной жидкостной хроматографии // Сельскохозяйственная биология. 1989. № 4. С. 127–129.
24. Толпыгина О.А. Роль глутатиона в системе антиоксидантной защиты // Бюллетень ВСНЦ СО РАМН. 2012. № 2 (84). Часть 2. С. 178–180.
25. Чепур С.В., Плужников Н.Н., Сайганов С.А. и др. Механизмы реализации антиоксидантных эффектов альфа-токоферола // Успехи современной биологии. 2020. Т. 140. № 2. С. 149–165. <https://doi.org/10.31857/S0042132420020039>
26. Щипанов Н.А., Калинин А.А., Олейниченко В.Ю. и др. Общая характеристика поведения землероек-бурозубок *Sorex araneus*, *S. caecutiens*, *S. minutus* и *S. isodon* (Insectivora, Soricidae) // Зоологический журнал. 1998. Т. 77. № 4. С. 444–458.

27. Шлапакова Т.И., Костин Р.К., Тягунова Е.Е. Активные формы кислорода: участие в клеточных процессах и развитии патологии // Биоорганическая химия. 2020. Т. 46. № 5. с. 466–485. <https://doi.org/10.31857/S013234232005022X>
28. Юрчинский В.Я. Некоторые различия в морфологии тимуса у неполовозрелых насекомых: *Sorex araneus*, *Sorex caecutiens*, *Neomys fodiens*, *Erinaceus roumanicus* // Зоологический журнал. 2022. Т. 101. № 8. С. 905–913. <https://doi.org/10.31857/S0044513422060125>
29. Якимова А.Е. Мелкие млекопитающие в питании хищников Европейской тайги // Ученые записки Петрозаводского Государственного университета. 2012. Т. 1. № 8. С. 32–36.
30. Anegawa D., Sugiura Y., Matsuoka Y. et al. Hepatic resistance to cold ferroptosis in a mammalian hibernator Syrian hamster depends on effective storage of diet-derived α -tocopherol // Communications Biology. 2021. Vol. 25. No. 4 (1). P. 796. <https://doi.org/10.1038/s42003-021-02297-6>
31. Arnold W., Ruf T., Frey-Roos F. et al. Diet-independent remodeling of cellular membranes precedes seasonally changing body temperature in a hibernator // PLoS One. 2011. Vol. 13. No. 6 (4). P. e18641. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0018641>
32. Barja G. Mitochondrial oxygen consumption and reactive oxygen species production are independently modulated: implications for aging studies // Rejuvenation Research. 2007. No. 10 (2). P. 215–24. <https://doi.org/10.1089/rej.2006.0516>. PMID: 17523876
33. Bears R.F., Sizer I.W. A spectral method for measuring the breakdown of hydrogen peroxide by catalase // The Journal of Biological Chemistry. 1952. Vol. 195. No. 1. P. 133–140. [https://doi.org/10.1016/S0021-9258\(19\)50881-X](https://doi.org/10.1016/S0021-9258(19)50881-X)
34. Blomhoff R., Berg T., Norum K.R. Distribution of retinol in rat liver cells: effect of age, sex and nutritional status // British Journal of Nutrition. 1988. Vol. 60 (2). P. 233–239. <https://doi.org/10.1079/bjn19880095>
35. Bonet M.L., Ribot J., Palou A. Lipid metabolism in mammalian tissues and its control by retinoic acid // Biochimica et Biophysica Acta. 2012. Vol. 1821. No. 1. P. 177–189. <https://doi.org/10.1016/j.bbalip.2011.06.001>
36. Breukelen F., Martin S.L. Invited Review: Molecular adaptations in mammalian hibernators: unique adaptations or generalized responses? // Journal of Applied Physiology. 2002. Vol. 92. No. 6. P. 2640–2647. <https://doi.org/10.1152/jappphysiol.01007.2001>
37. Chainy G.B., Paital B., Dandapat J. An Overview of Seasonal Changes in Oxidative Stress and Antioxidant Defence Parameters in Some Invertebrate and Vertebrate Species // Scientifica (Cairo). 2016. Vol. 2016. No. 1. P. 6126570. <https://doi.org/10.1155/2016/6126570>
38. Chang Y.H., Sheftel B.I., Jensen B. Anatomy of the heart with the highest heart rate // The Journal of Anatomy. 2022. Vol. 241. No 1. P. 173–190. <https://doi.org/10.1111/joa.13640>
39. Christensen L.L., Selman S., Blount J.D. et al. Marker-dependent associations among oxidative stress, growth and survival during early life in a wild mammal // Proceedings of the Royal Society B. 2016. Vol. 283. No. 1840. P. 20161407. <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.1407>
40. Chung D.J., Madison G.P., Aponte A.M. et al. Metabolic design in a mammalian model of extreme metabolism, the North American least shrew (*Cryptotis parva*) // The Journal of Physiology. 2022. Vol. 600. No. 3. P. 547–567. <https://doi.org/10.1113/JP282153>
41. Filho D.W., Althoff S.L., Dafre A.L. et al. Antioxidant defenses, longevity and ecophysiology of South American bats // Comparative Biochemistry and Physiology Part C. 2007. Vol. 146. No. 1–2. P. 214–220. <https://doi.org/10.1016/j.cbpc.2006.11.015>
42. Frears S.L. Ecological Energetics of the European Mole (*Talpa europaea*). PhD Thesis. Scotland: Faculty of Biological Science, University of Aberdeen, 1993. 197 p.
43. Gómez J., Mota-Martorell N., Jové M. et al. Mitochondrial ROS production, oxidative stress and aging within and between species: Evidences and recent advances on this aging effector // Experimental Gerontology. 2023. Vol. 174. P. 112134. <https://doi.org/10.1016/j.exger.2023.112134>
44. Gliwicz J., Taylor J.R.E. Comparing life histories of shrews and rodents // Acta Theriologica. 2002. Vol. 47. No. 1. P. 185–208. <https://doi.org/10.1007/BF03192487>
45. Green A.S., Fascetti A.J. Meeting the vitamin A requirement: the efficacy and importance of β -carotene in animal species // The Scientific World Journal. 2016. Vol. 2016. No. 1. P. 7393620. <https://doi.org/10.1155/2016/7393620>
46. Guszta R.W., MacArthur R.A., Campbell K.L. Dive Performance and Aquatic Thermoregulation of the World's Smallest Mammalian Diver, the American Water Shrew (*Sorex palustris*) // Physiological and Biochemical Zoology. 2022. Vol. 95. No. 5. P. 438–463. <https://doi.org/10.1086/721186>
47. He K., Eastman T.G., Czolacz H. et al. Myoglobin primary structure reveals multiple convergent transitions to semi-aquatic life in the world's smallest mammalian divers // Elife. 2021. Vol. 10. P. e66797. <https://doi.org/10.7554/eLife.66797>
48. Hendgen-Cotta U.B., Kelm M., Rassaf T. Myoglobin functions in the heart // Free Radical Biology and Medicine. 2014. Vol. 73. P. 252–259. <https://doi.org/10.1016/j.freeradbiomed.2014.05.005>
49. Hindle A.G., Lawler J.M., Campbell K.L. et al. Muscle aging and oxidative stress in wild-caught shrews // Comparative Biochemistry and Physiology B Biochemical and Molecular Biology. 2010. Vol. 155. No. 4. P. 427–34. <https://doi.org/10.1016/j.cbpb.2010.01.007>

50. Ichikawa H., Matsuo T., Higurashi Y. et al. Characteristics of Muscle Fiber-Type Distribution in Moles // The Anatomical Record (Hoboken). 2019. Vol. 302. No. 6. P. 1010–1023. <https://doi.org/10.1002/ar.24008>
51. Iwasa M.A., Abe R. Temperature and humidity conditions in underground burrows of the lesser Japanese mole, *Mogera imaizumii* (Talpidae) // Russian Journal of Theriology. 2024. Vol. 23. No. 1. P. 31–39. <https://doi.org/10.15298/rusjtheriol.23.1.04>
52. Jelkmann W., Oberthür W., Kleinschmidt T. et al. Adaptation of hemoglobin function to subterranean life in the mole, *Talpa europaea* // Respiration Physiology. 1981. Vol. 46. No. 1. P. 7–16. [https://doi.org/10.1016/0034-5687\(81\)90064-5](https://doi.org/10.1016/0034-5687(81)90064-5)
53. Jürgens K.D. Etruscan shrew muscle: the consequences of being small // Journal of Experimental Biology. 2002. Vol. 205. No. 15. P. 2161–2166. <https://doi.org/10.1242/jeb.205.15.2161>
54. Kim J.M., Kim H.G., Son C.G. Tissue-Specific Profiling of Oxidative Stress-Associated Transcriptome in a Healthy Mouse Model // International Journal of Molecular Sciences. 2018. Vol. 19. No. 10. P. 3174. <https://doi.org/10.3390/ijms19103174>
55. Keicher L., O'Mara M.T., Voigt C.C. et al. Stable carbon isotopes in breath reveal fast metabolic incorporation rates and seasonally variable but rapid fat turnover in the common shrew (*Sorex araneus*) // The Journal of Experimental Biology. 2017. Vol. 220. No. 15. P. 2834–2841. <https://doi.org/10.1242/jeb.159947>
56. Kervella M., Bertile F., Bouillaud F. et al. The cell origin of reactive oxygen species and its implication for evolutionary trade-offs // Open Biology. 2025. Vol. 15. No. 4. P. 240312. <https://doi.org/10.1098/rsob.240312>
57. Klichkhanov N.K., Nikitina E.R., Shihamirova Z.M. et al. Erythrocytes of Little Ground Squirrels Undergo Reversible Oxidative Stress During Arousal from Hibernation // Frontiers in Physiology. 2021. Vol. 12. P. 730657. <https://doi.org/10.3389/fphys.2021.730657>
58. Korge P., Calmettes G., Weiss J.N. Increased reactive oxygen species production during reductive stress: The roles of mitochondrial glutathione and thioredoxin reductases // Biochimica et Biophysica Acta. 2015. Vol. 1847. No. 6–7. P. 514–525. <https://doi.org/10.1016/j.bbabbio.2015.02.012>
59. Lemieux V., Garant D., Reale D. et al. Spatio-temporal variation in oxidative status regulation in a small mammal // PeerJ. 2019. Vol. 7. P. e7801. <https://doi.org/10.7717/peerj.7801>
60. Lowry O.H., Rosenbrough N.J., Farr A.L. et al. Protein measurement with the Folin phenol reagent // The Journal of Biological Chemistry. 1951. Vol. 193. No. 1. P. 265–275.
61. Lushchak V.I., Bagnyukova T.V., Husak V.V. et al. Hyperoxia results in transient oxidative stress and an adaptive response by antioxidant enzymes in goldfish tissues // International Journal of Biochemistry and Cell Biology. 2005. Vol. 37. No. 8. P. 1670–1680. <https://doi.org/10.1016/j.biocel.2005.02.024>
62. Matsuo T., Kashimura A., Wada N. The variable heartbeat of Japanese moles (*Mogera spp.*) // The Journal of Comparative Physiology B. 2019. Vol. 189. No. 6. P. 707–715. <https://doi.org/10.1007/s00360-019-01239-3>
63. McNab B.K. The evolution of energetics in eutherian “insectivorans”: an alternate approach // Acta Theriologica. 2006. Vol. 51. No. 2. P. 113–128.
64. McNab B.K. An analysis of the factors that influence the level and scaling of mammalian BMR // Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular and Integrative Physiology. 2008. Vol. 151. No. 1. P. 5–28. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2008.05.008>
65. Meacci E., Chirco A., Garcia-Gil M. Potential Vitamin E Signaling Mediators in Skeletal Muscle // Antioxidants (Basel). 2024. Vol. 13. No. 11. P. 1383. <https://doi.org/10.3390/antiox13111383>
66. Montesana L., Adreani N.M. Acute aggressive behavior perturbs the oxidative status of a wild bird independently of testosterone and progesterone // Hormones and Behavior. 2021. Vol. 128. P. 104913. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2020.104913>
67. Misra H.H., Fridovich I. The role of superoxide anion in the autoxidation of epinephrine and a simple assay for superoxide dismutase // The Journal of Biological Chemistry. 1972. Vol. 247. P. 3170–3175.
68. Ochocińska D., Taylor J.R. Living at the physiological limits: field and maximum metabolic rates of the common shrew (*Sorex araneus*) // Physiological and Biochemical Zoology. 2005. Vol. 78. No. 5. P. 808–818. <https://doi.org/10.1086/431190>
69. Savolainen J., Vornanen M. Fiber types and myosin heavy chain composition in muscles of common shrew (*Sorex araneus*) // The Journal of Experimental Zoology. 1995. Vol. 271. No. 1. P. 27–35. <https://doi.org/10.1002/jez.1402710104>
70. Schülke S., Dreidax D., Malik A. et al. Living with stress: regulation of antioxidant defense genes in the subterranean, hypoxia-tolerant mole rat, Spalax // Gene. 2012. Vol. 500. No. 2. P. 199–206. <https://doi.org/10.1016/j.gene.2012.03.019>
71. Sedlak J., Lindsay R.H. Estimation of total, protein-bound and non-protein sulfhydryl groups in tissue with Ellman's reagent // Analytical Biochemistry. 1968. No. 25. P. 192–205.
72. Selman C., Grune T., Stolzinger A. et al. The consequences of acute cold exposure on protein oxidation and proteasome activity in short-tailed field voles, *Microtus agrestis* // Free Radical Biology and Medicine. 2002. Vol. 33. No. 2. P. 259–265. [https://doi.org/10.1016/S0891-5849\(02\)00874-2](https://doi.org/10.1016/S0891-5849(02)00874-2)

73. Shchipanov N.A., Kalinin A.A., Demidova T.B. The Laxmann's shrew *Sorex caecutiens*. Step towards "sociality" // Preprint, 2025. <https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-6810348/v1>
74. Sone M., Yamaguchi Y. Cold resistance of mammalian hibernators – a matter of ferroptosis? // *Frontiers in Physiology*. 2024. Vol. 25. No. 15. P. 1377986. <https://doi.org/10.3389/fphys.2024.1377986>
75. Sparti A., Genoud M. Basal rate of metabolism and temperature regulation in *Sorex coronatus* and *S. minutus* (Soricidae: Mammalia) // *Comparative Biochemistry and Physiology. Part A*. 1989. Vol. 92. No. 3. P. 359–363. [https://doi.org/10.1016/0300-9629\(89\)90576-8](https://doi.org/10.1016/0300-9629(89)90576-8)
76. Stewart J.M., Woods A.K., Blakely J.A. Maximal enzyme activities, and myoglobin and glutathione concentrations in heart, liver and skeletal muscle of the Northern Short-tailed shrew (*Blarina brevicauda*; Insectivora: Soricidae) // *Comparative Biochemistry and Physiology. Part B, Biochemistry and Molecular Biology*. 2005. Vol. 141. No. 3. P. 267–273. <https://doi.org/10.1016/j.cbpc.2005.02.016>
77. Swiergosz-Kowalewska R., Bednarska A., Kafel A. Glutathione levels and enzyme activity in the tissues of bank vole *Clethrionomys glareolus* chronically exposed to a mixture of metal contaminants // *Chemosphere*. 2006. Vol. 65. No. 6. P. 963–74. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2006.03.040>
78. Traber M.G. Mechanisms for the prevention of vitamin E excess // *The Journal of Lipid Research*. 2013. Vol. 54. No. 9. P. 2295–306. <https://doi.org/10.1194/jlr.R032946>
79. Valencak T.G., Ruf T. N-3 polyunsaturated fatty acids impair lifespan but have no role for metabolism // *Aging Cell*. 2007. Vol. 6. No. 1. P. 15–25. <https://doi.org/10.1111/j.1474-9726.2006.00257.x>
80. Verde Arregoitia L.D., Fisher D.O., Schweizer M. Morphology captures diet and locomotor types in rodents // *Royal Society Open Science*. 2017. Vol. 4. No. 1. P. 160957. <https://doi.org/10.1098/rsos.160957>
81. von Merten S., Dingemanse N.J., Mathias M. da L. et al. Individual behavior, behavioral stability, and pace of life within and among five shrew species // *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 2020. Vol. 74. No. 15. P. 1–14. <https://doi.org/10.1007/s00265-019-2793-6>
82. Vornanen M. Maximum heart rate of soricine shrews: correlation with contractile properties and myosin composition // *The American Journal of Physiology*. 1992. Vol. 262. No. 5. Pt. 2. P. 842–851. <https://doi.org/10.1152/ajpregu.1992.262.5.R842>
83. Welker A.F., Moreira D.C., Campos E.G. et al. Role redox metabolism for adaptation of aquatic animals to drastic changes in oxygen availability // *Comparative Biochemistry and Physiology. Part A, Molecular and Integrative Physiology*. 2013. Vol. 165. No. 4. P. 384–404. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2013.04.003>

REFERENCES

1. Antonova E.P., Khizhkin E.A., Yakimova A.E. et al. Antioxidant enzymes in mammals naturally adapted to oxygen deficiency. *Principy èkologii*. 2013. Vol. 2. No. 1. P. 21–32. (In Russ.)
2. Antonova E.P., Ilyukha V.A., Komov V.T. et al. Mercury content and antioxidant system in insectivorous (Insectivora, Mammalia) and rodents (Rodentia, Mammalia) of various ecogenesis. *Povolzhskiy Journal of Ecology*. 2016. No. 4. P. 371–380. (In Russ.) <https://doi.org/10.18500/1684-7318-2016-4-371-380>
3. Bobretsov A.V. *Population ecology of small mammals of the plain and mountain landscapes of the North-East of the European part of Russia*. M.: KMK Scientific Press Ltd, 2016. 381 p. (In Russ.)
4. Bobretsov A.V. Methods of accounting for small mammals: their features and effectiveness. *Proceedings of the Mor-dovia State Nature Reserve*. 2021. No. 28. P. 58–73. (In Russ.)
5. Vasilieva N.A. Pace-of-life syndrome (POLS): evolution of the theory. *Russian Journal of Zoology*. 2021. Vol. 100. No. 9. P. 969–983. (In Russ.) <https://doi.org/10.31857/S0044513421090117>
6. Dokuchaev N.E. Differences in weight and size indicators of shrews (Soricidae) caught in different ways. *Ecologia*. 1979. No. 5. P. 83–85. (In Russ.)
7. Ivanter E.V., Makarov A.M. *Territorial ecology of shrews (Insectivora, Sorex)*. Petrozavodsk: PetrSU, 2001. 272 p. (In Russ.)
8. Ivanter E.V. *Essays on the population ecology of small mammals on the northern periphery of the habitat*. M.: KMK Scientific Press, 2018. 770 p. (In Russ.)
9. Ivanter E.V. The experience of ecological analysis of morphophysiological features in small mammals. *Proceedings of Petrozavodsk state university*. 2018a. No. 8. P. 7–16. (In Russ.)
10. Ivanter E. To the population ecology of the birch mouse (*Sicista betulina* pall.) at the northern limit of the range. Report I. Abundance, biotopic disposal, daily activity, nutrition. *Principy èkologii*. 2021. No. 1. P. 18–29. (In Russ.) <https://doi.org/10.15393/jl.art.2021.11642>
11. Ivanter E. To study the structure, heat-protective properties and moulting of the root vole and northern birch mouse. *Principy èkologii*. 2023. № 1. P. 26–44. (In Russ.) <https://doi.org/10.15393/jl.art.2023.13622>
12. Ilyukha V.A. Superoxide dismutase and catalase in the organs of mammals of different ecogenesis. *Journal of Evolutionary biochemistry and physiology*. 2001. Vol. 37. No. 3. P. 183–186. (In Russ.) <https://doi.org/10.1023/A:1012663105999>
13. Kalabukhov N.I. *Hibernation of mammals*. M.: Nauka, 1985. 264 p. (In Russ.)

14. Karaseva E.V., Telitsyna A.Yu., Zhigalsky O.A. *The methods of studying rodents in the wild nature*. M.: LKI Publishing House, 2008. 416 p. (In Russ.)
15. Kiselev S.V. Physiological indices of the even-toothed shrew (*Sorex Iso don*, Eulipotyphla) during short-term exposure to cold water. *Vestnik Tomskogo gosu darstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2024. No. 66. P. 158–172. (In Russ.) <https://doi.org/10.17223/19988591/66/8>
16. Kovalchuk L.A., Yastrebov A.P. *Ecological physiology of small mammals in the Urals*. Ekaterinburg: Ural division of RAS, 2003. 222 p. (In Russ.)
17. Loshchagin O.V. *Physiological role of catalase in mammals and birds*. Abstract Diss. Cand. Biol. Sci. St. Petersburg: St. Petersburg State University, 2002. 166 p. (In Russ.)
18. Menshchikova E.B., Zenkov N.K., Lankin V.Z. et al. *Oxidative Stress. Prooxidants and Antioxidants*. M.: Slovo, 2006. 553 p. (In Russ.)
19. Panteleyev P.A. *Rodentology*. M.: KMK Scientific Press Ltd, 2010. 221 p. (In Russ.)
20. Moshkin M.P., Novikov E.A., Kolosova I.E. et al. Features of thermoregulation in mouse-like rodents as a result of ecological specialization // *Essays on ecological physiology*. Novosibirsk: Publishing House SB Academy of Medical Sciences, 1999. P. 72–85. (In Russ.)
21. Polikarpov I.A., Novikov E.A. Energy exchange in mouse-like rodents of various ecological specialization. *Vestnik IRGSHA*. 2017. No. 83. P. 145–152. (In Russ.)
22. Safronov V.M. Adaptive features of thermoregulation and maintenance of energy balance in mouse-like rodents. *Tomsk State University Journal*. 2009. Vol. 4. No. 8. P. 47–61. (In Russ.)
23. Skurikhin V.N., Dvinskaya L.M. Determination of α -tocopherol and retinol in the blood plasma of farm animals by micro-column high-performance liquid chromatography. *Agricultural Biology*. 1989. No. 4. P. 127–129. (In Russ.)
24. Tolpygina O.A. Role of glutathione in the antioxidant defense system (Review). *Bulletin of Eastern-Siberian scientific center SB RAMS*. 2012. No. 2 (84). Part 2. P. 178–180. (In Russ.)
25. Chepur S.V., Pluzhnikov N.N., Saiganov S.A. et al. Mechanisms of implementation of alpha-tocopherol antioxidant effects. *Advances in Current Biology*. 2020. Vol. 140. No. 2. P. 149–165. (In Russ.) <https://doi.org/10.31857/S0042132420020039>
26. Shchipanov N.A., Kalinin A.A., Demidova T.B. et al. General characteristics of *Sorex araneus*, *S. caecutiens*, *S. minutus* and *S. isodon* (Insectivora, Soricidae) behavior. *Zoologicheskii Zhurnal*. 1998. Vol. 77. No. 4. P. 444–458. (In Russ.)
27. Shlapakova T.I., Kostin R.K., Tyagunova E.E. Reactive Oxygen Species: Involvement in Cell Processes and Progression of Pathology. *Russian Journal of Bioorganic Chemistry*. 2020. Vol. 46. No. 5. P. 466–485. (In Russ.) <https://doi.org/10.31857/S013234232005022X>
28. Yurchinsky V.Ya. Some differences in thymus morphology in immature insectivorous mammals: *Sorex araneus*, *Sorex caecutiens*, *Neomys fodiens*, *Erinaceus roumanicus*. *Russian Journal of Zoology*. 2022. Vol. 101. No. 8. P. 905–913. (In Russ.) <https://doi.org/10.31857/S0044513422060125>
29. Yakimova A.E. Small mammals in nutrition of predators inhabiting European taiga. *Proceedings of Petrozavodsk state university*. 2012. Vol. 1. No. 8. P. 32–36. (In Russ.)
30. Anegawa D., Sugiura Y., Matsuoka Y. et al. Hepatic resistance to cold ferroptosis in a mammalian hibernator Syrian hamster depends on effective storage of diet-derived α -tocopherol. *Communications Biology*. 2021. Vol. 25. No. 4 (1). P. 796. <https://doi.org/10.1038/s42003-021-02297-6>
31. Arnold W., Ruf T., Frey-Roos F. et al. Diet-independent remodeling of cellular membranes precedes seasonally changing body temperature in a hibernator. *PLoS One*. 2011. Vol. 13. No. 6 (4). P. e18641. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0018641>
32. Barja G. Mitochondrial oxygen consumption and reactive oxygen species production are independently modulated: implications for aging studies. *Rejuvenation Research*. 2007. No. 10 (2). P. 215–24. <https://doi.org/10.1089/rej.2006.0516>. PMID: 17523876
33. Bears R.F., Sizer I.W. A spectral method for measuring the breakdown of hydrogen peroxide by catalase. *The Journal of Biological Chemistry*. 1952. Vol. 195. No. 1. P. 133–140. [https://doi.org/10.1016/S0021-9258\(19\)50881-X](https://doi.org/10.1016/S0021-9258(19)50881-X)
34. Blomhoff R., Berg T., Norum K.R. Distribution of retinol in rat liver cells: effect of age, sex and nutritional status. *British Journal of Nutrition*. 1988. Vol. 60 (2). P. 233–239. <https://doi.org/10.1079/bjn19880095>
35. Bonet M.L., Ribot J., Palou A. Lipid metabolism in mammalian tissues and its control by retinoic acid. *Biochimica et Biophysica Acta*. 2012. Vol. 1821. No. 1. P. 177–189. <https://doi.org/10.1016/j.bbalip.2011.06.001>
36. Breukelen F., Martin S.L. Invited Review: Molecular adaptations in mammalian hibernators: unique adaptations or generalized responses? *Journal of Applied Physiology*. 2002. Vol. 92. No. 6. P. 2640–2647. <https://doi.org/10.1152/japplphysiol.01007.2001>
37. Chainy G.B., Paital B., Dandapat J. An Overview of Seasonal Changes in Oxidative Stress and Antioxidant Defence Parameters in Some Invertebrate and Vertebrate Species. *Scientifica (Cairo)*. 2016. Vol. 2016. No. 1. P. 6126570. <https://doi.org/10.1155/2016/6126570>
38. Chang Y.H., Sheftel B.I., Jensen B. Anatomy of the heart with the highest heart rate. *The Journal of Anatomy*. 2022. Vol. 241. No. 1. P. 173–190. <https://doi.org/10.1111/joa.13640>

39. Christensen L.L., Selman S., Blount J.D. et al. Marker-dependent associations among oxidative stress, growth and survival during early life in a wild mammal. *Proceedings of the Royal Society B*. 2016. Vol. 283. No. 1840. P. 20161407. <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.1407>
40. Chung D.J., Madison G.P., Aponte A.M. et al. Metabolic design in a mammalian model of extreme metabolism, the North American least shrew (*Cryptotis parva*). *The Journal of Physiology*. 2022. Vol. 600. No. 3. P. 547–567. <https://doi.org/10.1113/JP282153>
41. Filho D.W., Althoff S.L., Dafre A.L. et al. Antioxidant defenses, longevity and ecophysiology of South American bats. *Comparative Biochemistry and Physiology Part C*. 2007. Vol. 146. No. 1–2. P. 214–220. <https://doi.org/10.1016/j.cbpc.2006.11.015>
42. Frears S.L. *Ecological Energetics of the European Mole (Talpa europaea)*. PhD Thesis. Scotland: Faculty of Biological Science, University of Aberdeen, 1993. 197 p.
43. Gómez J., Mota-Martorell N., Jové M. et al. Mitochondrial ROS production, oxidative stress and aging within and between species: Evidences and recent advances on this aging effector. *Experimental Gerontology*. 2023. Vol. 174. P. 112134. <https://doi.org/10.1016/j.exger.2023.112134>
44. Gliwicz J., Taylor J.R.E. Comparing life histories of shrews and rodents. *Acta Theriologica*. 2002. Vol. 47. No. 1. P. 185–208. <https://doi.org/10.1007/BF03192487>
45. Green A.S., Fascetti A.J. Meeting the vitamin A requirement: the efficacy and importance of β -carotene in animal species. *The Scientific World Journal*. 2016. Vol. 2016. No. 1. P. 7393620. <https://doi.org/10.1155/2016/7393620>
46. Gusztak R.W., MacArthur R.A., Campbell K.L. Dive Performance and Aquatic Thermoregulation of the World's Smallest Mammalian Diver, the American Water Shrew (*Sorex palustris*). *Physiological and Biochemical Zoology*. 2022. Vol. 95. No. 5. P. 438–463. <https://doi.org/10.1086/721186>
47. He K., Eastman T.G., Czolacz H. et al. Myoglobin primary structure reveals multiple convergent transitions to semi-aquatic life in the world's smallest mammalian divers. *Elife*. 2021. Vol. 10. P. e66797. <https://doi.org/10.7554/eLife.66797>
48. Hendgen-Cotta U.B., Kelm M., Rassaf T. Myoglobin functions in the heart. *Free Radical Biology and Medicine*. 2014. Vol. 73. P. 252–259. <https://doi.org/10.1016/j.freeradbiomed.2014.05.005>
49. Hindle A.G., Lawler J.M., Campbell K.L. et al. Muscle aging and oxidative stress in wild-caught shrews. *Comparative Biochemistry and Physiology B Biochemical and Molecular Biology*. 2010. Vol. 155. No. 4. P. 427–34. <https://doi.org/10.1016/j.cbpb.2010.01.007>
50. Ichikawa H., Matsuo T., Higurashi Y. et al. Characteristics of Muscle Fiber-Type Distribution in Moles. *The Anatomical Record (Hoboken)*. 2019. Vol. 302. No. 6. P. 1010–1023. <https://doi.org/10.1002/ar.24008>
51. Iwasa M.A., Abe R. Temperature and humidity conditions in underground burrows of the lesser Japanese mole, *Mogera imaizumii* (Talpidae). *Russian Journal of Theriology*. 2024. Vol. 23. No. 1. P. 31–39. <https://doi.org/10.15298/rusjtheriol.23.1.04>
52. Jelkmann W., Oberthür W., Kleinschmidt T. et al. Adaptation of hemoglobin function to subterranean life in the mole, *Talpa europaea*. *Respiration Physiology*. 1981. Vol. 46. No. 1. P. 7–16. [https://doi.org/10.1016/0034-5687\(81\)90064-5](https://doi.org/10.1016/0034-5687(81)90064-5)
53. Jürgens K.D. Etruscan shrew muscle: the consequences of being small. *Journal of Experimental Biology*. 2002. Vol. 205. No. 15. P. 2161–2166. <https://doi.org/10.1242/jeb.205.15.2161>
54. Kim J.M., Kim H.G., Son C.G. Tissue-Specific Profiling of Oxidative Stress-Associated Transcriptome in a Healthy Mouse Model. *International Journal of Molecular Sciences*. 2018. Vol. 19. No. 10. P. 3174. <https://doi.org/10.3390/ijms19103174>
55. Keicher L., O'Mara M.T., Voigt C.C. et al. Stable carbon isotopes in breath reveal fast metabolic incorporation rates and seasonally variable but rapid fat turnover in the common shrew (*Sorex araneus*). *The Journal of Experimental Biology*. 2017. Vol. 220. No. 15. P. 2834–2841. <https://doi.org/10.1242/jeb.159947>
56. Kervella M., Bertile F., Bouillaud F. et al. The cell origin of reactive oxygen species and its implication for evolutionary trade-offs. *Open Biology*. 2025. Vol. 15. No. 4. P. 240312. <https://doi.org/10.1098/rsob.240312>
57. Klichkhanov N.K., Nikitina E.R., Shihamirova Z.M. et al. Erythrocytes of Little Ground Squirrels Undergo Reversible Oxidative Stress During Arousal from Hibernation. *Frontiers in Physiology*. 2021. Vol. 12. P. 730657. <https://doi.org/10.3389/fphys.2021.730657>
58. Korge P., Calmettes G., Weiss J.N. Increased reactive oxygen species production during reductive stress: The roles of mitochondrial glutathione and thioredoxin reductases. *Biochimica et Biophysica Acta*. 2015. Vol. 1847. No. 6–7. P. 514–525. <https://doi.org/10.1016/j.bbabo.2015.02.012>
59. Lemieux V., Garant D., Reale D. et al. Spatio-temporal variation in oxidative status regulation in a small mammal. *PeerJ*. 2019. Vol. 7. P. e7801. <https://doi.org/10.7717/peerj.7801>
60. Lowry O.H., Rosenbrough N.J., Farr A.L. et al. Protein measurement with the Folin phenol reagent. *The Journal of Biological Chemistry*. 1951. Vol. 193. No. 1. P. 265–275.
61. Lushchak V.I., Bagnyukova T.V., Husak V.V. et al. Hyperoxia results in transient oxidative stress and an adaptive response by antioxidant enzymes in goldfish tissues. *International Journal of Biochemistry and Cell Biology*. 2005. Vol. 37. No. 8. P. 1670–1680. <https://doi.org/10.1016/j.biocel.2005.02.024>

62. Matsuo T., Kashimura A., Wada N. The variable heartbeat of Japanese moles (*Mogera spp.*). *The Journal of Comparative Physiology B*. 2019. Vol. 189. No. 6. P. 707–715. <https://doi.org/10.1007/s00360-019-01239-3>
63. McNab B.K. The evolution of energetics in eutherian “insectivorans”: an alternate approach. *Acta Theriologica*. 2006. Vol. 51. No. 2. P. 113–128.
64. McNab B.K. An analysis of the factors that influence the level and scaling of mammalian BMR. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular and Integrative Physiology*. 2008. Vol. 151. No. 1. P. 5–28. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2008.05.008>
65. Meacci E., Chirco A., Garcia-Gil M. Potential Vitamin E Signaling Mediators in Skeletal Muscle. *Antioxidants (Basel)*. 2024. Vol. 13. No. 11. P. 1383. <https://doi.org/10.3390/antiox13111383>
66. Montesana L., Adreani N.M. Acute aggressive behavior perturbs the oxidative status of a wild bird independently of testosterone and progesterone. *Hormones and Behavior*. 2021. Vol. 128. P. 104913. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2020.104913>
67. Misra H.H., Fridovich I. The role of superoxide anion in the autoxidation of epinephrine and a simple assay for superoxide dismutase. *The Journal of Biological Chemistry*. 1972. Vol. 247. P. 3170–3175.
68. Ochocińska D., Taylor J.R. Living at the physiological limits: field and maximum metabolic rates of the common shrew (*Sorex araneus*). *Physiological and Biochemical Zoology*. 2005. Vol. 78. No. 5. P. 808–818. <https://doi.org/10.1086/431190>
69. Savolainen J., Vornanen M. Fiber types and myosin heavy chain composition in muscles of common shrew (*Sorex araneus*). *The Journal of Experimental Zoology*. 1995. Vol. 271. No. 1. P. 27–35. <https://doi.org/10.1002/jez.1402710104>
70. Schülke S., Dreidax D., Malik A. et al. Living with stress: regulation of antioxidant defense genes in the subterranean, hypoxia-tolerant mole rat, Spalax. *Gene*. 2012. Vol. 500. No. 2. P. 199–206. <https://doi.org/10.1016/j.gene.2012.03.019>
71. Sedlak J., Lindsay R.H. Estimation of total, protein-bound and non-protein sulfhydryl groups in tissue with Ellman’s reagent. *Analytical Biochemistry*. 1968. No. 25. P. 192–205.
72. Selman C., Grune T., Stolzing A. et al. The consequences of acute cold exposure on protein oxidation and proteasome activity in short-tailed field voles, *Microtus agrestis*. *Free Radical Biology and Medicine*. 2002. Vol. 33. No. 2. P. 259–265. [https://doi.org/10.1016/s0891-5849\(02\)00874-2](https://doi.org/10.1016/s0891-5849(02)00874-2)
73. Shchipanov N.A., Kalinin A.A., Demidova T.B. The Laxmann’s shrew *Sorex caecutiens*. Step towards “sociality”. Preprint, 2025. <https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-6810348/v1>
74. Sone M., Yamaguchi Y. Cold resistance of mammalian hibernators – a matter of ferroptosis? *Frontiers in Physiology*. 2024. Vol. 25. No. 15. P. 1377986. <https://doi.org/10.3389/fphys.2024.1377986>
75. Sparti A., Genoud M. Basal rate of metabolism and temperature regulation in *Sorex coronatus* and *S. minutus* (Soricidae: Mammalia). *Comparative Biochemistry and Physiology. Part A*. 1989. Vol. 92. No. 3. P. 359–363. [https://doi.org/10.1016/0300-9629\(89\)90576-8](https://doi.org/10.1016/0300-9629(89)90576-8)
76. Stewart J.M., Woods A.K., Blakely J.A. Maximal enzyme activities, and myoglobin and glutathione concentrations in heart, liver and skeletal muscle of the Northern Short-tailed shrew (*Blarina brevicauda*; Insectivora: Soricidae). *Comparative Biochemistry and Physiology. Part B, Biochemistry and Molecular Biology*. 2005. Vol. 141. No. 3. P. 267–273. <https://doi.org/10.1016/j.cbpc.2005.02.016>
77. Swiergosz-Kowalewska R., Bednarska A., Kafel A. Glutathione levels and enzyme activity in the tissues of bank vole *Clethrionomys glareolus* chronically exposed to a mixture of metal contaminants. *Chemosphere*. 2006. Vol. 65. No. 6. P. 963–74. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2006.03.040>
78. Traber M.G. Mechanisms for the prevention of vitamin E excess. *The Journal of Lipid Research*. 2013. Vol. 54. No. 9. P. 2295–306. <https://doi.org/10.1194/jlr.R032946>
79. Valencak T.G., Ruf T. N-3 polyunsaturated fatty acids impair lifespan but have no role for metabolism. *Aging Cell*. 2007. Vol. 6. No. 1. P. 15–25. <https://doi.org/10.1111/j.1474-9726.2006.00257.x>
80. Verde Arregoitia L.D., Fisher D.O., Schweizer M. Morphology captures diet and locomotor types in rodents. *Royal Society Open Science*. 2017. Vol. 4. No. 1. P. 160957. <https://doi.org/10.1098/rsos.160957>
81. von Merten S., Dingemanse N.J., Mathias M. da L. et al. Individual behavior, behavioral stability, and pace of life within and among five shrew species. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 2020. Vol. 74. No. 15. P. 1–14. <https://doi.org/10.1007/s00265-019-2793-6>
82. Vornanen M. Maximum heart rate of soricine shrews: correlation with contractile properties and myosin composition. *The American Journal of Physiology*. 1992. Vol. 262. No. 5. Pt. 2. P. 842–851. <https://doi.org/10.1152/ajpregu.1992.262.5.R842>
83. Welker A.F., Moreira D.C., Campos E.G. et al. Role redox metabolism for adaptation of aquatic animals to drastic changes in oxygen availability. *Comparative Biochemistry and Physiology. Part A, Molecular and Integrative Physiology*. 2013. Vol. 165. No. 4. P. 384–404. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2013.04.003>

Сведения об авторах

Татьяна Николаевна Ильина — канд. биол. наук, ст. научный сотр. лаборатории, Институт биологии КарНЦ РАН, ФИЦ “Карельский научный центр РАН”, Петрозаводск, Российская Федерация

E-mail: Ilyinatn59@mail.ru

<https://orcid.org/0000-0001-8708-7775>

Ирина Валерьевна Баишникова — канд. биол. наук, ст. научный сотр. лаборатории, Институт биологии КарНЦ РАН, ФИЦ “Карельский научный центр РАН”, Петрозаводск, Российская Федерация

E-mail: iravbai@mail.ru

<https://orcid.org/0000-0001-5064-3731>

Алина Евгеньевна Якимова — канд. биол. наук, ст. научный сотр. лаборатории, Институт биологии КарНЦ РАН, ФИЦ “Карельский научный центр РАН”, Петрозаводск, Российская Федерация

E-mail: angelina73@mail.ru

<https://orcid.org/0000-0001-9196-1808>

Екатерина Петровна Антонова — канд. биол. наук, руководитель лаборатории, ст. научный сотр. лаборатории, Институт биологии КарНЦ РАН, ФИЦ “Карельский научный центр РАН”, Петрозаводск, Российская Федерация

E-mail: antonova88ep@mail.ru

<https://orcid.org/0000-0002-4740-2141>

Поступила в редакцию 23.04.2025

После доработки 12.03.2026

Принята к публикации 19.03.2026

About the authors

Tatyana Nikolaevna Ilyina — Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher of the Laboratory, IB KarRC RAS, Petrozavodsk, Russian Federation

E-mail: Ilyinatn59@mail.ru

<https://orcid.org/0000-0001-8708-7775>

Irina Valerievna Baishnikova — Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher of the Laboratory, IB KarRC RAS, Petrozavodsk, Russian Federation

E-mail: iravbai@mail.ru

<https://orcid.org/0000-0001-5064-3731>

Alina Evgenievna Yakimova — Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher of the Laboratory, IB KarRC RAS, Petrozavodsk, Russian Federation

E-mail: angelina73@mail.ru

<https://orcid.org/0000-0001-9196-1808>

Ekaterina Petrovna Antonova — Cand. Sci. (Biol.), Head of the Laboratory, Senior Researcher of the Laboratory, IB KarRC RAS, Petrozavodsk, Russian Federation

E-mail: antonova88ep@mail.ru

<https://orcid.org/0000-0002-4740-2141>

Received April 23, 2025

Revised March 12, 2026

Accepted March 19, 2026