

Том 102, Номер 5

ISSN 0044-5134

Май 2023



ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



www.sciencejournals.ru



СОДЕРЖАНИЕ

Том 102, номер 5, 2023

Two new species of <i>Anderemaeus</i> (Acari, Oribatida, Anderemaeidae) from Peru <i>S. G. Ermilov, U. Ya. Shtanchaeva, L. S. Subías</i>	529
Морфология декаподитных стадий <i>Argis lar</i> (Owen 1839) (Caridea, Crangonidae) из Кроноцкого залива (Восточная Камчатка) <i>Н. А. Седова</i>	536
Новые виды щетинохвосток семейства Machilidae (Microcoyphia) с Горного Алтая <i>В. Г. Каплин</i>	547
Первые данные о жуках-плавунцах (Coleoptera, Dytiscidae) приморской тундры Югорского полуострова <i>М. С. Бизин, А. А. Прокин, Б. Д. Ефейкин</i>	561
Деструкция колоний кайр в южной части Баренцева моря и определяющие ее факторы <i>Ю. В. Краснов, А. В. Ежов</i>	572
Новые данные о северной границе ареала и описание хромосомного набора уссурийской белозубки (<i>Crocidura lasiura</i> , Soricidae, Lipotyphla) <i>И. В. Картавецва, А. И. Степанова</i>	581
Увеличение численности дальневосточного лесного кота (<i>Prionailurus bengalensis euptilura</i> , Felidae, Carnivora) в южном Приамурье <i>К. Н. Ткаченко</i>	587
Географическая изменчивость формы зубных рядов песца (<i>Vulpes lagopus</i> L. 1758), роль асимметрии и аллометрии <i>В. В. Гасилин, О. Г. Нанова</i>	602
Юбилей	
Воспоминания об учителе (к 110-летию Игоря Михайловича Громова) <i>М. А. Ербаева</i>	617

Contents

Volume 102, No 5, 2023

Two New Species of <i>Anderemaeus</i> (Acari, Oribatida, Anderemaeidae) from Peru <i>S. G. Ermilov, U. Ya. Shtanchaeva, L. S. Subías</i>	529
Morphology of the Decapodite Stages of <i>Argis lar</i> (Owen 1839) (Caridea, Crangonidae) from the Kronotsky Bay, Eastern Kamchatka <i>N. A. Sedova</i>	536
Two New Species of Bristletails of the Family Machilidae (Microcorypia) from the Altai Mountains <i>V. G. Kaplin</i>	547
First Data on the Dytiscidae (Coleoptera) from the Coastal Tundra of Yugorsky Peninsula, Polar Russia <i>M. S. Bizin, A. A. Prokin, B. D. Yefeikin</i>	561
Destruction of Guillemot Colonies in the Southern Barents Sea and the Factors that Determine It <i>Yu. V. Krasnov, A. V. Ezhov</i>	572
New Data on the Northern Range Limit and Chromosomal Set of the Ussuri White Toothed Shrew (<i>Crocidura lasiura</i> , Soricidae, Lipotyphla) <i>I. V. Kartavtseva, A. I. Stepanova</i>	581
Increase in the Abundance of the Amur Leopard Cat (<i>Prionailurus bengalensis euptilura</i> , Felidae, Carnivora) in the Southern Amur Region <i>K. N. Tkachenko</i>	587
Geographic Variations in the Shape of the Upper Toothrow of the Arctic Fox (<i>Vulpes lagopus</i> L. 1758): Effects of Asymmetry and Allometry <i>V. V. Gasilin, O. G. Nanova</i>	602

Anniversary

Remembering the Scientific Advisor (Towards the 110th Birthday of Igor Mikhailovich Gromov) <i>M. A. Erbajeva</i>	617
---	-----

УДК 595.4

TWO NEW SPECIES OF *ANDEREMAEUS* (ACARI, ORIBATIDA, ANDEREMAEIDAE) FROM PERU

© 2023 г. S. G. Ermilov^a, *, U. Ya. Shtanchaeva^b, **, L. S. Subías^b, ***

^aTyumen State University, Tyumen, 625003 Russia

^bComplutense University, Madrid, 28040 Spain

*e-mail: ermilovacari@yandex.ru

**e-mail: umukusum@mail.ru

***e-mail: subias@bio.ucm.es

Received October 26, 2022

Revised November 15, 2022

Accepted November 16, 2022

The oribatid mite genus *Anderemaeus* (Oribatida, Anderemaidae) is recorded from Peru for the first time. Two new species of this genus, *A. friedrichi* sp. n. and *A. paracapitatus* sp. n., are described based on material collected from soil and litter in Andean mountain forests.

Keywords: oribatid mites, taxonomy, morphology, Neotropical Region

DOI: 10.31857/S0044513423050057, **EDN:** RJTLLM

The oribatid mite genus *Anderemaeus* (Acari, Oribatida, Anderemaidae) was proposed by Hammer (1958), with *Anderemaeus monticola* Hammer 1958 as type species. At present, the genus comprises 12 species, which are distributed in the Neotropical region (11 species) and Australia (one species). The taxonomic revision and the identification key to the known species of *Anderemaeus* have been presented by Norton and Ermilov (2019).

During the taxonomic identification of oribatid mites from Peru, we found two new species of *Anderemaeus*. The main goal of this paper is to describe and illustrate them.

As of yet, representatives of *Anderemaeus* have not been registered in Peru; hence, ours is the first record of *Anderemaeus* in this country.

METHODS

Observation and documentation. For measurement and illustration, specimens were mounted in lactic acid on temporary cavity slides. All measurements are in micrometers. Body length was measured in lateral view, from the tip of the rostrum to the posterior edge of the notogaster; other structures were oriented to avoid parallax errors. Notogastral width refers to the maximum in dorsal aspect. Setal lengths were measured perpendicular to their long axis, accounting for curvature. 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.

Terminology and conventions. General morphological terminology used in this paper mostly follows that of F. Grandjean: see Travé and Vachon (1975) for references), Norton (1977) for leg setal nomenclature, and Norton and Behan-Pelletier (2009) for overview.

Abbreviations. *Prodorsum:* Setae: *ro*, *le*, *in*, *bs*, *ex* – rostral, lamellar, interlamellar, bothridial, and exobothridial seta, respectively. Other structures: *ea* – prodorsal enantiophysis; *exv* – alveolar vestige of second exobothridial seta; *lam* – lamella; *lr* – latero-rostral ridge; *plr* – prelamellar ridge; *plam* – prolamella; *tu* – tutorium; *rb* – rostral bulge; *ibr* – interbothridial ridge; *ibt* – interbothridial tubercle. *Notogaster:* Setae: *c*, *la*, *lm*, *lp*, *h*-row (*h*₁, *h*₂, *h*₃), *p*-row (*p*₁, *p*₂, *p*₃). Other structures: *hp* – humeral process; *cr* – crista; *ia*, *im*, *ip* – anterior, middle, posterior lyrifissure, respectively; *ih*, *ips* – same, associated with setal rows, *h* and *p*, respectively; *gla* – opening of opisthonotal gland. *Gnathosoma:* Setae: *a*, *m* – anterior, middle seta of gena; *h* – hypostomal seta of mentum; *or* – adoral seta; *v*, *l*, *d*, *cm*, *acm*, *ul*, *su*, *vt*, *lt*, *sup*, *inf* – palp setae; ω – palp tarsal solenidium; *cha*, *chb* – cheliceral setae; Structures: *Tg* – Trägårdh's organ. *Epimeral and lateral podosomal regions:* Setae: *1a*, *1b*, *1c*, *2a*, *3a*, *3b*, *3c*, *4a*, *4b*, *4c* – setae of epimeres I–IV. Structures: *ep* – epimeral pit; *cir* – circumpedal carina; *dis* – discidium; *e3* – enantiophysis across epimeral border 3; *e4* – aggenital enantiophysis, across epimeral border 4; *PdI*,

PdII – pedotectum I, II respectively. *Anogenital region*: Setae: *g* – genital seta; *ag* – aggenital seta; *an* – anal seta; *ad* – adanal seta. Structures: *ian*, *iad* – anal and adanal lyrifissure, respectively. *Legs*: Setae: σ , φ , ω – solenidia of genu, tibia and tarsus, respectively; ε – famulus of tarsus I; *d*, *l*, *v* – dorsal, lateral, ventral seta, respectively; *ev*, *bv* – basal trochanteral setae; *ft*, *tc*, *it*, *p*, *u*, *a*, *s*, *pv*, *pl* – tarsal setae. Structures: *trt* – trochanteral tooth; *p.a* – porose area.

TAXONOMY

Anderemaeus friedrichi Ermilov,
Subías et Shtanchaeva sp. n.
(Figs 1, 2)

Material. Holotype (δ) and one paratype (1 φ): South America, Central Peru, Andes, 09°42'58" S, 75°05'33" W, Huánuco Department, Huánuco Province, Chinchao District, NW Tunel de Carpish, 2770 m a.s.l., upper soil and leaf litter in primary mountain forest, Winkler extraction, 14.IV.2016 (S. Friedrich, F. Wachtel, and D. Hauth).

One paratype (1 δ): South America, Central Peru, Andes, 09°43'55" S, 76°11'12" W, Huánuco Department, Huánuco Province, Churubamba District, Área de Conservación Privada Unchog, 3580 m a.s.l., upper soil and leaf litter in primary mountain forest, Winkler extraction, 11.IV.2016 (S. Friedrich, F. Wachtel, and D. Hauth).

The holotype is deposited in the collection of the Museo de Historia Natural, Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Lima, Peru; two paratypes are deposited in the collection of the Tyumen State University Museum of Zoology, Tyumen, Russia. All specimens are preserved in 70% solution of ethanol with a drop of glycerol.

Diagnosis. Body length: 540–547. Cerotegument mostly columnar, amorphous and granular. Rostrum rounded. Lamella with cusp. Prolamella and prelamellar ridge present. Prodorsal enantiophysis developed. Rostral and lamellar setae medium-sized, setiform, flexible; interlamellar seta long, thickened, erect; bothridial seta longest on prodorsum, thickened, without developed head; exobothridial seta short, simple. Interbothridial region with one pair of simple tubercles. Nine pairs of notogastral setae present; *c* medium-sized, setiform, flexible, others (*p*₁ medium-sized; others long) thickened, erect. Epimeral setae *3c*, *4c* medium-sized, setiform, flexible, others short, setiform, erect. Enantiophysis *e3* and aggenital enantiophysis well developed. Anogenital setae short, setiform, erect.

Description. Measurements. Body length: 540 (holotype), 540, 547 (paratypes); body width: 315 (holotype), 323, 330 (paratypes).

Integument. Body color brown. Cuticle slightly microtuberculate sculpturing; lamella, tutorium, pedotecta I, II, podosomal region, and lateral part of pro-

dorsum and epimeres I, II partially foveate. Cerotegument with larger excrescences columnar; smaller excrescences amorphous to irregularly granular; dense cerotegumental tubercles located between bothridium and acetabula II, III.

Prodorsum. Rostrum broadly rounded, with medial bulge in rostral limb between rostral setae. Lamella about two-thirds length of prodorsum, with distinct tubular cusp; pair slightly convergent. Lamella continuing short distance past cusp as low, narrow prolamella; pair convergent but separated anteriorly. Transverse prelamellar ridge present. Tutorium thin, blade-like, with abrupt posterior end, opposing separate tubercle to form prodorsal enantiophysis. Rostral and lamellar setae (52–56) setiform, flexible, slightly barbed; interlamellar seta (101–109) thickened, erect, barbed; bothridial seta (124–135) thickened, barbed; exobothridial seta (19) setiform, thin, flexible, smooth. Interbothridial region with one pair of simple tubercles. Postbothridial tubercle represented by unclear thickening.

Notogaster. Humeral process rectangular, but posterior part slightly developed. Crista well visible in lateral aspect. Nine pairs of notogastral setae (*h*₁ absent); seta *c* (37–45) setiform, flexible, barbed, others (*p*₁: 37–45; others: 75–90) thickened, erect, barbed. Opisthonotal gland opening and all lyrifissures distinct.

Gnathosoma. Subcapitulum size: 112–116 × 82–86; subcapitular setae (*a*, *m*: 22; *h*: 26) setiform, slightly erect, roughened; adoral seta (11) setiform, flexible, smooth. Palp length: 64–75; setation: 0–2–1–3–9(+ ω); postpalpal seta (6) spiniform, smooth. Chelicera length: 112–116; cheliceral setae (*cha*: 32–34; *chb*: 20–22) setiform, flexible, barbed.

Epimeral and lateral podosomal regions. Epimeral setal formula: 3–1–3–3; setae *3c*, *4c* (49–60) setiform, flexible, barbed, others (*1a*, *1c*, *2a*, *3a*: 19–26; *3b*: 30–41; *1b*, *4a*, *4b*: 26–34) setiform, erect, roughened. Enantiophysis *e3* present, spanning groove of epimeral border 3. Seta *3b* inserted on simple tubercle; *3c* inserted on separate sharp tubercle located nearly to pedotectum II. Aggenital enantiophysis well developed across epimeral border 4, its posterior tubercle about two times as large as anterior; latter, bearing seta *4a*, connected across epimere IV to posterior tubercle of *e3* by low ridge. Circumpedal carina and discidium well developed.

Anogenital region. Genital (15–19), aggenital (22–26), anal (15–19), and adanal (22–26) setae setiform, erect, roughened. Anal and adanal lyrifissures well visible.

Legs. Tridactylous; median claw thicker than lateral claws, all roughened on dorsal side. Porose area on leg femora I–IV and on trochanters III, IV distinct. Trochanters III and IV dorsodistally with strong and slight tooth, respectively. Formulas of leg setation and solenidia: I (1–5–3–4–20) [1–2–2], II (1–4–3–4–16) [1–1–2], III (2–3–2–3–15) [1–1–0], IV (1–2–

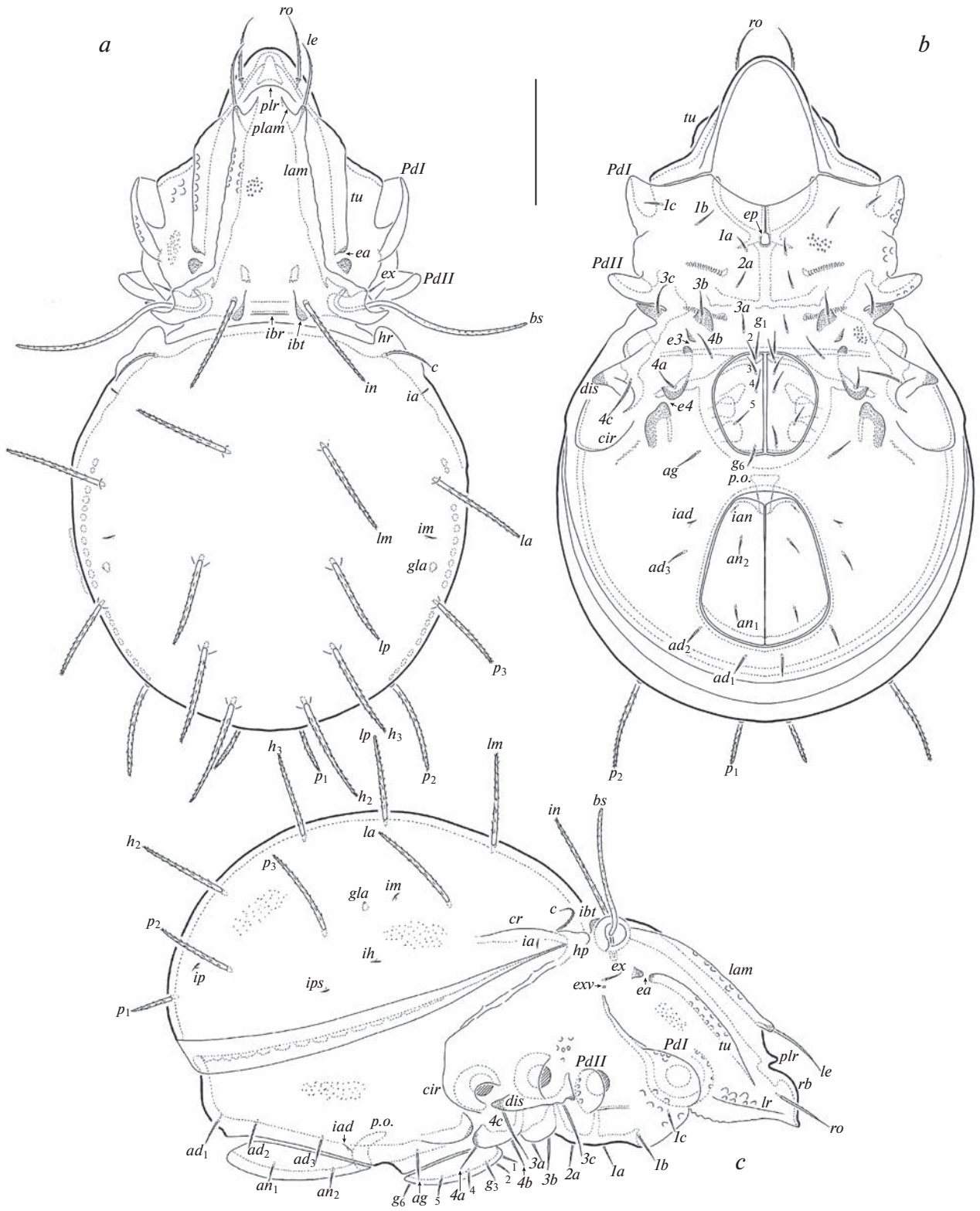


Fig. 1. *Anderemaeus friedrichi* sp. n., adult: *a* – dorsal view (not shown: legs); *b* – ventral view (not shown: gnathosoma, legs); *c* – right lateral view (not shown: gnathosoma, legs). Scale bar 100 μm.

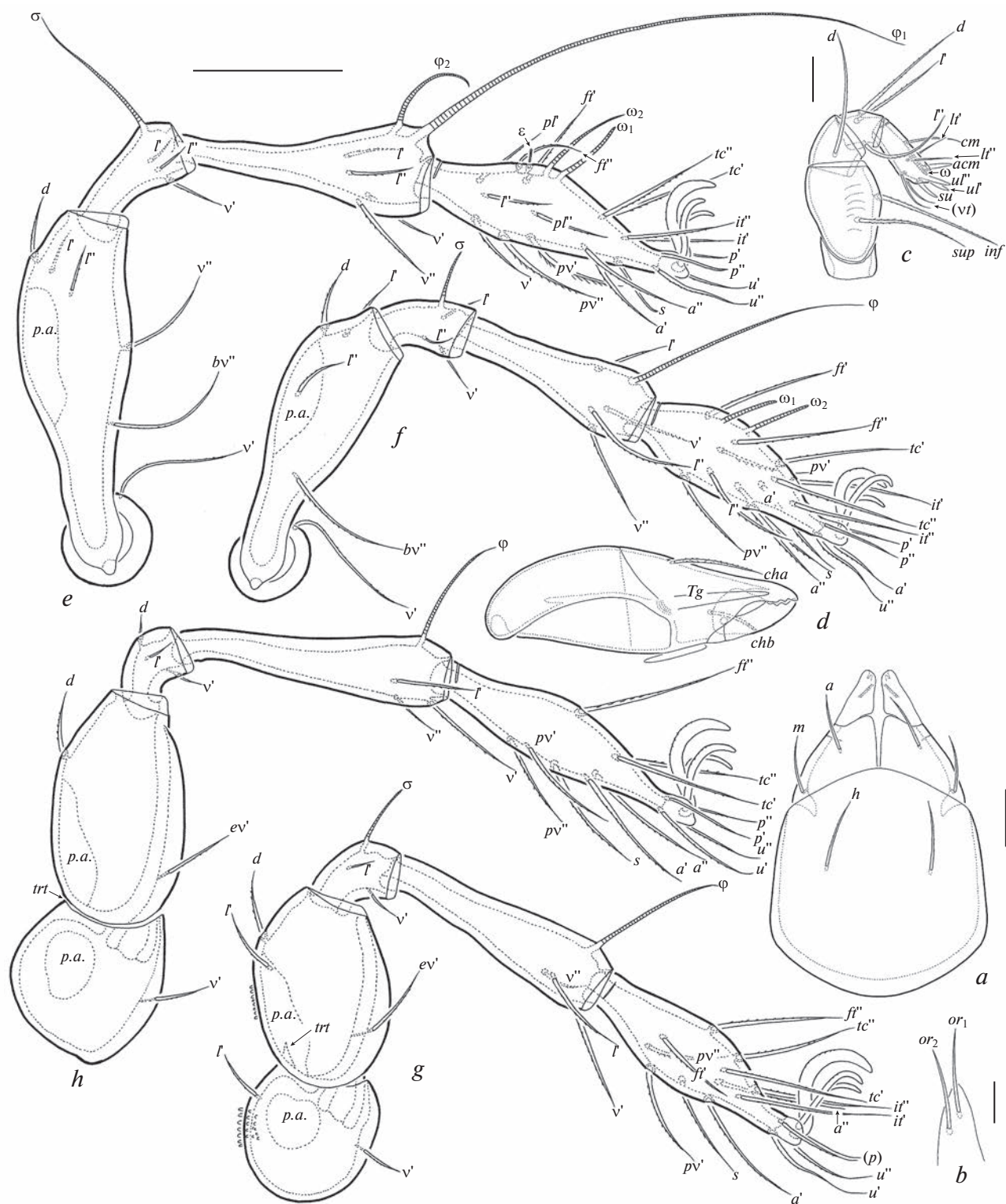


Fig. 2. *Anderemaeus friedrichi* sp. n., adult: *a* – subcapitulum, ventral view; *b* – left lip with adoral setae, left, ventral view; *c* – palp, right, antiaxial view; *d* – chelicera, left, paraxial view; *e* – leg I, right, antiaxial view; *f* – leg II, right, antiaxial view; *g* – leg III, left, antiaxial view; *h* – leg IV, left, antiaxial view. Scale bar, μm : *a*, *d* – 20; *b* – 5; *c* – 10; *e*–*h* – 50.

Table 1. Leg setation and solenidia of adult *Anderemaeus friedrichi* sp. n. and *A. paracapitatus* sp. n.

Leg	<i>Tr</i>	<i>Fe</i>	<i>Ge</i>	<i>Ti</i>	<i>Ta</i>
I	<i>v'</i>	<i>d, (l), bv'', v''</i>	<i>(l), v', σ</i>	<i>(l), (v), φ₁, φ₂</i>	<i>(fi), (tc), (it), (p), (u), (a), s, (pv), l'', v', (pl), ε, ω₁, ω₂</i>
II	<i>v'</i>	<i>d, (l), bv''</i>	<i>(l), v', σ</i>	<i>(l), (v), φ</i>	<i>(fi), (tc), (it), (p), (u), (a), s, (pv), l'', ω₁, ω₂</i>
III	<i>l', v'</i>	<i>d, l', ev'</i>	<i>l', v', σ</i>	<i>l', (v), φ</i>	<i>(fi), (tc), (it), (p), (u), (a), s, (pv)</i>
IV	<i>v'</i>	<i>d, ev'</i>	<i>d, l', v'</i>	<i>l', (v), φ</i>	<i>fi'', (tc), (p), (u), (a), s, (pv)</i>

Roman letters refer to normal setae, Greek letters – to solenidia (except ε = famulus). Prime (') and double-prime (') indicate anterior and posterior setae of a pseudosymmetrical pair; parentheses refer to both members of the pair collectively.

3–3–12) [0–1–0]; homology of setae and solenidia indicated in Table 1.

Remarks. In having prolamella, lamellar cusp, one pair of interbothridial tubercles, rounded rostrum, and thickened, erect dorsal notogastral setae, *Anderemaeus friedrichi* sp. n. is most similar to *A. monticola* Hammer 1958 from the Neotropical region (Hammer, 1958). However, the new species can be distinguished by its smaller body size (length: 540–547 versus 650), long bothridial seta without developed head (versus medium-sized, with well-developed head), nine (versus ten) pairs of notogastral setae, and long (versus medium-sized) dorsal notogastral setae.

Etymology. The specific name is dedicated to our friend and colleague, Stefan Friedrich (Ludwig-Maximilians-University Munich, Faculty of Biology, Biocenter LMU, Planegg-Martinsried, Germany).

Anderemaeus paracapitatus Ermilov,
Subías et Shtanchaeva sp. n.
(Fig. 3)

Material. Holotype (♂) and two paratypes (1♂, 1♀): South America, Central Peru, Andes, 09°43'55" S, 76°11'12" W, Huánuco Department, Huánuco Province, Churubamba District, Área de Conservación Privada Unchog, 3580 m a.s.l., upper soil and leaf litter in primary mountain forest, Winkler extraction, 11.IV.2016 (S. Friedrich, F. Wachtel, and D. Hauth).

The holotype is deposited in the collection of the Museo de Historia Natural, Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Lima, Peru; two paratypes are deposited in the collection of the Tyumen State University Museum of Zoology, Tyumen, Russia. All specimens are preserved in 70% solution of ethanol with a drop of glycerol.

Diagnosis. Body length: 690–735. Cerotegument mostly columnar, amorphous and granular. Rostrum rounded. Lamella with cusp. Prolamella and prelamellar ridge absent. Prodorsal enantiophysis developed. Rostral and lamellar setae medium-sized, setiform, flexible; interlamellar seta long, thickened, erect; bothridial seta shortest on prodorsum, capitate; exobothridial seta represented by alveolus. Interbothridial region with one pair of triangular tubercles. Ten

pairs of notogastral setae present; *c* medium-sized, setiform, flexible, *h*₁ and *p*₁ medium-sized, thickened, slightly dilated distally due to heavy barbs, others long, thickened, erect. Epimeral setae *3c*, *4c* medium-sized, setiform, flexible, others short, setiform, erect. Enantiophysis *e*♂ not developed, aggenital enantiophysis well developed. Anogenital setae short, setiform, erect. Anal plate with longitudinal ridge.

Description. Measurements. Body length: 705 (holotype), 690, 735 (paratypes); body width: 390 (holotype), 390, 465 (paratypes).

Integument. Body color brown. Cuticle slightly microtuberculate sculpturing; lamella, tutorium, pedotecta I, II, podosomal region, anterior part of epimere I, and lateral part of prodorsum and epimeres I, II partially foveate; notogaster and anogenital region with distinct, sparse foveoles (diameter up to 7). Cerotegument with larger excrescences columnar; smaller excrescences amorphous to irregularly granular; dense cerotegumental tubercles located between bothridium and acetabula II, III.

Prodorsum. Rostrum broadly rounded, with medial bulge in rostral limb between rostral setae. Lamella about two-thirds length of prodorsum, with distinct tubular cusp; pair slightly convergent. Prolamella and prelamellar ridge absent. Tutorium thin, blade-like, with abrupt posterior end, opposing separate tubercle to form prodorsal enantiophysis. Rostral and lamellar setae (67–75) setiform, flexible, smooth; interlamellar seta (105–109) thickened, erect, barbed; bothridial seta (45–49) capitate, with short stalk and larger, roughened head; exobothridial seta represented by alveolus. Interbothridial region with one pair of triangular tubercles. Postbothridial tubercle slightly observed.

Notogaster. Humeral process rectangular. Crista well visible in lateral aspect. Ten pairs of notogastral setae; seta *c* (37–45) setiform, flexible, barbed, *h*₁ (52–64) and *p*₁ (41–56) thickened, slightly dilated distally due to heavy barbs, others (79–101) thickened, erect, barbed. Opisthonotal gland opening and all lyrfissures distinct.

Gnathosoma. Mostly similar to *Anderemaeus friedrichi* sp. n. except sizes: subcapitulum size: 157 × 105; *a*, *m*: 30; *h*: 37; adoral seta: 15; palp length: 94; postpalpal seta: 8; chelicera length: 157; *cha*: 37; *chb*: 22.

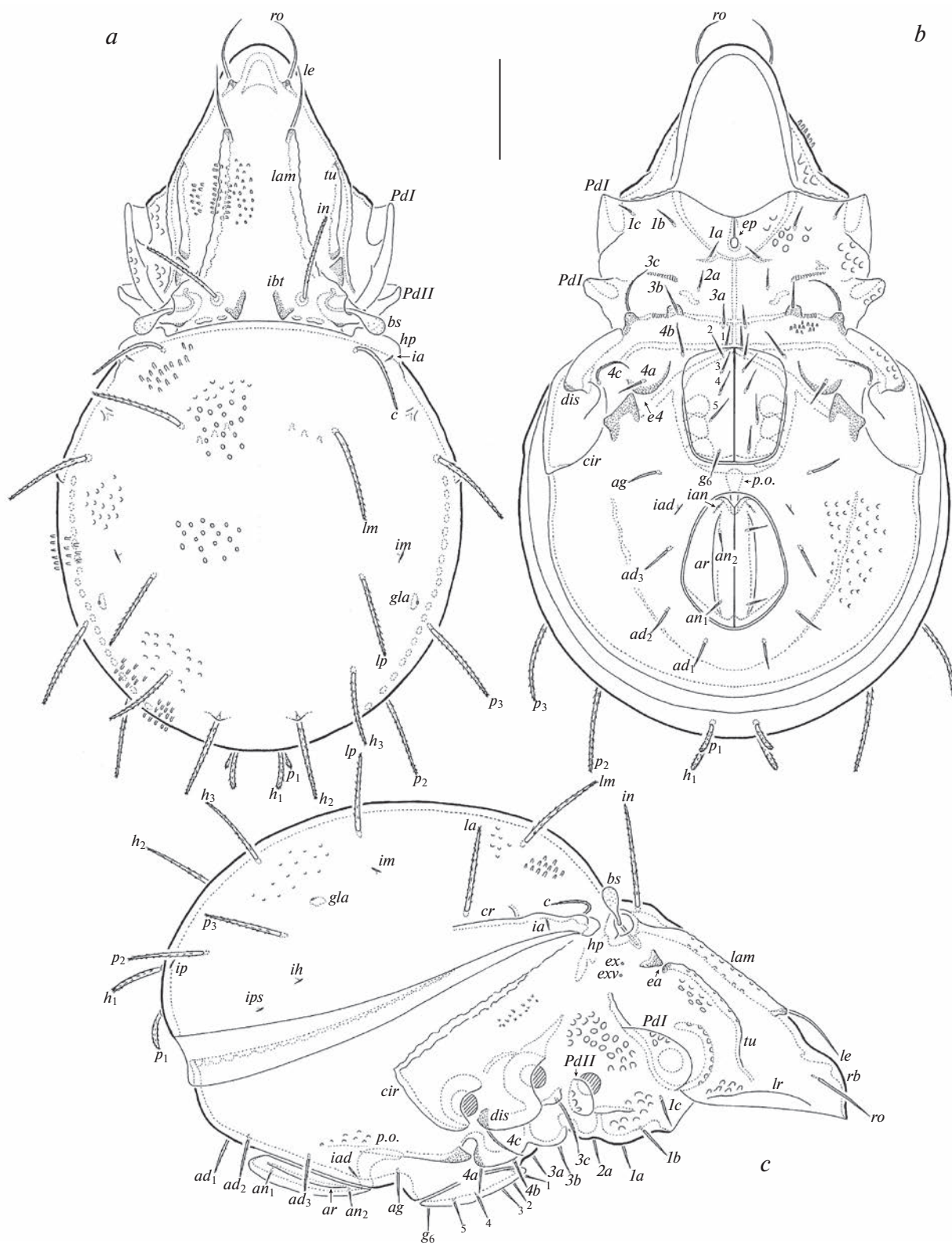


Fig. 3. *Anderemaeus paracapitatus* sp. n., adult: *a* – dorsal view (not shown: legs); *b* – ventral view (not shown: gnathosoma, legs); *c* – right lateral view (not shown: gnathosoma, legs). Scale bar 100 μm.

Epimeral and lateral podosomal regions. Epimeral setal formula: 3–1–3–3; setae *3c*, *4c* (49–60) setiform, flexible, barbed, others (*1a*, *1c*, *2a*, *3a*: 26–30; *1b*, *3b*, *4a*, *4b*: 30–34) setiform, erect, roughened. Enantiophysis *e3* absent (anterior tubercle not developed, posterior tubercle developed). Setae *3b* and *3c* inserted on simple tubercles; tubercle with *3c* distant from pedotectum II. Aggenital enantiophysis well developed across epimeral border 4, both tubercles large. Circumpedial carina and discidium well developed.

Anogenital region. Genital (22–26), aggenital (30–34), anal (15–19), and adanal (30–37) setae setiform, erect, roughened. Anal plate with longitudinal ridge. Anal and adanal lyrifissures well visible.

Legs. Mostly similar to *Anderemaeus friedrichi* sp. n. but trochanter IV dorsodistally with strong tooth.

Remarks. In having a short, capitate bothridial seta, *Anderemaeus paracapitatus* sp. n. is most similar to *A. capitatus* J. et P. Balogh 1985 from Colombia (J. Balogh, P. Balogh, 1985). However, the new species can be distinguished by its smaller body size (length: 690–735 versus 746–812), comparatively short (versus medium-sized) notogastral seta *h*₁, triangular (versus semi-oval) interbothridial tubercles, foveolate (versus not foveolate) notogaster and anogenital region, and the presence (versus absence) of lamellar cusp.

Etymology. The name *paracapitatus* refers to the similarity between the new species and *Anderemaeus capitatus* J. et P. Balogh 1985.

ACKNOWLEDGMENTS

We thank Stefan Friedrich (SNSB-Bavarian State Collection of Zoology, Munich, Germany) who provided the Peruvian species of *Anderemaeus* for our study; Franz

Wachtel (Grünwald, Germany) and David Hauth (Marburg and Fürstenfeldbruck, Germany) for expertise and assistance in the field; Dr. Gerardo Lamas Müller and Dr. Diana Silva Dávila (both Museo de Historia Natural, Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Lima, Peru) for cooperation; Dr. Denis V. Sharapov (Tyumen State University, Tyumen, Russia) for English language editing; and the Servicio Nacional Forestal y de Fauna Silvestre (SERFOR) for issuing a collecting permit (# 007-2014-SERFOR-DGGSPFFS) and export permit (# 003052-SERFOR). This research was partially supported by the cooperative agreement No. FEWZ-2021-0004 from the Russian Ministry of Science and Higher Education.

REFERENCES

- Balogh J., Balogh P., 1985. Studies on the Anderemaeidae J. Balogh, 1972 (Acari, Oribatei) // *Opuscula Zoologica Budapest*. V. 19–20. P. 41–48.
- Hammer M., 1958. Investigations on the oribatid fauna of the Andes Mountains. I. The Argentine and Bolivia // *Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskab Biologiske Skrifter*. V. 10. № 1. P. 1–129.
- Norton R.A., 1977. A review of F. Grandjean's system of leg chaetotaxy in the Oribatei (Acari) and its application to the family Damaeidae // Dindal D.L., ed. *Biology of oribatid mites*. Syracuse, SUNY College of Environmental Science and Forestry. P. 33–61.
- Norton R.A., Behan-Pelletier V.M., 2009. Oribatida // *A Manual of Acarology* (TX). Lubbock: Texas Tech University Press. P. 430–564.
- Norton R.A., Ermilov S.G., 2019. *Anderemaeus* (Acari, Oribatida) – overview, three new species from South America and reassessment of Anderemaeidae supported by ontogeny // *Zootaxa*. V. 4647. № 1. P. 241–289.
- Travé J., Vachon M., 1975. François Grandjean. 1882–1975 (Notice biographique et bibliographique) // *Acarologia*. V. 17. № 1. P. 1–19.

НОВЫЕ ВИДЫ *ANDEREMAEUS* (ACARI, ORIBATIDA, ANDEREMAEIDAE) ИЗ ПЕРУ

С. Г. Ермилов^{1, *}, У. Я. Штанчаева^{2, **}, Л. С. Субиас^{2, ***}

¹Тюменский государственный университет, Тюмень, 625003 Россия

²Университет Комплутенсе, Мадрид, 28040 Испания

*e-mail: ermilovacari@yandex.ru

**e-mail: umukusum@mail.ru

***e-mail: subias@bio.ucm.es

Род панцирных клещей *Anderemaeus* (Oribatida, Anderemaeidae) впервые зарегистрирован в Перу. Описаны два новых вида рода (*A. friedrichi* sp. n. и *A. paracapitatus* sp. n.). Описание базируется на материалах, собранных в подстилке горных лесов в Андах.

Ключевые слова: панцирные клещи, таксономия, морфология, неотропическая область

УДК 597-53:591.524.12+595.384.12

МОРФОЛОГИЯ ДЕКАПОДИТНЫХ СТАДИЙ *ARGIS LAR* (OWEN 1839) (CARIDEA, CRANGONIDAE) ИЗ КРОНОЦКОГО ЗАЛИВА (ВОСТОЧНАЯ КАМЧАТКА)

© 2023 г. Н. А. Седова*

Камчатский государственный технический университет (КамчатГТУ),
Петропавловск-Камчатский, 683003 Россия

*e-mail: sedova67@bk.ru

Поступила в редакцию 18.10.2022 г.

После доработки 03.12.2022 г.

Принята к публикации 20.12.2022 г.

Описаны две декаподитные стадии креветки *Argis lar* (семейство Crangonidae) из планктона Кроноцкого залива (северо-западная часть Тихого океана, Восточная Камчатка). Проведено сравнение имеющихся личинок с декаподитами других видов этого семейства, для которых характерно укороченное развитие. Первая и вторая декаподитные стадии имеют близкие размеры и сходные черты строения плеона, карапакса, антенн, мандибул, максилл, переоподов и плеоподов. Существенные различия у первой и второй декаподитных стадий *A. lar* обнаружены в морфологии тельсона, максиллипод, антеннул. На второй декаподитной стадии задний медианный шип сдвигается к середине карапакса, количество сегментов эндоподита антеннул и максиллипод увеличивается, на третьей максиллипиде появляется эпиподит, изменяется форма тельсона, терминальные шипики на тельсоне исчезают, относительная длина угловых щетинок уменьшается. Высказано предположение, что козырьковые шримсы могут иметь от трех до пяти личиночных стадий.

Ключевые слова: креветки, морфология личинок, укороченное развитие, декаподитные стадии, Crangonidae, *Argis lar*

DOI: 10.31857/S0044513423030121, **EDN:** BXARRQ

Argis Krøyer 1842 (козырьковые шримсы) — род каридных креветок, имеющих сокращенное развитие, включает в себя 10 видов (De Grave et al., 2009). Некоторые из них имеют промысловое значение. Пять видов этого рода обитают в прикамчатских водах: *Argis crassa* (Rathbun 1899), *A. dentata* (Rathbun 1902), *A. lar* (Owen 1839), *A. ovifer* (Rathbun 1902) и *A. ochotensis* Komai 1997 (Слизкин, 2006; Марин, 2013). Козырьковый шримс обыкновенный *A. lar* относится к широко распространенным относительно холодноводным видам, которые встречаются при температуре воды ниже 0°C на глубинах до 400 м, но основные его запасы сосредоточены на глубине 80–150 м (Соколов, 2001; Sokolov, 2001). Он смог приспособиться не только к суровым условиям Берингова и Охотского морей и Кроноцкого залива, но и к специфике Японского моря.

Эти зарывающиеся креветки питаются детритом и представителями эпифауны (Кобяков, 2019). Вид коммерчески эксплуатируется в Японском море, а также имеет большое значение в питании промысловых рыб (Hayashi, 2010). Плотность поселений козырькового шримса может достигать 60–70 кг/км². В последнее время на российском Дальнем Востоке отмечен значительный интерес к ранее

невостребованным ресурсам козырьковых шримсов. Новые районы промысла этих креветок появились в Татарском проливе и в Шантарском районе Охотского моря (Юрьев и др., 2020).

Репродуктивную биологию *A. lar* изучали у побережья Японии и Южной Кореи (Nakano, 1993; Sawada, 1994; Uji, 1994; Sawada, Sadakata, 1996; Hayashi, 2010; Seo et al., 2011). Фужита с соавторами исследовали филогеографическую и возрастную структуры *A. lar* для того, чтобы понять, как климатические колебания плейстоцена могли повлиять на историю расселения этого вида (Fujita et al., 2017, 2021). О распределении и развитии *A. lar* в прикамчатских водах известно немного, а динамика их запасов и особенности биологии практически не изучены. Имеются отдельные сведения о морфологии и распределении взрослых особей в южной части западно-камчатского шельфа (Соколов, 2001; Sokolov, 2001). Описаны три стадии зоза этого вида из восточной части Охотского моря и Авачинского залива (Макаров, 1966; Sedova, Grigoryev, 2018).

Декаподитные стадии служат переходными формами между зоза и ювенильной особью. Для многих видов креветок семейства Crangonidae описания

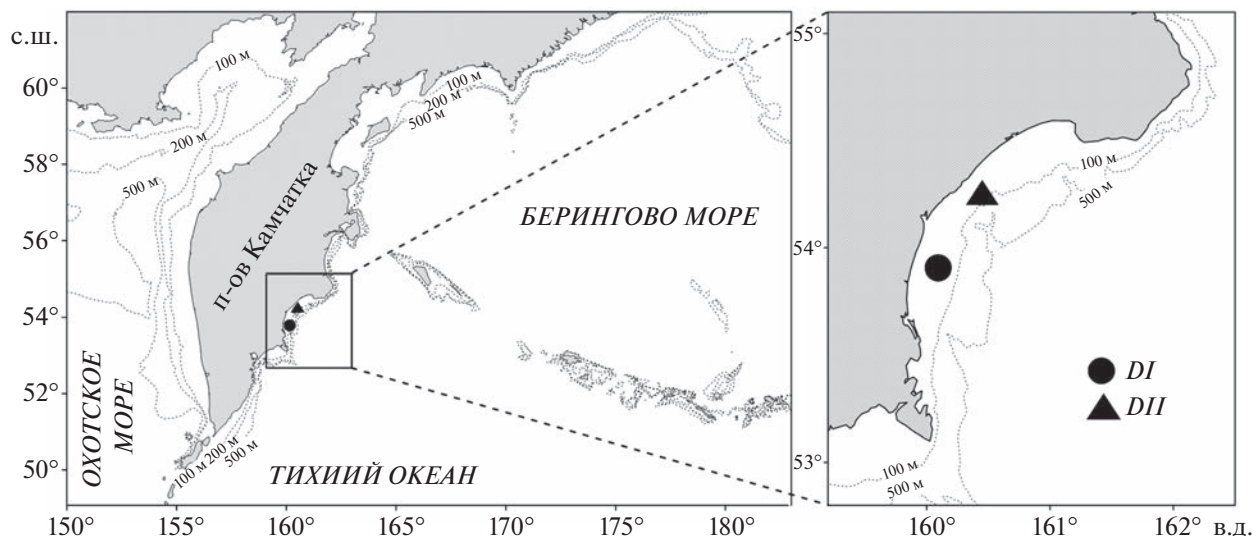


Рис. 1. Точки поимки декаподитных стадий *Argis lar*. *DI*, *DII* – первая и вторая декаподитные стадии, соответственно.

декаподитов отсутствуют. Скудность таких данных связана со сложностью поимки этих стадий в море и плохой выживаемостью личинок в лабораторных условиях. На этом этапе развития креветки обитают в придонном слое, который при планктонных исследованиях остается необловленным, а в ловушки декаподиты не попадают из-за малых размеров. Единичные экземпляры изредка попадают в планктонную сеть. Каждая такая находка представляет большой интерес. Сравнительные исследования декаподитных стадий могут быть полезны для выяснения филогенетических связей между отдельными таксонами креветок.

Во время ихтиопланктонной съемки по программе КамчатНИРО в 2017 г. в прибрежных водах у юго-восточных берегов Камчатки было поймано много личинок рода *Argis*. На двух станциях в Кроноцком заливе были пойманы декаподиты, находящиеся на двух последовательных стадиях развития. На основании сходства размеров и морфологии с последней стадией зоэа *A. lar*, описанной ранее (Sedova, Grigoriev, 2018), пойманные личинки были отнесены именно к этому виду.

Цель данного исследования – описать декаподитные стадии *A. lar* из прикамчатских вод и охарактеризовать их отличия от других представителей семейства Crangonidae.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для данной работы послужили сборы планктона, выполненные сотрудниками КамчатНИРО в тихоокеанских водах вблизи Восточной Камчатки в апреле–мае 2017 г. Над глубинами от 5 до 560 м использовали ихтиопланктонную коническую сеть с диаметром входного отверстия 80 см и шагом ячеей 0.56 мм. В районах меньших глубин выполняли вертикальный то-

тальный лов в слое 500–0 м и от дна до поверхности. Всего было обработано 23 пробы из Кроноцкого залива и 170 проб из Авачинского залива. В пробах обнаружено много личинок из рода *Argis* (30 экз. второй стадии зоэа и 2 декаподита из этого же рода). Места поимки декаподитных стадий показаны на рис. 1.

Личинок, фиксированных в 4%-ном формалине, рассматривали под микроскопом при увеличении 32×, 56×, 120×. Подробно изучали строение карапакса, плеона, тельсона и отдельных конечностей. Общую длину личинки измеряли от конца роострума до заднего края тельсона при помощи окуляр-микрометра с точностью до 0.1 мм, длину карапакса – от конца роострума до заднего края карапакса.

На рисунках изображали только те щетинки и шипы, которые сохранились на имеющихся экземплярах. Часть длинных щетинок изображали обрезанными. Для описания типа и вооружения щетинок использовали классификацию Гарма (Garm, 2004): plumose setae – перистые щетинки (ранее их называли опушенными), rarposegrate setae – колючие щетинки, serrate setae – зубчатые щетинки, simple setae – простые (голые) щетинки, cuspidate setae – остроконечные щетинки.

Обозначения и сокращения: *GV* – общий вид личинки, *A1* – антеннула, *A2* – антенна, *Sp* – карапакс, *Mx1* – максиллула, *Mx2* – максилла, *Md* – мандибулы, *Mp1–Mp3* – первая–третья пары максиллипед, *P1–P5* – первая–пятая пары перопод, *pl1–pl5* – первая–пятая пары плеопод, *g* – жабра, *T* – тельсон, *DI* – первая декаподитная стадия, *DII* – вторая декаподитная стадия, *ZII* – вторая стадия зоэа, *ZIII* – третья стадия зоэа.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Признаки, по которым имеющиеся личинки могут быть отнесены к семейству Crangonidae: длинный эндоподит антеннулы с короткими терминальными щетинками и более короткий 2–3-сегментный экзоподит с небольшим количеством эстетасков, наличие крупной ложной клешни на первой паре переопод, отсутствие супраорбитальных шипов, очень маленький эндоподит плеопод с одной апикальной щетинкой при хорошо развитом экзоподите с длинными плавательными щетинками.

Замечено, что у декаподитной стадии в обязательном порядке появляются дорсальные шипы на медианной линии карапакса, а роstrum постепенно приобретает форму, характерную для взрослых особей данного вида, поскольку декаподитная стадия – переходная между зоза и ювенильной особью (Макаров, 1966; Gurney, 1942). Изменения касаются морфологических особенностей карапакса и конечностей. Переоподы к этому времени, как правило, уже сформированы (Sedova, Grigoriev, 2014, 2016). Признаки, по которым пойманные нами личинки могут быть отнесены к декаподитным стадиям:

- наличие шипов на медианной линии карапакса;
- наличие коротких щетинок на постероventральном крае карапакса и на плеврах;
- редуцированный эндоподит максиллулы;
- уменьшается количество щетинок на коксальном эндите максиллулы;
- базальный эндит, коксальный эндит и эндоподит максиллы редуцированы;
- изменяется морфология эндоподита первой максиллипеды, сокращается количество щетинок на нем;
- наличие проксимальной щетинки на экзоподите первой максиллипеды;
- изменение морфологии эндоподита второй и третьей максиллипед;
- наличие длинных плавательных щетинок на плеоподах;
- редукция части терминальных щетинок на тельсоне (остаются только 2 пары щетинок и 2 пары латеральных шипов).

В районе исследования обитает 8 родов креветок семейства Crangonidae: *Argis* Krøer 1842, *Crangon* Fabricius 1758, *Mesocrangon* Zarenkov 1965, *Metacrangon* Zarenkov 1965, *Neocrangon* Zarenkov 1965, *Paracrangon* Dana 1852, *Rhynocrangon* Zarenkov 1965, *Sclerocrangon* Sars 1883. Главный признак, отличающий пойманных личинок от декаподитов и взрослых представителей рода *Crangon*, – наличие двух шипов на карапаксе. У видов рода *Crangon* всегда имеется только один шип позади роstrума (Макаров, 1966; Tesmer, Broad, 1964; Komai, 1997; Соколов, 2001; Li, Hong, 2003, 2004).

Декаподит рода *Neocrangon* описан ранее (Макаров, 1966; Sedova, Grigoriev, 2016). Он отличается от имеющихся у нас личинок более длинным роstrумом, морфологией максиллулы, максиллы и расположением дорсальных шипов на карапаксе. Декаподит креветок рода *Mesocrangon* отличается формой роstrума, вооружением тельсона, более длинными сегментированными ветвями антеннул и строением первой пары переопод (Sedova, Grigoriev, 2014). Креветки из рода *Sclerocrangon* имеют прямое либо сильно укороченное лецитотрофное развитие на плеоподах самки (Макаров, 1966; Guay et al., 2011; Hibino et al., 2020). Единственный вид этого рода из прикамчатских вод, который имеет планктонную стадию, – *S. salebroosa* (Owen 1839). Декаподит этого вида описан ранее (Макаров, 1968). Он по морфологии отличается от пойманных личинок. У креветок родов *Metacrangon*, *Paracrangon* и *Rhynocrangon* взрослые особи на карапаксе имеют несколько шипов и бугорков сложной формы, которые отсутствуют у пойманных нами личинок. Поэтому имеющиеся в нашем распоряжении декаподиты не могут быть отнесены к этим родам.

Для рода *Argis* описание декаподита из приамериканских вод выполнено Squires (1965), которым декаподит был отнесен к *A. dentata*. Первая стадия этого вида была выведена Ивановым (1968) в лабораторных условиях из яиц, полученных от яйценосной самки. По многим признакам этот декаподит отличается от личинок, описанных Сквайрсом из планктона. По нашему мнению, эти личинки принадлежат к виду *A. levior* Rathbun 1902, поскольку в атлантических водах Канады обитает всего два вида из данного рода (Sedova, Grigoriev, 2018). Эти декаподиты имеют сходные черты строения карапакса, плеона и конечностей. Несколько отличается вооружение терминального края тельсона и строение максиллы. Описанный в работе Сквайрса вид в прикамчатских водах не водится. Тем не менее морфология его в меньшей степени отличается от имеющихся в нашем распоряжении декаподитов второй стадии, чем от декаподитов других родов. Как показано выше, пойманные нами декаподиты не могут принадлежать к родам *Crangon*, *Mesocrangon*, *Metacrangon*, *Neocrangon*, *Paracrangon*, *Rhynocrangon* и *Sclerocrangon*. Поэтому мы сочли возможным отнести наших личинок к роду *Argis*.

В тихоокеанских водах, омывающих восточную часть Камчатки, обитают представители четырех видов рода *Argis*: *A. dentata*, *A. lar*, *A. ochotensis*, *A. crassa* (Макаров, 1941; Слизкин, 2006). Взрослые представители *A. crassa* (а, следовательно, и декаподиты) имеют на медиальной линии карапакса дорсальные шипы: 3 крупных и 1 маленький. Зоза этого вида намного крупнее имеющихся у нас личинок (Макаров, 1966; Иванов, 1968; Sedova, Grigoriev, 2018), поэтому пойманных личинок отнести к виду *A. crassa* не представляется возможным.

Взрослые формы *A. dentata*, *A. lar*, *A. ochotensis* несут 2 дорсальных шипа на средней линии кара-

пакса. По этому признаку они похожи на пойманных личинок. Зоэа *A. dentata* крупнее и имеют большее количество щетинок на базальном эндите максиллулы (Иванов, 1968; Sedova, Grigoriev, 2018). Кроме того, экзоподиты антеннул у этих зоэа состоят из двух сегментов, следовательно, на декаподитной стадии они должны иметь не менее трех сегментов. Последние два обстоятельства не позволяют нам отнести наших личинок к *A. dentata*.

Личинки *A. ochotensis* в 1.5–1.8 раз крупнее имеющихся в нашем распоряжении декаподитов, поэтому наших декаподитов к этому виду тоже нельзя отнести. Кроме того, на второй стадии зоэа экзоподит антеннулы *A. ochotensis* уже трехсегментный. Во время съемки 2017 г. в Авачинском заливе было поймано много зоэа II стадии *A. ochotensis*. У некоторых через кутикулу были хорошо видны контуры будущего декаподита с двумя медианными шипами на карапаксе, тремя парами длинных и тремя парами тонких коротких щетинок на тельсоне, как у имеющегося у нас первого декаподита. Однако шип скафоцерита у будущего декаподита явно заходит за край пластины, а не короткий, как у наших декаподитов. В Кроноцком заливе было обнаружено всего две личинки на стадии зоэа II этого вида.

На нескольких станциях, в том числе и на тех, где обнаружены декаподиты, были пойманы старшие зоэа *A. lar*. Личинки этого вида осуществляют переход к придонному образу жизни (декаподит) после II или после III стадии зоэа (Sedova, Grigoriev, 2018). У некоторых через кутикулу заметна следующая, декаподитная, стадия. Можно увидеть, что количество и расположение длинных и коротких терминальных щетинок на тельсоне соответствуют аналогичным показателям первой пойманной нами декаподитной стадии. Шип скафоцерита у следующей стадии короткий, а на карапаксе имеются 2 дорсальных шипа в передней части карапакса. Ветви антеннулы у этих зоэа несегментированные, размеры соответствующие (рис. 2ZII, 2ZIII). Экзоподиты максиллипед у следующей стадии имеют отделенные дистальные членики, как у декаподитов. Кроме того, зоэа *A. lar*, как и пойманные декаподиты, отличаются малыми размерами. На основании общности строения зоэа, декаподитов и взрослых представителей, описанных Соколовым (2001), первую декаподитную стадию можно уверенно отнести к виду *A. lar*.

Через кутикулу первой декаподитной стадии видны контуры тельсона, антеннулы, скафоцерита и рострума следующей декаподитной стадии. Число щетинок и латеральных шипов на тельсоне, а также количество сегментов эндоподита антеннулы и длина шипа скафоцерита соответствуют имеющемуся второму декаподиту. Число сегментов антеннулы, максиллипед и переоподов увеличивается, задний шип на карапаксе несколько сдвигается назад, как это обычно происходит при метаморфозе. Поэтому данная личинка тоже отнесена к виду *A. lar*.

Argis lar (Owen 1839)

Decapodid I (DI)

Единственная личинка поймана в Кроноцком заливе 02.05.2017 на станции с глубиной 51 м. Общая длина личинки 6.5 мм, длина карапакса 1.7 мм.

Рострум короткий, направлен вверх под углом 45°, сжат дорсовентрально. На медианной линии карапакса в передней половине имеется 2 небольших шипа (рис. 2DI). Дорсальная поверхность карапакса покрыта короткими волосками (рис. 3Cp). Птеригостомиальный шип маленький. Антеровентральный и постеровентральный края карапакса несут каждый по ряду коротких перистых щетинок. Супраорбитальные шипы отсутствуют. Глаза цилиндрические, подвижные.

Основание антеннулы трехсегментное: первый сегмент с 10 перистыми щетинками на стилочерите, несколькими простыми латеральными щетинками и несколькими короткими перистыми терминальными щетинками на внешнем крае, одним небольшим шипом на вентральной стороне, 1 короткой простой субтерминальной и 1 простой терминальной щетинками на внутреннем крае; второй сегмент с 7–8 маленькими внешними перистыми терминальными щетинками и 1 простой щетинкой на внутреннем крае; третий сегмент основания с 2 маленькими простыми внешними щетинками и 3 простыми маленькими терминальными щетинками. Экзоподит антеннулы 2-сегментный с 5 эстетасками и 3 очень маленькими простыми щетинками; эндоподит 2-сегментный с 6 терминальными простыми щетинками (рис. 3AI).

Основание антенны 2-сегментное, с крупным бугорком на коксоподите и маленькой простой щетинкой на внешнем крае базиподита. Жгутик обломан на обеих антеннах. Скафоцерит с 22–23 перистыми щетинками на внутренне-терминальном крае и 5 маленькими простыми внешними щетинками, шип скафоцерита короткий (рис. 3A2).

Коксальный эндит максиллулы с 4 терминальными простыми щетинками разной длины, базальный эндит с 6 остроконечными терминальными, 2 простыми субтерминальными и 2 перистыми латеральными щетинками; эндоподит несегментированный, с 1 сильно редуцированной субтерминальной щетинкой (рис. 3Mx1). Коксальный эндит максиллы редуцирован, базальный эндит с одной очень маленькой апикальной простой щетинкой, эндоподит несегментированный с 1 маленькой простой апикальной щетинкой, скафоцерит с 24 перистыми щетинками (рис. 3Mx2).

Основание первой пары максиллипед (*Mp1*) с крупным эпиподитом, без щетинок (рис. 3Mp1). Эндоподит *Mp1* трехчленистый, вооружен 0, 1, 2 перистыми щетинками; экзоподит с 1 отделенным на конце члеником, несет 1+1, 3+1 перистые щетинки. Основание второй пары максиллипед без щетинок, с маленьким эпиподитом в виде бугорка (рис. 3Mp2). Эндоподит *Mp2* 3-членистый, во-

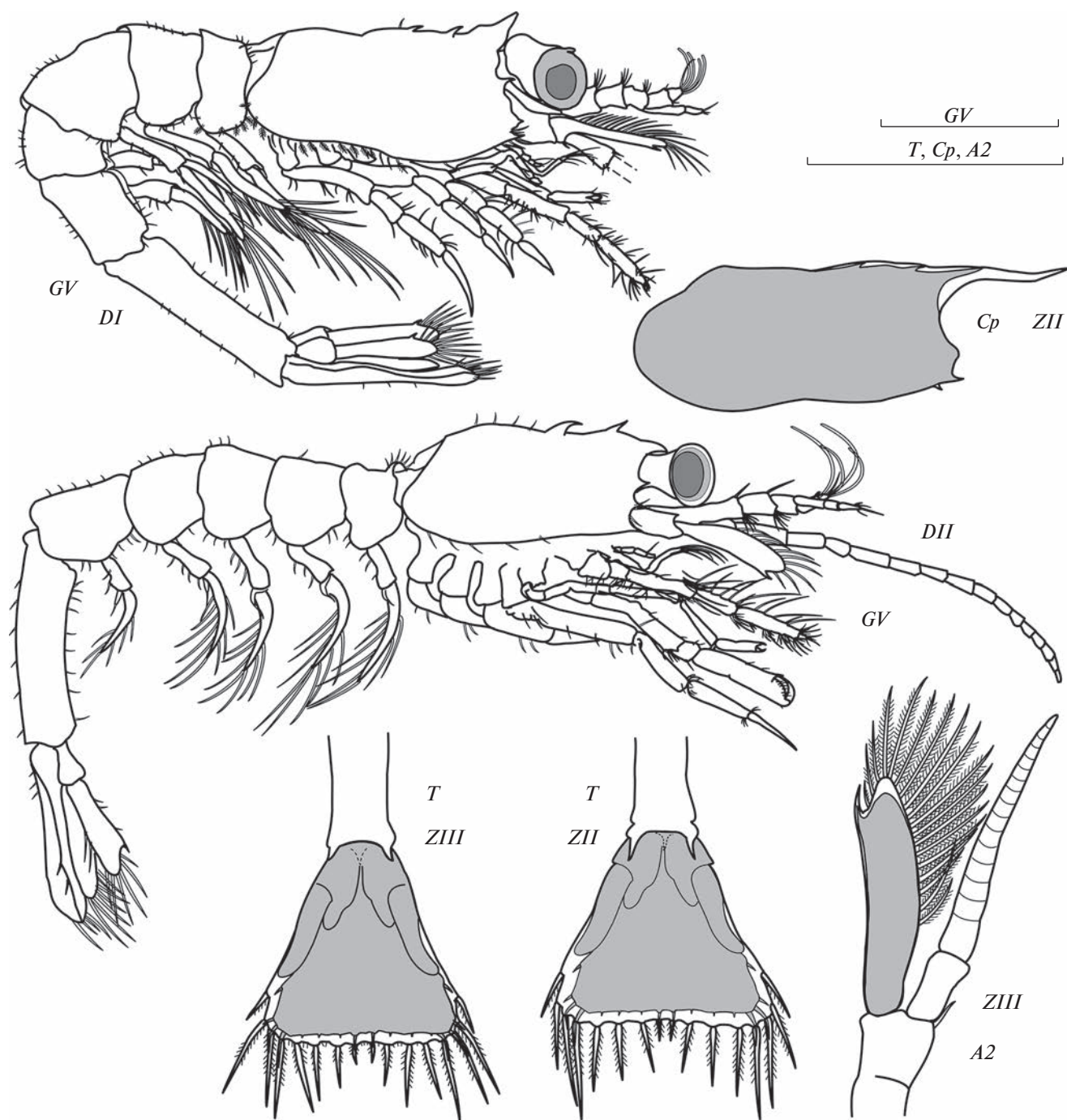


Рис. 2. Морфология личинок *Argis lar*: *T* – тельсон дорсально; *A2* – левая антенна; *Cp* – карапакс латерально; *GV* – общий вид личинки латерально; *DI*, *DII* – первая и вторая декаподитные стадии, соответственно; *ZII*, *ZIII* – вторая и третья стадии зоэа, соответственно. Масштаб 1 мм.

оружен 0, 1 перистой + 6 зубчатыми + 3 колючими щетинками + 2 простых апикальных + 4 остроконечных апикальных; экзоподит 2-членистый, вооружен 2, 3+1 перистыми щетинками. Коксоподит третьей пары ногочелюстей без щетинок, базиподит с 7–8 колючими щетинками; эндоподит 3-членистый, с большим количеством субтер-

минальных и терминальных колючих и зубчатых щетинок; экзоподит с 1 отделенным на конце члеником вооружен 1+1, 3+1 перистыми щетинками (рис. 3*Мр3*).

Первая пара переопод обломана с обеих сторон тела. Вторая пара переопод тонкая, с настоящей клешней, одноветвистая (рис. 3*Р2*). Третья па-

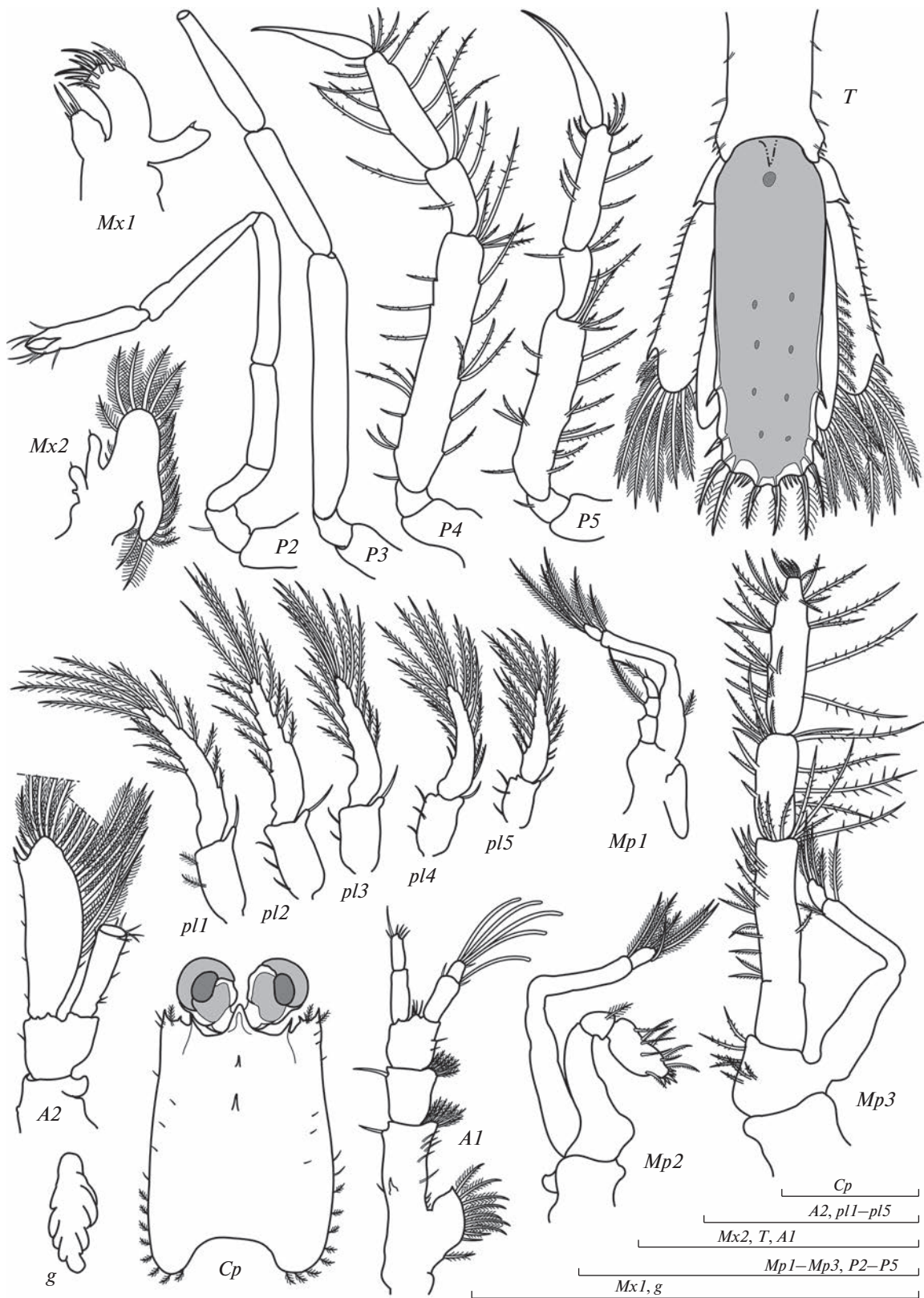


Рис. 3. Морфология карапакса и конечностей первой декаподитной стадии *Argis lar*: *Mx1* – правая максиллула; *Mx2* – правая максилла; *P2–P5* – вторая–пятая левые переоподы; *T* – тельсон и уроподы дорсально; *A1* – левая антеннула; *A2* – правая антенна; *pl1–pl5* – левые плеоподы; *Mp1*, *Mp3* – левые максиллипеды первой и третьей пар, соответственно; *Mp2* – правая максиллипеда второй пары; *g* – жабра в основании переопод; *Cp* – карапакс и глаза дорсально. Масштаб 1 мм.

ра без щетинок, конец поврежден (рис. 3P3). Четвертая и пятая пары переопод одноветвистые, с заостренными дистальными члениками и большим количеством колючих щетинок (рис. 3P4, 3P5). Жабры имеются на всех переоподах (рис. 3g).

Плеон состоит из 6 сомитов, без шипов и выростов, с короткими волосками на дорсальной поверхности; плевральный край несет ряд коротких простых щетинок (рис. 2DI). Задние углы шестого сомита слегка оттянуты и закруглены. Анальный шип хорошо развит. Уроподы двуветвистые: эндоподит длиннее экзоподита, но короче тельсона, с 15–17 перистыми щетинками и 8–9 микротрихиями на внешнем крае; экзоподит с коротким шипом, 13–15 перистыми щетинками на внутренне-терминальном крае и рядом микротрихий на внешнем крае.

Тельсон отделен от анального сомита, терминальный край закруглен. На тельсоне 2 пары латеральных шипов в дистальной части, 3 пары коротких тонких терминальных шипиков и 3 пары перистых щетинок (рис. 3T). На дорсальной поверхности тельсона в проксимальной части имеется 1 круглый хроматофор, в дистальной части – 8 мелких овальных хроматофоров.

Плеоподы двуветвистые, протоподит *pl1* с 2 короткими перистыми щетинками, протоподиты остальных плеоподов несут на латеральной поверхности 2–3 простые короткие щетинки; маленький эндоподит несет 1 простую апикальную щетинку, экзоподит с 13–16 длинными перистыми щетинками; длина плеоподов уменьшается постепенно от первой до пятой пары (рис. 3pl1–3pl5). Через кутикулу тельсона видна следующая стадия с двумя парами латеральных шипов и 3 парами терминальных щетинок примерно равной длины.

Decapodid II (DII)

Единственная личинка поймана в Кроноцком заливе 02.05.2017 на станции с глубиной 55 м. Общая длина личинки 6.5 мм, длина карапакса 1.5 мм.

Рострум очень короткий, в 3 раза короче глаз, направлен вперед. Супраорбитальные шипы отсутствуют, птеригостомиальный шип короткий. На карапаксе имеется 2 дорсальных шипа: задний шип более крупный, расположен вблизи середины карапакса, передний – как у DI, щетиночки на постероventральном крае простые, антеровентральный край гладкий (рис. 2DII).

Стилоцерит с 13 перистыми щетинками, вентральный шип на первом сегменте основания A1 очень маленький, остальное без изменений; экзоподит 2-сегментный с 4–5 эстетасками и 4 голыми щетинками; эндоподит 3-сегментный, с 4–5 короткими простыми щетинками на дистальном сегменте (рис. 4A1). Основание антенны и скафоцерит без изменений, жгутик A2 в 3–3.5 раза длиннее скафоцерита, 16-членистый (рис. 4A2).

Мандибулы одноветвистые, асимметричные, несегментированные, режущий край с 4 крупными зубцами и несколькими мелкими зубчиками (рис. 4Md). Коксальный эндит максиллулы с 2 простыми терминальными щетинками, базиальный эндит и эндоподит без изменений (рис. 4Mx1). Коксальный и базиальный эндиты максиллы редуцированы, эндоподит несегментированный с 2 маленькими простыми терминальными щетинками, скафоцерит без изменений (рис. 4Mx2).

Основание и экзоподит первой пары максиллипед без изменений, эндоподит 4-членистый с 0, 0, 1 перистой, 3 колючими щетинками (рис. 4Mp1). Основание и экзоподит второй пары максиллипед без изменений, эндоподит 3-членистый с 1 простой, 1+1 простыми, 11 зубчатыми щетинками + 3 простыми + 4 остроконечными щетинками (рис. 4Mp2). Коксоподит третьей пары максиллипед без щетинок, с небольшим эпиподитом; базиподит с 5 колючими щетинками; эндоподит 5-членистый, с большим количеством колючих и зубчатых щетинок; экзоподит без изменений (рис. 4Mp3).

Переоподы одноветвистые, хорошо развитые: P1 6-членистая с полностью сформированной крупной ложной клешней; P2 без изменений, P3 6-членистая, с небольшим количеством простых щетинок, дистальный членик тонкий, на конце заострен, P4 и P5 7-членистые, одинакового строения, с большим количеством колючих и простых щетинок, дистальный членик острый (рис. 4P1, 4P5). В основании всех переопод имеются жабры.

Край плеомеров с короткими простыми щетинками, в остальном плеон без изменений (рис. 2DII). Протоподит первого плеопода с простыми щетинками, остальные плеоподы без изменений (рис. 4pl1, 4pl5). Уроподы без изменений (рис. 4T). Тельсон сужается к концу, вооружен 2 парами латеральных шипов и 3 парами перистых щетинок: угловые щетинки в 1.5 раза короче центральных и в 2 раза короче средних (рис. 4T).

ОБСУЖДЕНИЕ

Декаподитные стадии описаны лишь у некоторых видов креветок семейства Crangonidae: *Crangon dalli* Rathbun 1902, *C. septemspinosa* Say 1818, *C. uritai* Hayashiet Kim 1999, *C. hacodatei* Rathbun 1902, *Sclerocrangon boreas* (Phipps 1774), *S. salebrosa*, *Mesocrangon intermedia* (Stimpson 1860), *Neocrangon communis* Rathbun 1899, *Notocrangon antarcticus* (Pfeffer 1887), *Philocheras monacanthus* (Holthuis 1961) (Tesmer, Broad, 1964; Макаров, 1966, 1968, 1973; Gonzalez-Gordillo et al., 2000; Li, Hong, 2003, 2004; Sedova, Grigoriev, 2014, 2016). Сквайрс (Squires, 1965, 1993) описал декаподитную стадию одного из видов рода *Argis* из планктона бухты Унгава, идентифицированный как *A. dentata*. Из вышеперечисленных видов укороченное развитие имеют представители родов *Argis*, *Sclerocrangon* и *Notocrangon*.



Рис. 4. Морфология конечностей второй декаподитной стадии *Argis lar*: *Mx1* – правая максиллула; *Mx2* – правая максилла; *P1–P5* – первая–пятая левые переоподы; *T* – тельсон и уроподы дорсально; *A1* – правая антеннула; *A2* – правая антенна; *pl1–pl5* – правые плеоподы; *Mp1*, *Mp3* – левые максиллипеды первой и третьей пар, соответственно; *Mp2* – правая максиллипеда второй пары; *Md* – мандибулы вентрально. Масштаб 1 мм.

Таблица 1. Сравнение морфологии декаподитов рода *Argis*

Признак	<i>A. lar DI</i>	<i>A. lar DII</i>	<i>Argis</i> sp. (по: Squires, 1965)
Общая длина, мм	6.5	6.7	10.3–12.0
Рострум	Короткий	Короткий	Короткий
Положение заднего медианного шипа на карапаксе	В передней части	Почти посередине	Посередине
Число сегментов эндоподита <i>A1</i>	2	3	4
Число сегментов экзоподита <i>A1</i>	2	2	3
Шип скафоцерита	Очень короткий	Очень короткий	Почти до края
Число щетинок на коксальном эндите <i>Mx1</i>	4	2	4
Число щетинок на базальном эндите <i>Mx1</i>	10	10	7
Число щетинок на скафогнатите	23–24	23–24	39
Число члеников эндоподита <i>Mp1</i>	3	4	4
Число члеников эндоподита <i>Mp2</i>	3	3	5
Число члеников эндоподита <i>Mp3</i>	3	5	6
Эпиподит <i>Mp3</i>	Отсутствует	Отсутствует	Имеется
Форма тельсона	Прямоугольный	Сужается	Прямоугольный
Латеральные шипы тельсона	2 пары	2 пары	2 пары
Терминальные щетинки тельсона	3 пары	3 пары	3 пары
Терминальные шипики тельсона	3 пары	Отсутствуют	1 пара

Личинки *N. antarcticus* развиваются в суровых полярных условиях. У них выработались стратегии энергосбережения из-за короткого вегетационного периода. Продолжительность лета может быть недостаточной для соматического роста, поэтому эти креветки нерестятся 1 раз в 2 года и откладывают очень крупные яйца с большим запасом питательных веществ. Инвестиции в крупные эмбрионы были выбраны в противовес полной лецитрофии (Thatje, 2004). Эта же стратегия имеется у креветок рода *Argis* (Заренков, 1965). *N. antarcticus* в своем развитии проходит три личиночные стадии – две стадии зоэа и одну декаподитную стадию (Макаров, 1968). Декаподит этого вида существенно отличается от декаподита рода *Argis* размерами и морфологией карапакса и конечностей. В частности, он имеет длинный рострум, только один крупный медианный шип в передней части карапакса, длинный шип скафоцерита, очень узкий тельсон. Количество щетинок, их положение и вооружение – как у описанной нами второй декаподитной стадии *A. lar*.

Декаподитные стадии видов рода *Sclerocrangon* от остальных родов данного семейства отличаются весьма существенно, поскольку имеют максимальную степень укорочения личиночного развития. Скульптурированные шримсы *S. salebrosa* и *S. boreas* (Phipps 1774) имеют всего две личиночные стадии (зоэа и декаподит), причем у последнего вида развитие идет на плеоподах самки лецитрофно (Макаров, 1968; Hayashi, 2010; Guay et al., 2011). Личинки этих видов имеют крупные размеры, тонкий относительно длинный рострум, бугорки на ка-

рапаксе вместо шипов, чрезвычайно маленький шип скафоцерита, заостренные плевры и сложную форму тельсона с волнистым или закругленным терминальным краем и большим количеством терминальных шипов, нефункционирующие ротовые придатки. Вторая личиночная стадия, декаподитная, может иметь очень малую продолжительность. У японской креветки *Sclerocrangon rex* Komai et Matsuzaki 2016 личинки вылупляются еще более продвинутыми в развитии (Hibino et al., 2020).

От описанного Сквайрсом (Squires, 1965) декаподита козырькового шримса из канадских вод личинки, пойманные нами, отличаются по морфологии скафоцерита, антеннулы, максиллулы, максиллипед, плеоподов и тельсона. Личинки из американских вод значительно крупнее, задний шип карапакса у них сдвинут на самую середину, количество сегментов ветвей антеннулы и максиллипед больше по сравнению с *A. lar*. Декаподит из канадских вод имеет более длинный шип скафоцерита и более длинные уроподы. Особого внимания заслуживает тот факт, что базальный эндит максиллулы этого вида имеет всего 7 щетинок (табл. 1). Несколько отличается строение плеопод: у личинок, отловленных нами, эндоподит несет всегда только одну апикальную щетинку, а у канадского вида – 1 или 2 щетинки. Форма и морфология тельсона ближе к первой декаподитной стадии, имеющейся в нашем распоряжении.

Описанные в данной работе декаподитные стадии *A. lar* имеют одинаковые размеры и сходные черты строения плеона, карапакса, антенн, мандибул, максилл, переоподов и плеоподов. Имеет-

ся незначительная разница в размере карапакса и длине роострума. Положение медианных шипов на карапаксе несколько различается. Задний шип у второй стадии сдвинут ближе к середине. Коксоподит максиллулы на первой стадии вооружен четырьмя щетинками, на второй стадии — двумя.

Существенные различия у первой и второй декаподитных стадий *A. lar* обнаружены в морфологии тельсона, максиллипод, антеннул. Все они связаны с продолжением метаморфоза. На второй стадии увеличивается число сегментов эндоподита антеннул и максиллипод, на третьей максиллипиде появляется эпиподит. Самые заметные изменения происходят с тельсоном: изменяется его форма, терминальные шипики исчезают, относительная длина угловых щетинок уменьшается. У ювенильных особей козырькового шримса задний дорсальный шип на карапаксе смещен ближе к середине, а у половозрелых креветок — еще дальше (Sokolov, 2001). Следовательно, относительное положение заднего шипа с возрастом может несколько изменяться.

Виды рода *Argis* могут иметь от одной до трех стадий зоэа (Squires, 1965; Макаров, 1966). Количество личиночных стадий может различаться у отдельных особей. Ранее нами было показано, что у козырьковых шримсов могут быть две либо три стадии зоэа (Sedova, Grigoriev, 2018). В данной работе показано, что креветки рода *Argis* могут иметь не одну, а 2 декаподитные стадии. Возможно, одна из них необязательна и отсутствует в районах с более благоприятными условиями. Значит, общее количество личиночных стадий (зоэа и декаподиты) у козырькового шримса может варьировать от трех до пяти.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает благодарность экипажам МРТК-316 и сотрудникам КамчатНИРО за сбор материала; А.И. Варкентину — за любезно предоставленные планктонные пробы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Заренков Н.А., 1965. Ревизия родов *Crangon* Fabricius и *Sclerocrangon* G.O. Sars (Decapoda, Crustacea) // Зоологический журнал. Т. XLIV. Вып. 12. С. 1761—1775.
- Иванов Б.Г., 1968. Личинки некоторых дальневосточных креветок семейства Crangonidae (Crustacea, Decapoda) // Зоологический журнал. Т. 47. № 4. С. 534—540.
- Кобяков К.А., 2019. О биологии и составе пищи креветки *Argis lar* (Owen, 1839) (Crustacea, Decapoda, Crangonidae) из Сахалинского залива в июле 2017 г. // Известия КГТУ. № 54. С. 40—50.
- Макаров В.В., 1941. Фауна Decapoda Берингова и Чукотского морей // Исследования дальневосточных морей СССР. Т. 1. М.-Л.: Изд-во АН СССР. С. 111—163.
- Макаров Р.Р., 1966. Личинки креветок, раков-отшельников и крабов западнокамчатского шельфа и их распределение. М.: Наука. 164 с.
- Макаров Р.Р., 1968. Об укорочении личиночного развития у десятиногих ракообразных (Crustacea, Decapoda) // Зоологический журнал. Т. 47. Вып. 3. С. 348—359.
- Макаров Р.Р., 1973. Личиночное развитие антарктической креветки *Notocrangon antarcticus* (Decapoda, Crangonidae) // Зоологический журнал. Т. 52. Вып. 8. С. 1149—1155.
- Марин И.Н., 2013. Малый атлас десятиногих ракообразных России. М.: Товарищество научных издательств КМК. 145 с.
- Слизкин А.Г., 2006. Атлас-определитель крабов и креветок дальневосточных морей России. Владивосток: ТИНРО-центр. 216 с.
- Соколов В.И., 2001. Замечания о распространении и морфологической изменчивости пяти видов рода *Argis* (Crustacea, Decapoda, Crangonidae) в Охотском и Японском морях // Зоологический журнал. Т. 80. № 9. С. 1050—1065.
- Юрьев Д.Н., Лукьянов В.С., Поваров А.Ю., 2020. Распределение, промысел и некоторые черты биологии *Sclerocrangon salebrisa* и *Argis lar* (Caridea, Crangonidae) в северо-западной части Охотского моря // Известия ТИНРО. Т. 200. Вып. 3. С. 551—570.
- De Grave S., Pentcheff N.D., Ah Yong S.T., Chan T.-Y., Crandall K.A., Dworschak P.C., Felder D.L., Feldmann R.M., Fransen C.H.J.M., Goulding L.Y.D., Lemaitre R., Low M.E.Y., Martin J.W., Ng P.K.L., Schweitzer C.E., Tan S.H., Tshudy D., Weizer R., 2009. A classification of living and fossil genera of decapod crustaceans // The Raffles Bulletin of Zoology. Vol. 21. P. 1—109.
- Fujita J., Drumm D.T., Iguchi A., Tominaga O., Kai Y., Yamashita Y., 2021. Small vs. large eggs: comparative population connectivity and demographic history along a depth gradient in deep-sea crangonid *Argis* shrimps // Biological Journal of the Linnean Society. Vol. XX. P. 1—17. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/bla104>
- Fujita J., Drumm D.T., Iguchi A., Ueda Y., Yamashita Y., Ito M., 2017. Deep-sea phylogeographic structure shaped by paleoenvironmental changes and ongoing ocean currents around the Sea of Japan in a crangonid shrimp *Argis lar* // Biological Journal of the Linnean Society. V. XX. P. 1—17. / <https://www.researchgate.net/publication/317628479>
- Garm A., 2004. Revising the definition of the crustacean seta and setal classification systems based on examinations of the mouthpart setae of seven species of decapods // Zoological Journal of the Linnean Society. Vol. 142. P. 233—252.
- Gonzalez-Gordillo J.I., Dos Santos A., Rodriguez A., 2000. Complete larval development of *Philocheras monacanthus* from laboratory culture, with a key to the zoeae of the European species of the genus (Decapoda: Caridea: Crangonidae) // Journal of crustacean biology. Vol. 20(1). P. 75—88. (на португальском языке).
- Guay C., Bernard S.-M., Brethes J.-C., 2011. Strong maternal effects and extreme heterogeneity of progeny development in the caridean shrimp *Sclerocrangon boreas* (Crangonidae) // Marine Biology. Vol. 158(12). P. 2835—2845.
- Gurney R., 1942. Larvae of Decapod Crustacea. London: Ray Society. 306 p.

- Hayashi K., 2010. Prawns, shrimps and lobsters from Japan. Family Crangonidae-genus *Argis* // Aquabiology. Vol. 32. P. 474–480. (на японском языке).
- Hibino M., Matsuzaki K., Konishi K., 2020. First stage larva of the deep-sea giant shrimp *Sclerocrangon rex* (Decapoda, Caridea, Crangonidae) under laboratory conditions // Crustacean Research. Vol. 49. P. 9–14.
- Komai T., 1997. Revision of *Argis dentata* and related species (Decapoda: Caridea: Crangonidae), with description of a new species from the Okhotsk Sea // Journal of Crustacean Biology. Vol. 17(1). P. 135–161.
- Li H.Y., Hong S.Y., 2003. Larval development *Crangon hakodatei* Rathbun (Decapoda: Crangonidae) reared in the laboratory // Oxford Journals Life Sciences Journal of Plankton Research. Vol. 25. I. 11. P. 1367–1381.
- Li H.Y., Hong S.Y., 2004. Larval development of *Crangon uritai* (Decapoda: Crangonidae) reared in the laboratory // Journal of Crustacean Biology. Vol. 24(4). P. 576–591.
- Makarov R.R. 1968. On the larval development of the genus *Sclerocrangon* G.O. Sars (Caridea, Crangonidae) // Crustaceana. Vol. 18. P. 27–37.
- Nakano S., 1993. Rearing of ovigerous females in *Argis lar* // Contributions to the Fisheries Research in the Japan Sea. Vol. 29. P. 77–91. (на японском языке).
- Sawada K., 1994. Ecology of *Argis* shrimps off Ishikawa Prefecture // Contributions to the Fisheries Research in the Japan Sea. Vol. 31. P. 57–67. (на японском языке).
- Sawada K., Sadakata T., 1996. Reproductive ecology of *Argis hozawai* and *A. lar* off the Noto Peninsula // Contributions to the Fisheries Research in the Japan Sea. Vol. 34. P. 15–21. (на японском языке).
- Sedova N.A., Grigoriev S.S., 2014. Megalopa of *Mesocrangon intermedia* (Decapoda, Crangonidae) from the eastern part of the sea of Okhotsk // Zoosystematica Rossica. Vol. 23(2). P. 189–197.
- Sedova N.A., Grigoriev S.S., 2016. Decapodid stage of *Neocrangon communis* (Decapoda, Crangonidae) from the eastern part of the Sea of Okhotsk // Zoosystematica Rossica. Vol. 25(1). P. 13–22.
- Sedova N.A., Grigoriev S.S., 2018. Morphological features of larvae of the genus *Argis* Kroyer 1842 (Decapoda, Crangonidae) from coastal Kamchatka and adjacent waters // Zoosystematica Rossica. Vol. 27(1). P. 11–33.
- Seo Y.S., Park H.M., Oh C.W., 2011. Reproductive biology of *Argis lar* from the East Sea of Korea (Decapoda, Nantantia) // Crustaceana. Vol. 85. P. 551–569.
- Sokolov V.I., 2001. Decapod Crustaceans of the Southwest Kamchatka Shelf: R/V “Professor Levanidov” collection in June 1996 // Arthropoda Selecta. Vol. 10(2). P. 103–136.
- Squires H.J., 1965. Larvae and megalopa of *Argis dentata* (Crustacea: Decapoda) from Ungava Bay // Journal Fisheries Research Board of Canada. Vol. 22. P. 69–82.
- Squires H.J., 1993. Decapod Crustacean Larvae from Ungava Bay // Journal of Northwest Atlantic Fishery Science. Vol. 15. 168 p.
- Tesmer C.A., Broad A.C., 1964. The larval development of *Crangon septemspinosa* (Say) (Crustacea: Decapoda) // The Ohio Journal of Science. July. Vol. 64(4). P. 239–250.
- Thatje S., 2004. Reproductive trade-offs in benthic decapod crustaceans of high southern latitudes: tolerance of cold and food limitation // Berichte zur Polar- und Meeresforschung (Reports on Polar and Marine Research). Vol. 483. 183 p.
- Uji R., 1994. Distribution and ecology of the genus *Argis* off the San-in area // Contributions to the Fisheries Research in the Japan Sea. Vol. 31. P. 75–79. (на японском языке).

MORPHOLOGY OF THE DECAPODITE STAGES OF *ARGIS LAR* (OWEN 1839) (CARIDEA, CRANGONIDAE) FROM THE KRONOTSKY BAY, EASTERN KAMCHATKA

N. A. Sedova*

Kamchatka State Technical University (KamchatGTU), Petropavlovsk-Kamchatsky, 683003 Russia

*e-mail: sedova67@bk.ru

Two decapodite stages of the shrimp, *Argis lar*, family Crangonidae, from the plankton off the Kronotsky Bay, northwestern Pacific, eastern Kamchatka, are described. Comparison of the available larvae were morphologically compared with decapodites of other species of this family with a shortened development. The first and second decapodite stages were similar in size and structural features of the pleon, carapace, antennae, mandibles, maxillae, pereopods, and pleopods. Significant differences were found in the morphology of the telson, maxilliped, and antennules in the first and second decapodite stages of *A. lar*. In the second decapodite stage, the posterior median spine shifted to the middle of the carapace, the number of antennular and maxilliped endopod segments were increased, the epipodite appeared in the third maxilliped, the shape of the telson changed, the terminal spines in the telson disappeared, and the relative length of the angular setae were decreased. Kuro shrimps are thought to have three to five larval stages.

Keywords: shrimp, larval morphology, shortened development

УДК 595.715.1

НОВЫЕ ВИДЫ ЩЕТИНОХВОСТОК СЕМЕЙСТВА MACHILIDAE (MICROCORYPHIA) С ГОРНОГО АЛТАЯ

© 2023 г. В. Г. Каплин*

Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений
Санкт-Петербург, ш. Подбельского, д. 3, г. Пушкин, 196608 Россия

*e-mail: ctenolepisma@mail.ru

Поступила в редакцию 28.10.2022 г.

После доработки 15.11.2022 г.

Принята к публикации 21.11.2022 г.

Описаны два новых вида щетинохвосток семейства Machilidae: *Ditrigoniophthalmus ongudaensis* sp. n. и *Allopsontus altaicus* sp. n. *Ditrigoniophthalmus ongudaensis* sp. n. отличается от известных видов рода булавовидной формой парных глазков, относительной длиной грифельков и кокситов VIII–IX сегментов брюшка, а также члеников пениса. *Allopsontus altaicus* sp. n. относится к подроду *Anisopsontus* Mendes 1990 и наиболее близок к четырем видам данного подрода: *A. ciliatus* (Wygodzinsky 1970), *A. lineatus* Kaplin 2002, *A. tekelensis* Kaplin 2015 и *A. zinchenkoi* Kaplin 2019, от которых отличается числом члеников яйцеклада, количеством копательных шипов на передних и задних гонапофизах и количеством розетковидных сенсилл на передних бедрах самца, а также отношением ширины к длине парных глазков и длины к ширине апикального членика нижнегубных щупиков.

Ключевые слова: *Ditrigoniophthalmus*, *Allopsontus* (*Anisopsontus*), новые виды, таксономия, морфология, суточная активность

DOI: 10.31857/S004451342303008X, EDN: BWTKKL

При обработке материалов, собранных автором в июле 2022 г. в Онгудайском р-не Республики Горный Алтай, выявлены два новых вида щетинохвосток родов *Ditrigoniophthalmus* Kaplin 1979 и *Allopsontus* Silvestri 1911 (Machilidae). Их описания приведены ниже. Типы новых видов хранятся в коллекции ЗИН РАН, С.-Петербург.

Machilidae Grassi 1888

Подсемейство Ditrigoniophthalminae Kaplin 2000

Род *Ditrigoniophthalmus* Kaplin 1979

Ditrigoniophthalmus ongudaensis Kaplin sp. n.

(рис. 1, 1–8; 2, 1–5; 3, 1–3)

Материал. Голотип, самец (в препаратах), Россия, Республика Алтай, Онгудайский р-н, окрестности пос. Курота, склон южной экспозиции, горная степь, каменистая осыпь, 50°48'42" с.ш., 85°58'25" в.д., 1000 м над ур. м., под камнями, 17.07.2022. Паратипы, 7 ♂♂ и 3 ♀♀ (1 ♀ в препаратах), тот же район и местообитание в окрестностях пос. Курота; а также 4 ♂♂ и 5 ♀♀, окрестности пос. Онгудай, 50°44'51" с.ш., 86°08'25" в.д., 18.07.2022 (В.Г. Каплин).

Описание. Длина тела самцов 9.8–13.5 мм, самок 12.6–14.0 мм, ширина тела самцов 2.5–2.8 мм, самок 2.7–2.9 мм; длина церок самцов 3.8–4.3 мм, самок 4.1–4.8 мм, длина сохранившейся части усиков у обоих полов до 17–20 мм, т.е. усики в 1.6–1.8 раза длиннее тела (рис. 4). Отношение длины церок к длине тела самца и самки 0.31–0.34. Длина яйцеклада 3.5–4.4 мм, он выступает за вершину грифельков IX сегмента брюшка на 0.3 мм. Общая окраска тела без учета чешуек беловатая. Затылок, виски, лоб, участки головы перед глазами, вокруг глазков и оснований усиков, бока и основание наличника, передняя часть и основание верхней губы, а также лапки ног со слабым коричневым пигментом. Наиболее сильно пигментированы вершина основного членика, ствол и три основных членика жгутика усиков. Ноги, голова, усики, щупики, грудные стерниты и грифельки без чешуек, остальная часть тела покрыта чешуйками. Окраска чешуйчатого покрова сверху пятнистая, темно-коричневая, с парой сравнительно крупных боковых темно-бурых пятен на заднегруди и двумя парами на брюшке. Членики каудального филламента самца и самки с восьмью рядами чешуек. Церки 16–18-члениковые, вершинный членик церок с двумя-четырьмя, все прочие членики с четырьмя рядами чешуек. Внутренняя сторона члеников церок с двумя-тремя крупными бес-

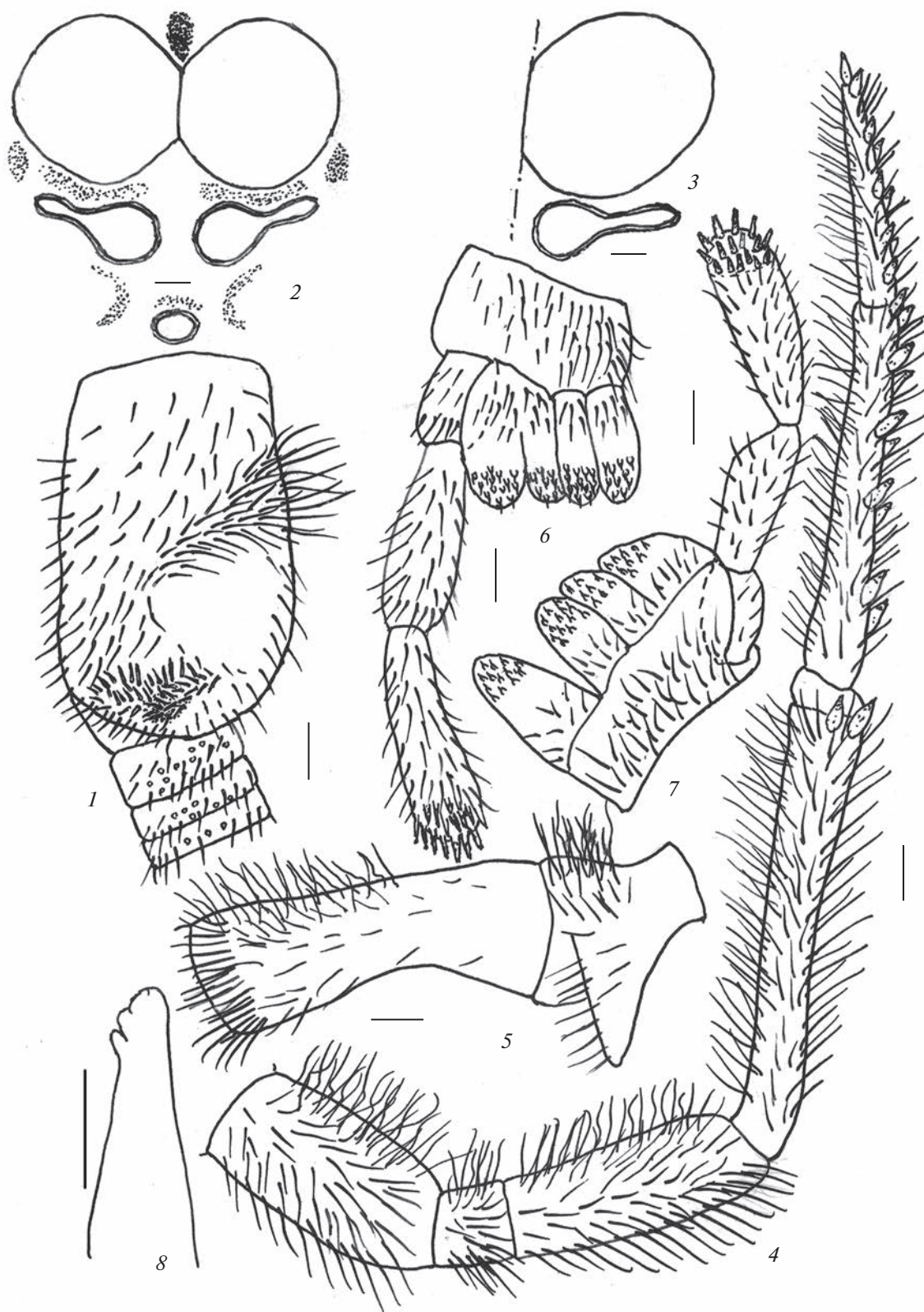


Рис. 1. *Ditrioniophthalmus ongudaensis* sp. n.: 1 – основной членик, ножка и два членика усика; 2 – глаза и глазки; 3 – глаз и парный глазок; 4 – 3–8-й членики нижнечелюстного щупика; 5 – 1–2-й членики нижнечелюстного щупика; 6, 7 – нижнегубной щупик и часть нижней губы; 8 – дистальная часть верхней челюсти (1–6, 8 – голотип, самец; 7 – паратип, самка). Масштаб 0.1 мм.

Таблица 1. Отношения длины к ширине члеников ног у *Ditrigoniophthalmus ongudaensis* sp. n.

Сегмент	Пара ног					
	самца			самки		
	передняя	средняя	задняя	передняя	средняя	задняя
Лапка	6.81	5.83	8.05	7.00	7.03	8.00
Голень	2.51	2.53	3.44	2.68	2.50	3.78
Бедро	2.30	2.42	2.48	2.34	2.55	2.94

цветными утолщенными опорными щетинками, более крупными по боковым сторонам члеников каудального филамента. Цепочки вершинной части жгутиков усиков у самок 12–21-, у самцов 18–30-члениковые. Длина основного членика усика самца в 1.6–1.7, самки в 1.7–1.8 раза больше его ширины. Его нижняя часть у самцов в вершинной интенсивно пигментированной части с множеством темных, коротких и заостренных щетинок, занимающих 0.20–0.25 длины членика. У самок таких щетинок на основном членике усика нет. Базальная часть этого членика у самцов также с множеством темных удлинённых щетинок (рис. 1, 1).

Глаза в спирте темные с голубовато-серым оттенком, характерные для видов с ночной активностью. Общая ширина глаз самца 1.02–1.03 мм, самки 1.10–1.14 мм, длина, соответственно, 0.50–0.55 и 0.56–0.60 мм. Отношение длины одного глаза к ширине у самца и самки 1.05–1.09. Линия контакта глаз составляет 0.40–0.45 их длины. Парные глазки поперечные, удлинённо-булавовидные с закругленно-овальными внутренними булавами, коричневые или темно-коричневые с белым ободом, расположены субмедиально по отношению к глазам. Длина булавы в 1.25 раза больше ее ширины, составляет около 0.6 общей ширины глазка у самца и, соответственно, 1.31 и 0.5 у самки. Ширина наружной части глазка около 0.25 ширины булавы глазка у самца и около 0.27 у самки. Расстояние между глазками у самца и самки 0.13–0.15 мм, или 0.12–0.14 общей ширины глаз. Глазки не доходят до бокового края глаз у самца и самки на 0.11–0.13 их общей ширины (рис. 1, 2, 3).

Нижнечелюстные щупики восьмичлениковые. Их восьмой членик короче седьмого у самца в 1.58–1.66, у самки в 1.43–1.45 раза. Наиболее короткий четвертый членик короче пятого у самца и самки в 3.2–3.4 раза. У самцов вентральная поверхность всех члеников этих щупиков с длинными волосовидными щетинками (рис. 1, 4, 5), у самок эти щетинки более короткие и прямые. Дорсальная поверхность восьмого членика щупиков самца с 8–9, самки с 10–12, седьмого, соответственно с 8–10 и 13–14, шестого с 1–2 и 2–3 бесцветными зубовидными щетинками с затемненными вершинами (рис. 1, 4). Длина последнего (третьего) членика нижнегубных щупиков у самцов в 3.1–3.2, у самок

в 3.0–3.1 раза больше их ширины. Его вершина у самок с 13–15, у самцов с 15–16 апикальными сенсорными конусами (рис. 1, 6, 7). Режущий край мандибул у самцов и самок двух- или трехлопастной (рис. 1, 8).

Соотношения длины к ширине члеников ног представлены в табл. 1, у обоих полов наиболее широкими являются бедра передних ног. Передние ноги самцов без длинных волосовидных щетинок, а их бедра без сенсорных полей (рис. 2, 1). Передние, средние и задние лапки и голени ног самца и самки с вентральными игловидными пигментированными щетинками, имеющимися также на средних и задних бедрах самки. Их количество и распределение указано в табл. 2. Грифельки имеются на тазиках средних и задних ног, их длина у самца на средних ногах около 0.6 мм, на задних ногах 0.5 мм; у самки, соответственно, 0.5 и 0.4 мм. Отношение длины грифельков к ширине средних тазиков у самца около 1.2, задних тазиков 1.1, у самки, соответственно 1.04 и 0.84 (рис. 2, 2). Опорные шипы на вершинах грифельков отсутствуют у обоих полов. Вершины церок и каудального филамента с двумя сравнительно крупными апикальными шипами (рис. 2, 3).

Стерниты I–VII сегментов брюшка развитые, тупоугольные (130–142 градуса), короткие и широкие. Брюшных грифельков девять пар на I–IX сегментах брюшка (рис. 2, 4, 5). Отношения длины стернитов и грифельков (без апикальных игл) к длине кокситов и длины апикальных игл к длине грифельков на сегментах брюшка указаны в табл. 3. Кокситы I и VII сегментов брюшка самца и самки с 1 + 1, II–VI – с 2 + 2 втяжными пузырьками. Грудные и брюшные тергиты, а также кокситы самца и самки без крупных щетинок.

Яйцеклад утолщенный с копательными пигментированными шипами. Длина яйцеклада 2.9–4.2 мм, он выступает за вершины грифельков IX сегмента брюшка на 0.3–0.4 мм. Число члеников передних гонапофизов яйцеклада 55–56, задних – 52–54. Первый членик задних гонапофизов от вершины с 1–2, второй членик с 2, третий – с 1–2, 4–5-й – с 1, 6–14-й – с 0–1, 15–16-й – с 0, 17–18-й – с 0–1 копательными шипами. Первый членик передних гонапофизов с 1–2, второй членик с 2, третий – с 1–2, четвертый – с 0–1 копа-

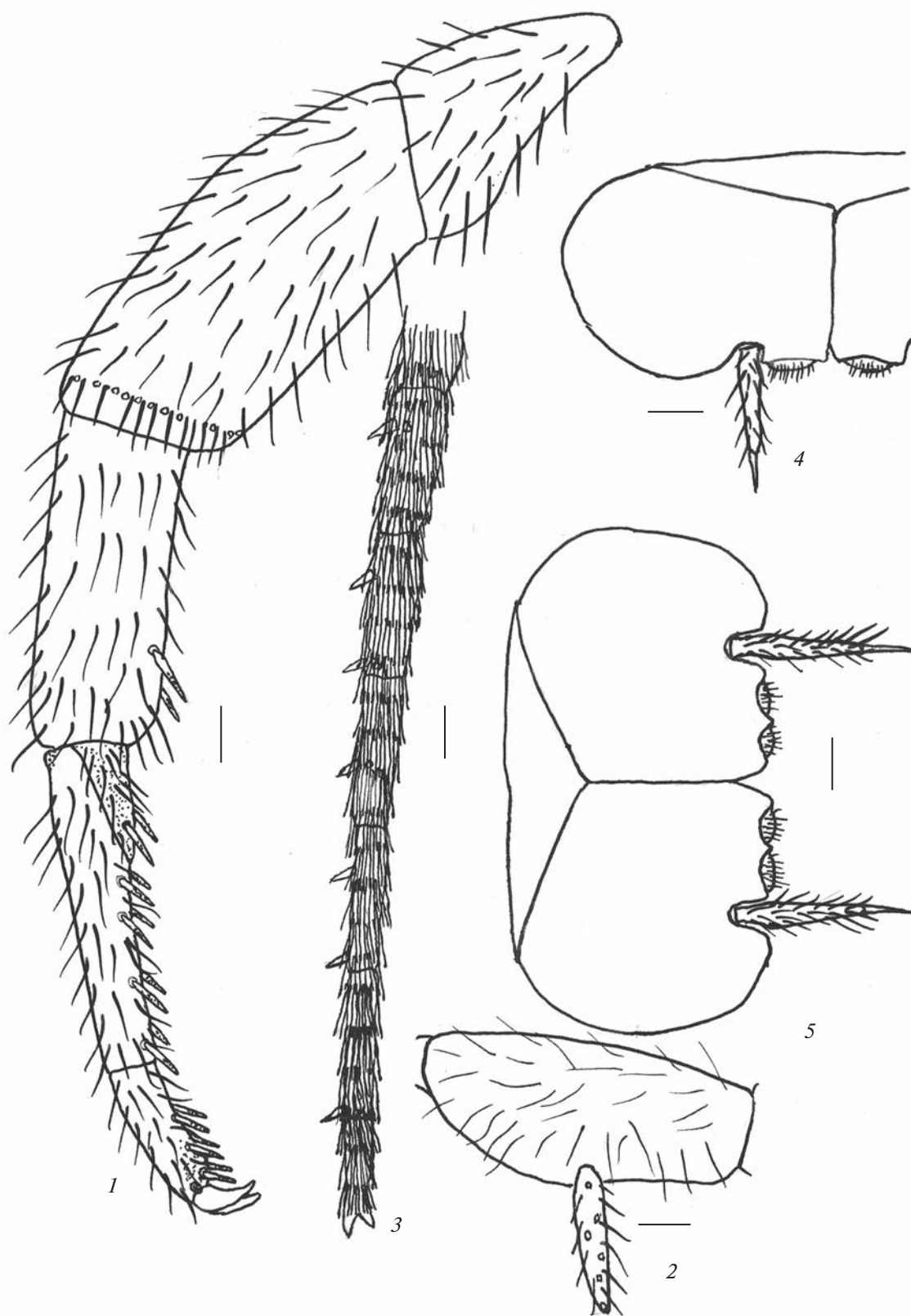


Рис. 2. *Ditrioniophthalmus ongudaensis* sp. n., самцы: 1 – часть передней ноги (лапка, голень, бедро и вертлуг); 2 – тазик задней ноги с грифельком; 3 – передняя часть боковой церки брюшка; 4 – стернит и кокситы I сегмента брюшка с грифельком и втяжными пузырьками; 5 – стернит и кокситы VI сегмента брюшка с грифельками и втяжными пузырьками (1–3 – голотип; 4, 5 – паратип). Масштаб 0.1 мм.

Таблица 2. Количество игловидных щетинок на ногах *Ditrigoniophthalmus ongudaensis* sp. n.

Сегмент		Пара ног					
		самца			самки		
		передняя	средняя	задняя	передняя	средняя	задняя
Членик лапки	1й	2	2–4	4	2	6	8
	2й	8	6–10	10–12	6	6	8–10
	3й	6	6–8	8	4–6	4	4–5
Голень		2	2–4	4	2	4	4–6
Бедро		0	0	0	0	1	1

Таблица 3. Соотношение длин брюшных стернитов, кокситов и грифельков (без апикальных игл) у *Ditrigoniophthalmus ongudaensis* sp. n.

Сегмент брюшка	Стернит/коксит		Грифелек/коксит		Апикальная игла/грифельк	
	самец	самка	самец	самка	самец	самка
I	0.20	0.17	0.50	0.41	0.32	0.31
II	0.28	0.27	0.61	0.54	0.33	0.38
III	0.32	0.30	0.63	0.55	0.33	0.38
IV	0.33	0.32	0.57	0.54	0.33	0.38
V	0.32	0.32	0.55	0.56	0.34	0.39
VI	0.32	0.32	0.55	0.61	0.34	0.40
VII	0.32	0.31	0.66	0.70	0.35	0.36
VIII	0.13	0.05	0.69	0.83	0.36	0.37
IX	–	–	0.67	0.74	0.28	0.29

тельными шипами. 2–16-й, или 3–17-й, или 4–16-й членики задних гонапофизов; 4–19-й или 5–20-й или 5–22-й членики передних гонапофизов также со сравнительно крупными и длинными боковыми щетинками, направленными в ту же сторону, что и копательные шипы. Базальная часть передних (19–20 члеников) и задних (10–12 члеников) гонапофизов без щетинок. Длина бесцветных конечных игл передних и задних гонапофизов примерно равна длине трех вершинных члеников, взятых вместе (рис. 3, 1, 2).

Генитальный аппарат самцов с параметрами на VIII и IX сегментах брюшка. Параметры VIII сегмента 7-, а IX – 5-члениковые. Параметры IX в 1.8 раза короче параметр VIII сегмента брюшка. Базальный членик пениса в 1.1 раза длиннее терминального (рис. 3, 3, 4). Параметры IX не доходят до переднего основания базального членика пениса на 0.7 его длины.

В обследованной популяции *D. ongudaensis* в середине лета преобладали взрослые особи, а на долю личинок 2-го и 3-го возрастов приходилось до 40% общей численности. Овариолы отдельных самок содержали 10–11 сравнительно крупных, готовых к откладке яиц оранжевого цвета, размером 1.45–1.62 × 0.75–0.82 мм. Тело

личинок 2-го возраста без чешуек, которые появляются у личинок 3-го возраста. Длина тела личинок 2-го возраста около 5.0 мм, 3-го возраста – 6.5 мм. Кокситы первого сегмента брюшка у личинок 2-го и 3-го возрастов с грифельками, характерными для щетинохвосток подсемейства *Ditrigoniophthalminae*.

Дифференциальный диагноз. Род *Ditrigoniophthalmus* Kaplin 1979 включает 8 известных видов: *D. oreophilus* Kaplin 1979, *D. altaicus* Kaplin 2000, *D. relictus* Kaplin 2000, *D. longisetosus* Kaplin 2002, *D. verae* Kaplin 2002, *D. gurkini* Kaplin 2004, *D. katunensis* Каплин 2004 и *D. ongudaensis* sp. n. При этом подавляющее их большинство, кроме типового вида из Приморского края, было описано на материалах с Алтая (Республика Алтай и юг Алтайского края). *Ditrigoniophthalmus ongudaensis* sp. n. отличается от всех ранее известных видов рода булавовидной формой сближенных парных глазков с отчетливо суженной удлинённой наружной частью. У всех прочих видов рода парные глазки удлинённо-треугольные с округлым внутренним краем. Остальные дифференцирующие признаки видов рода перечислены в табл. 4.

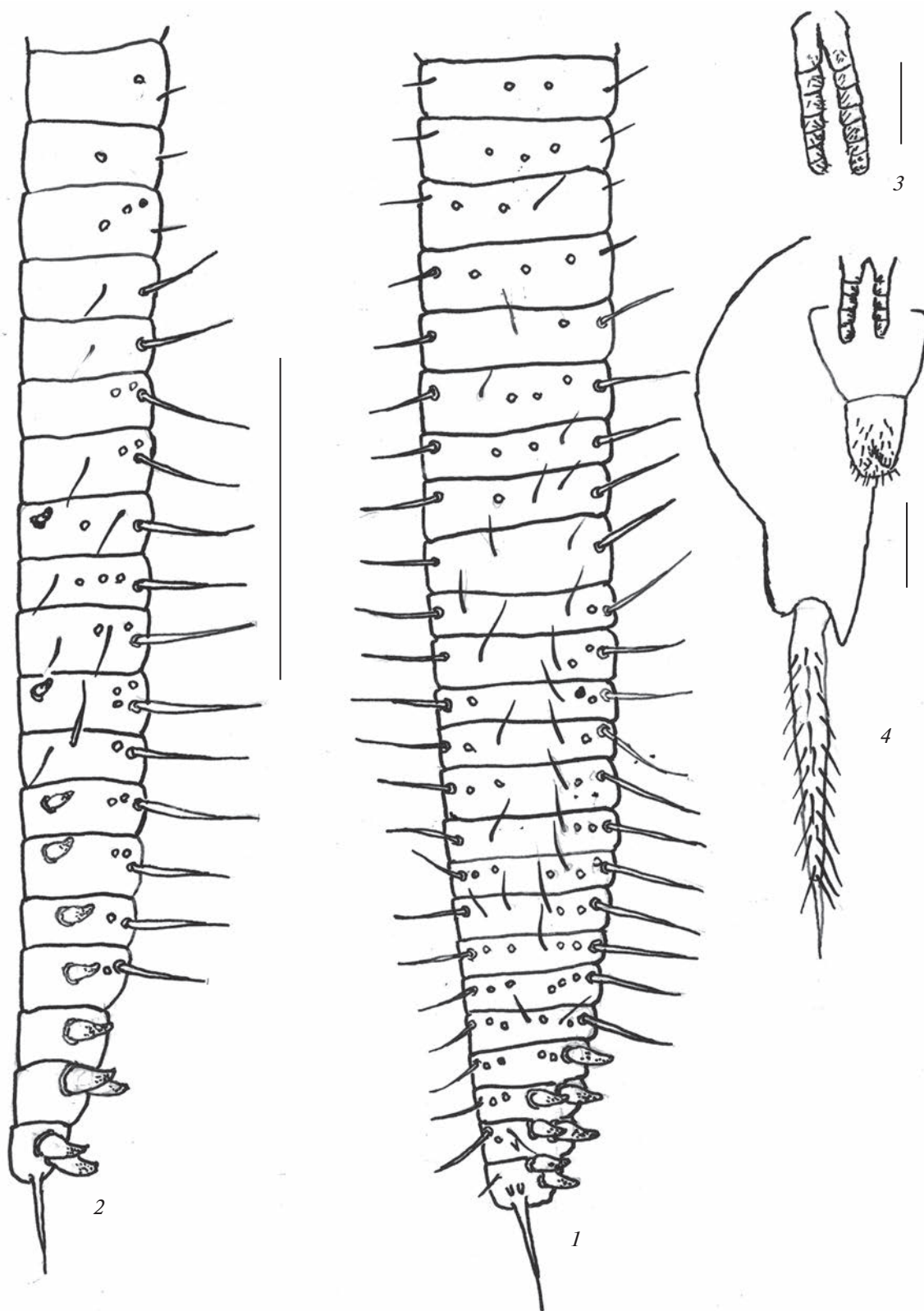


Рис. 3. *Ditrigniphthalmus ongudaensis* sp. n.: 1 – дистальная часть переднего гонапофиза яйцеклада; 2 – то же, задний гонапофиз; 3 – парамеры VIII; 4 – парамеры IX, пенис и коксит с грифельком IX сегмента брюшка (паратипы). Масштаб 0.1 мм.

Таблица 4. Диагностические признаки видов рода *Dirigoniophthalmus* (Каплин, 1979, 2000, 2002, 2004)

Вид	Морфологические признаки							Отношение длины базального членика пениса к длине терминального членика
	Форма парных глазков	Хетотаксия основного членика усиков самца	Отношение длины грифельков (без опорных шипов) к длине брюшных кокситов		IX			
			VIII Самец	VIII Самка	Самец	Самка		
<i>D. ongudaensis</i> sp. n.	Удлиненно-булавовидные с округлым внутренним боковым краем	Вентральная часть членика в терминальной и базальной части с густыми черными или темными щетинками, удлиненными в базальной части	0.69	0.83	0.67	0.74	1.68	
<i>D. oreophilus</i> (самка)		?	?	0.6–0.7	?	0.75–0.80	?	
<i>D. altaicus</i>		Густые черные щетинки в базальной части членика сравнительно короткие	0.86	0.95	0.81	0.86	1.34	
<i>D. relictus</i>		Основной членик усиков без специализированных черных щетинок	1.0	0.97	0.91	0.77	1.46	
<i>D. longisetosus</i>		Густые черные щетинки развиты лишь в терминальной части членика	0.71	0.84	0.56	0.64	1.40	
<i>D. verae</i>			0.67	1.03	0.65	0.75	1.36	
<i>D. gurkini</i>		Основной членик без специализированных черных щетинок	0.87	0.90	0.80	0.70	2.20	
<i>D. katunensis</i>			0.81	0.81	0.64	0.78	1.80	



Рис. 4. *Ditrigoniophthalmus ongudaensis* sp. n., общий вид.

Подсемейство Machilinae Grassi 1888

Род *Allopsontus* Silvestri 1911

Allopsontus altaicus Kaplin sp. n.

(рис. 4; 5, 1–7; 6, 1–3)

М а т е р и а л. Голотип, самец (в препаратах), Россия, Республика Алтай, Онгудайский р-н, окрестности пос. Онгудай, 50°44'51" с.ш., 86°08'25" в.д., склон южной экспозиции, горная степь, каменистая осыпь, 1000 м над ур. м., под камнями, 18.07.2022. Паратипы, 11 ♂♂, 9 ♀♀ (1 ♀ в препаратах), там же, 18.07.2022 (В.Г. Каплин).

О п и с а н и е. Длина тела самцов 9.4–9.9 мм, самок 10.8–12.2 мм, ширина тела самцов 2.4–2.7 мм, самок 3.1–3.3 мм; длина церок самцов 3.0–3.4 мм, самок 3.5–3.7 мм, длина сохранившейся части усиков у обоих полов до 6.5–8 мм. Длина усиков у

самцов составляет 0.8–0.9 длины тела, а у самок – 0.6–0.7. Отношение длины церок к длине тела самца 0.32–0.35, самки 0.30–0.33. Длина яйцеклада 2.3–2.5 мм, он выступает за вершины кокситов IX сегмента брюшка на 0.5–0.9 мм и немного не доходит до вершин грифельков данного сегмента. Общая окраска тела без учета чешуек желтоватая. Виски, лоб, участки головы перед глазами, вокруг глазков и оснований усиков, наличник, верхняя губа, ноги, верхняя и нижняя челюсти, первый–третий членики верхнечелюстных щупиков, усики, ноги самца и самки, тергиты груди и брюшка, VIII и IX стерниты брюшка с фиолетово-коричневым пигментом слабой и средней интенсивности, более интенсивным у самцов. Усики, челюстные щупики, лоб, наличник с темными чешуйками у самок и почти черными у самцов, грудные и брюшные тергиты с бурыми чешуйками, с шестью про-

Таблица 5. Отношения длины к ширине члеников ног у *Allopsontus altaicus* sp. n.

Сегменты	Пара ног					
	самца			самки		
	передняя	средняя	задняя	передняя	средняя	задняя
Лапка	5.35	5.07	6.12	4.50	4.38	5.06
Голень	1.63	2.00	3.25	1.75	1.91	2.78
Бедро	1.77	2.15	2.20	1.92	2.02	2.20

дольными неширокими, слабо выраженными полосками с почти черными чешуйками. Чешуйки на ногах по бокам и сверху темно-бурые, на грудных стернитах, брюшных стернитах и кокситах светло-бурые, на IX кокситах брюшка бурые. Чешуйки на теле самцов темнее, чем у самок. Сравнительно узкая поперечная полоска на затылке и боковые полоски вблизи глаз белые, без чешуек. Вершины церок с двумя апикальными шипами: одним сравнительно крупным и другим – коротким. Членики каудального филамента самца и самки с восемью рядами чешуек, членики церок с 4 рядами.

Церки самца и самки 14–15-члениковые. Наружная сторона члеников церок с одной–двумя утолщенными опорными щетинками. Цепочки вершинной части жгутиков самцов 5-, самок 7–8-члениковые (рис. 5, 1). Длина основного членика усика самца в 1.6–1.7, самки в 1.9–2.0 раза больше его ширины. Базальная часть основного членика усика самцов и самок в его основании с множеством темных, коротких и заостренных щетинок, зажимающих 0.20–0.25 длины этого членика у самки и 0.15–0.20 – у самца.

Глаза в спирте серые или голубовато-серые с отчетливым темно-коричневым крапом, что обусловлено сумеречной активностью особей, у самца и самки количество крапинок на одном глазу около 55–60. Общая ширина глаз самца 0.84–0.87 мм, самки 0.87–0.97 мм, длина, соответственно, 0.50–0.53 и 0.54–0.56 мм. Отношение длины одного глаза к ширине у самца и самки 1.15–1.25. Линия контакта глаз составляет 0.46–0.50 их длины. Парные глазки овальные, сублатеральные по отношению к глазам, у самцов и самок светло-коричневые, реже темно-коричневые с белым ободком. Отношение ширины глазка к его длине у самца 2.5–2.8, у самки 2.2–2.4. Расстояние между внутренними краями глазков у самца 0.56–0.57, самки 0.52–0.53, между их наружными краями, соответственно, 1.00–1.03 и 0.95–0.97 общей ширины глаз (рис. 5, 2).

Нижнечелюстные щупики 7-члениковые. Отношение длины седьмого членика к длине шестого у самца 0.75–0.76, у самки – 0.86–0.88. Четвертый членик короче пятого у самца в 1.53–1.55, у самки в 1.46–1.47 раза. Вентральная поверхность пятого–седьмого члеников щупиков самца с мно-

гочисленными специализированными щетинками, которые очень короткие, темные и прижатые. Вентральная поверхность его первого–четвертого члеников со средним количеством сравнительно длинных и тонких изогнутых щетинок, отсутствующих на щупиках самок. Дорсальная поверхность седьмого членика щупиков самца с 10–11, самки с 13–15, шестого, соответственно с 11–12 и 15–17, пятого – с 2 и 3 бесцветными зубовидными щетинками с затемненными вершинами (рис. 5, 3). Длина последнего членика нижнегубных щупиков у самцов в 2.6, у самок в 2.8–3.0 раза больше их ширины. Вершины третьего членика нижнегубных щупиков у обоих полов с 21–24 апикальными сенсорными конусами (рис. 5, 4). Режущий край мандибул у самцов и самок трехлопастной. Из них срединная лопасть слегка раздвоена на вершине (рис. 5, 5).

Отношения длины к ширине члеников ног приведены в табл. 5, наиболее расширены голени и бедра передних ног самки и особенно самца. Передние голени самца слегка изогнуты. Ноги у обоих полов без длинных волосовидных щетинок. Передние бедра самца с хорошо развитыми сенсорными полями, включающими примерно 95–100 сравнительно крупных розетковидных сенсилл. Длина сенсорного поля в 2 раза больше его ширины и составляет 0.51–0.56 длины бедра, а его ширина – 0.47–0.48 ширины бедра. Сенсорное поле не доходит до вершины бедра на 0.08–0.12 его длины, а до его основания – на 0.37–0.41 длины. Передние бедра самца с вентральным выступом, несущим около 50 игловидных и множество удлиненных изогнутых пигментированных щетинок (рис. 5, 6).

Передние, средние и задние лапки, голени и бедра ног самца и самки с вентральными игловидными пигментированными щетинками. Их количество и распределение показано в табл. 6 и на рис. 5, 6, 7. Грифельки имеются на тазиках средних и задних ног. Их длина у обоих полов 0.5–0.6 мм. Отношение длины грифельков к ширине средних и задних тазиков у самца около 1.6–1.7, у самки 1.5–1.6. Опорные шипы на вершинах грифельков ног у самца и самки отсутствуют.

Кокситы I–VII сегментов брюшка самца с 1 + 1 втяжными пузырьками; кокситы I, VI и VII сегментов брюшка самки также с 1 + 1 пузырьками, а кок-

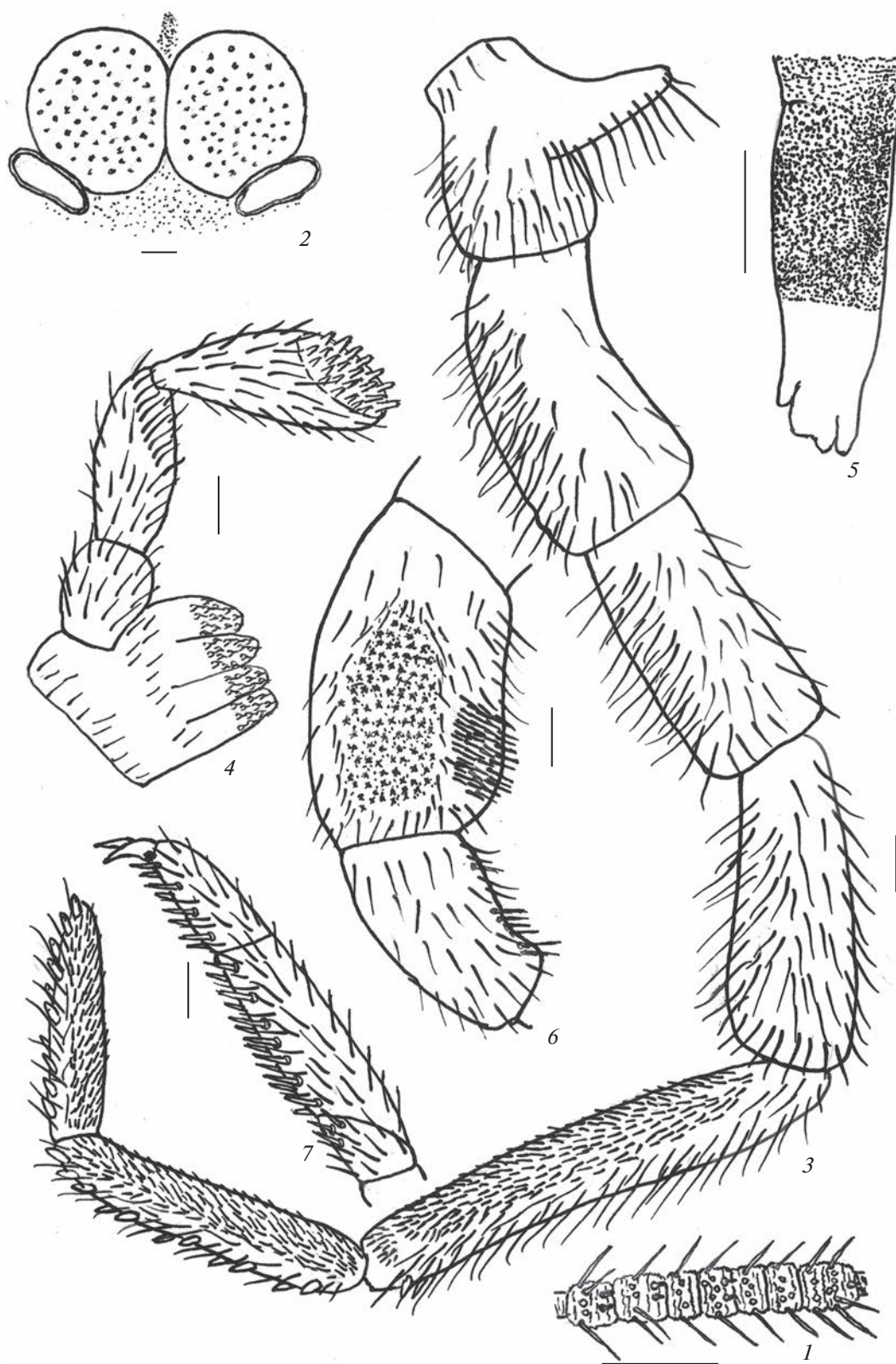


Рис. 5. *Allopsontus altaicus* sp. n.: 1 – цепочка дистальной части усика; 2 – глаза и парные глазки; 3 – нижнечелюстной щупик; 4 – нижнегубной щупик с частью нижней губы; 5 – дистальная часть верхней челюсти; 6 – бедро и голень передней ноги; 7 – лапка задней ноги (1, 5 – самка, паратип; 2, 3, 6, 7 – самец, голотип; 4 – самец, паратип). Масштаб 0.1 мм.

Таблица 6. Количество игловидных щетинок на ногах *Allopsontus altaicus* sp. n.

Сегменты		Пара ног					
		самца			самки		
		передняя	средняя	задняя	передняя	средняя	задняя
Членики лапки	1й	3	6–7	3–4	2	6	8
	2й	12–18	10	14	6	6	8–10
	3й	8	6–8	8	4–6	4	4–5
Голень		6–7	6	7–10	2	4	4–6
Бедро		Около 45–50	2–3	0–1	2	4	3

Таблица 7. Соотношение длин брюшных стернитов, кокситов и грифельков (без апикальных игл) у *Allopsontus altaicus* sp. n.

Сегмент брюшка	Стернит/коксит		Грифелек/коксит		Апикальная игла/грифелек	
	Самец	Самка	Самец	Самка	Самец	Самка
II	0.54	0.55	0.60	0.56	0.24	0.22
III	0.52	0.68	0.62	0.63	0.23	0.23
IV	0.49	0.63	0.61	0.60	0.23	0.24
V	0.49	0.63	0.58	0.55	0.24	0.26
VI	0.49	0.66	0.53	0.59	0.25	0.24
VII	0.43	0.39	0.53	0.63	0.26	0.23
VIII	0.36	–	0.75	1.00	0.19	0.18
IX	–	–	1.00	0.73	0.13	0.14

Таблица 8. Количество сублатеральных макрохет на брюшных тергитах и кокситах у *Allopsontus altaicus* sp. n.

Сегмент брюшка	Тергиты		Кокситы	
	Самец	Самка	Самец	Самка
I	0	0	0	0
II	0	0	0	0
III	2 + 2	3 + 4	0	0
IV	4 + 4	3 + 4	0	0 + 1
V	5 + 5	4 + 5	1 + 2	0 + 1
VI	4 + 4	5 + 5	1 + 2	0 + 1
VII	4 + 5	5 + 5	1 + 2	0 + 1
VIII	4 + 4	6 + 6	1 + 1	1 + 1
IX	4 + 7	4 + 6	0	0
X	1 + 2	2 + 2	–	–

ситы II–V сегментов – с 2 + 2 пузырьками. Стерниты II–VII сегментов брюшка развитые, тупоугольные. Их вершинный угол у самца на II–VI сегментах брюшка составляет 96–97, VII – около 120, VIII – 136 градусов; у самки – на II–V сегментах – 100–122, VI – около 110, VII – 128 градусов. Брюшных грифельков восемь пар на II–IX сегментах брюшка. Отношения длины стернитов и грифельков (без апикальных игл) к длине кокситов и длины апикальных игл к длине грифельков на сегментах

брюшка указаны в табл. 7. Тергиты I–II и кокситы I–III и IX сегментов брюшка самца и самки без макрохет, которые отсутствуют также на кокситах IV сегмента брюшка самца. Тергиты III–IX, а также кокситы IV–VIII сегментов брюшка самки и V–VIII – самца с сублатеральными макрохетами, количество которых указано в табл. 8.

Яйцеклад самки утолщенный, с копательными пигментированными шипами. Длина яйцеклада 2.3–2.5 мм, он выступает на 0.6–0.8 мм за верши-

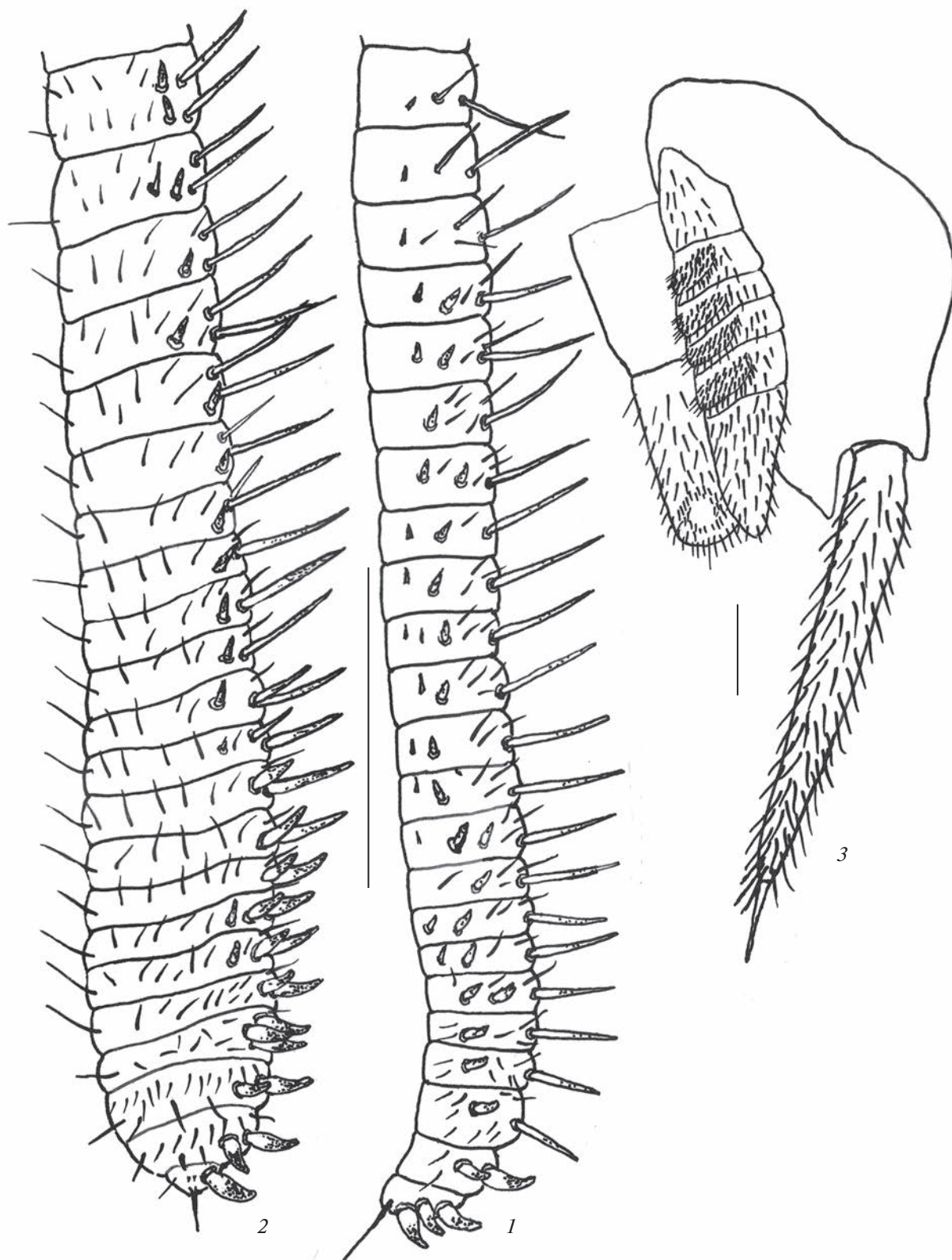


Рис. 6. *Allopsontus altaicus* sp. n.: 1 – дистальная часть заднего гонапофиза яйцеклада; 2 – то же, передний гонапофиз; 3 – парамер IX, пенис и коксит IX с грифельком (паратипы). Масштаб 0.1 мм.

Таблица 9. Диагностические признаки *Allopsontus altaicus* sp. n. и близких видов рода (Wygodzinsky, 1970; Каплин, 1993, 2002, 2015, 2019)

Морфологический признак		<i>A. altaicus</i> sp. n.	<i>A. lineatus</i>	<i>A. ciliatus</i>	<i>A. tekelensis</i>	<i>A. zinchenkoi</i>	
Отношение ширины парного глазка к его длине	Самец	2.5–2.8	1.9–2.1	2.0	1.6–1.8	1.7–1.8	
	Самка	2.2–2.4	1.6–1.7				
Отношение длины 5-го членика нижнечелюстных щупиков самца к длине его 4-го членика		1.5–1.6	1.3	1.5	?	1.2–1.3	
Отношение длины последнего членика нижнегубного щупика к его ширине	Самец	2.6	2.9	2.0	2.5	2.4	
	Самка	2.8–3.0	3.2	2.3	2.6	2.5	
Количество розетковидных сенсилл на передних бедрах самцов		~95–100	~60	~50	~90	~46–50	
Отношение длины грифельков (без учета конечных игл) к длине кокситов брюшка	VIII	Самец	0.75	0.94	0.80	0.98	1.05
		Самка	1.0	0.88	0.75	1.0	1.03
	IX	Самец	1.0	1.17	0.95	1.47	1.45
		Самка	0.73	0.85	0.70	0.87	1.13
Количество макрохет на кокситах IX сегмента брюшка		Нет	Нет	Нет	Нет	15–16 + 15–16	
Число члеников яйцеклада самки		31–32	20–23	20–22	36	18	
Число копательных шипов на передних гонапофизах		8	4	7	5	6	
Число копательных шипов на задних гонапофизах		25	10	9	5	3	

ны кокситов IX сегмента брюшка, не доходя до вершин их грифельков на 0.1–0.2 мм. Число члеников передних гонапофизов яйцеклада 31, задних – 31–32. Первый членик задних гонапофизов от вершины с 3, второй членик – с 2, третий – с 1–2, 4–5-й – с 1, 6-й – с 2, 7–24-й – с 1–2, 25-й – с 0–1 копательными шипами (рис. 6, 1). Первый членик передних гонапофизов с 1, второй членик – с 2, третий – с 2–3, четвертый – с 3, 5–7-й – с 2–3, 8–22-й – с 1–2 копательными шипами. 2–3 базальных членика передних гонапофизов и 3–4 базальных членика задних гонапофизов голые, без щетинок (рис. 6, 2). Длина бесцветных конечных игл передних гонапофизов примерно равна длине 1.5, задних гонапофизов – около 2.5 вершинных члеников, взятых вместе.

Генитальный аппарат самцов с параметрами на IX сегменте брюшка. Параметры 1 + 5-члениковые, слегка выступают за вершину пениса. Параметры доходят до вершин кокситов IX сегмента брюшка. Терминальный членик пениса в 1.2 раза длиннее базального (рис. 6, 3).

Дифференциальный диагноз. Новый вид *Allopsontus altaicus* sp. n. относится к подроду *Anisopsontus* Mendes 1990, включающему 8 описанных видов, самки которых имеют две пары втяжных пузырьков на II–V брюшных кокситах и укороченный, утолщенный яйцеклад с копательными шипами в дистальной части передних и задних гонапофизов, а у самцов развита только одна пара пузырьков на I–VII кокситах брюшка.

Среди них *A. altaicus* sp. n. наиболее близок к виду *A. ciliatus* (Wygodzinsky 1970), распространенному почти повсеместно в горах Монголии, Бурятии, в Тыве, Юго-Восточном Казахстане (Джунгарский Алатау), Киргизии (Кунгей Алатау) и в Таджикистане (Гиссарский хребет), а также к *A. tekelensis* Kaplin 2015 из Джунгарского Алатау, *A. lineatus* Kaplin 2002, обычному на Алтае в Чуйской степи, и *A. zinchenkoi* Kaplin 2019 из Таджикистана (Каплин, 2000, 2018). Вентральная поверхность пятого–седьмого члеников нижнечелюстных щупиков у самцов всех указанных видов покрыта многочисленными специализированными щетинками – короткими, темными и прижатыми; на нижнегубных щупиках таких щетинок нет. *Allopsontus altaicus* sp. n. отличается от всех вышеперечисленных видов числом члеников яйцеклада, а также количеством копательных шипов на передних и задних гонапофизах, степенью развития розетковидных сенсилл на передних бедрах самцов, относительной длиной грифельков на кокситах VIII и IX сегментов брюшка самцов и строением апикального членика нижнегубных щупиков самцов и самок (табл. 9).

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарен рецензенту за ценные замечания и предложения, которые способствовали улучшению статьи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

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

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет, что у него нет конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Статья не содержит никаких исследований с участием животных в экспериментах, выполненных автором.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Каплин В.Г.*, 1979. Новый род и новые виды щетинохвосток (Thysanura, Machilidae) щетинохвосток с Камчатки и из Приморского края. Труды Зоологического института АН СССР. Т. 88 // Медведев Г.С. (ред.). Новые виды насекомых Азиатской части СССР. Ленинград: Типография № 2 Ленуприздата. С. 3–9.
- Каплин В.Г.*, 1993. Щетинохвостки рода *Allopsontus* (Thysanura, Machilidae) мировой фауны // Зоологический журнал. Т. 72. № 3. С. 53–67. [*Kaplin V.G.*, 1993. Entomological Review. Vol. 72. № 7. P. 75–89.]
- Каплин В.Г.*, 2000. К фауне щетинохвосток семейства Machilidae (Thysanura) Алтая // Зоологический журнал. Т. 79. № 9. С. 1053–1060. [*Kaplin V.G.*, 2000. Entomological Review. Vol. 80. № 3. P. 359–366.]
- Каплин В.Г.*, 2002. Новые виды щетинохвосток семейства Machilidae (Thysanura) с Алтая // Зоологический журнал. Т. 81. № 2. С. 182–190. [*Kaplin V.G.*, 2002. Entomological Review. Vol. 82. № 2. P. 223–231.]
- Каплин В.Г.*, 2004. Новые данные по фауне щетинохвосток семейства Machilidae (Thysanura) с Алтая // Зоологический журнал. Т. 83. № 1. С. 33–39.
- Каплин В.Г.*, 2015. Новые виды щетинохвосток сем. Machilidae (Insecta, Microcoryphia) с Кавказа и из Юго-Восточного Казахстана // Энтомологическое обозрение. Т. 94. № 3. С. 660–683. [*Kaplin V.G.*, 2015. Entomological Review. Vol. 95. № 7. P. 897–917.]
- Каплин В.Г.*, 2018. Эколого-морфологическая структура щетинохвосток рода *Allopsontus* (Machilidae, Archaeognatha). Биологический вид в структурно-функциональной иерархии биосферы. Сборник материалов XV Международной научно-практической экологической конференции. 8–12 октября 2018 г. Белгород: ИД “Белгород” НИУ “БелГУ”. С. 54–57.
- Каплин В.Г.*, 2019. Новые виды щетинохвосток рода *Allopsontus* Silv. (Archaeognatha, Machilidae) с Кавказа и из Таджикистана // Зоологический журнал. Т. 98. № 1. С. 5–14. [*Kaplin V.G.*, 2019. Entomological Review. Vol. 95. № 7. P. 897–917.]
- Wygodzinsky P.*, 1970. Results of the zoological explorations of Dr. E. Kaszab in Mongolia. 202, Thysanura and Microcoryphia (Insecta) // American Museum novitates. № 2401. P. 1–25.

TWO NEW SPECIES OF BRISTLETAILS OF THE FAMILY MACHILIDAE (MICROCORYPHIA) FROM THE ALTAI MOUNTAINS

V. G. Kaplin*

All-Russia Institute of Plant Protection, Saint Petersburg, sh. Podbelskogo, 3, Pushkin, 196608 Russia

*e-mail: ctenolepisma@mail.ru

Two new species of the bristletail family Machilidae are described: *Ditrigoniophthalmus ongudaensis* sp. n. and *Allopsontus altaicus* sp. n. The former, *D. ongudaensis* sp. n., differs from the known species of the genus *Ditrigoniophthalmus* Kaplin 1979 by the club-shaped paired ocelli, the relative lengths of the abdominal styli and urocoxites VIII and IX, and the basal and terminal portions of the penis in the male. *Allopsontus altaicus* sp. n. belongs to the subgenus *Anisopsontus* Mendes 1990 and is especially similar to the following four consubgenera: *A. ciliatus* (Wygodzinsky 1970), *A. tekelensis* Kaplin 2015, *A. lineatus* Kaplin 2002 and *A. zinchenko* Kaplin 2019. Yet, *A. altaicus* sp. n. differs in the number of articles of the ovipositor, the number of digging spines on its anterior and posterior gonapophyses, the number of rosette-shaped sensilla on the anterior femora of the male, the width to length ratios of paired ocelli in both sexes, the length to width ratios of the last article of the labial palps.

Keywords: *Ditrigoniophthalmus*, *Allopsontus* s. str., taxonomy, morphology, daily activity

УДК 595.762.16

ПЕРВЫЕ ДАННЫЕ О ЖУКАХ-ПЛАВУНЦАХ (COLEOPTERA, DYTISCIDAE) ПРИМОРСКОЙ ТУНДРЫ ЮГОРСКОГО ПОЛУОСТРОВА

© 2023 г. М. С. Бизин^{а, *}, А. А. Прокин^{б, с, **}, Б. Д. Ефейкин^а

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

^бИнститут биологии внутренних вод имени И.Д. Папанова РАН,
Ярославская обл., Борок, 152742 Россия

^сВоронежский государственный университет, Воронеж, 394018 Россия

*e-mail: microtus@list.ru

**e-mail: prokina@mail.ru

Поступила в редакцию 16.05.2022 г.

После доработки 26.01.2023 г.

Принята к публикации 27.01.2023 г.

В июле 2018 г. проведены учеты водных жуков в окрестностях поселка Амдерма (побережье Карского моря, северная часть Югорского п-ова) с помощью вороночных ловушек. Обнаружены 15 видов Dytiscidae из 7 родов. Самые богатые в видовом отношении – роды *Agabus* и *Hydroporus*. *Dytiscus lapponicus* обнаружен в наиболее северной точке ареала; для *Hydroporus* cf. *fuscipennis* и *Agabus pallens* это самые северные находки в Палеарктике. Экземпляры *Dytiscus lapponicus* отличаются от типичных сильно затемненными головой, переднеспинкой и щитком. В структуре фауны преобладают голарктические элементы (80%). Видовой состав плавунцов более сходен с самыми северными материковыми фаунами (Паханчская губа, Карская тундра, Пэмал) и фаунами островов Вайгач и Долгий, чем с более южными районами (п-ов Канин, Болванская губа, район пос. Антипаюта, Гыданский п-ов). Среди изученных местообитаний термокарстовые озера отличаются максимальными показателями разнообразия и обилия (до 14 видов, динамическая плотность до 1150 экз./100 ловушко-суток). На маршах обнаружено только 2–3 вида плавунцов с минимальной динамической плотностью (1.8–0.6 экз./100 л-с).

Ключевые слова: плавунцы, фауна, зоогеография, динамическая плотность, Арктика

DOI: 10.31857/S0044513423050045, **EDN:** RLGQUP

Плавунцы (Coleoptera, Dytiscidae) входят в число семейств, определяющих облик колеоптерофаун высоких широт (Chernov, Makarova, 2008; Чернов и др., 2014). Благодаря способности к развитию в условиях низких летних температур они широко представлены в водоемах тундровой зоны, где демонстрируют относительно высокое разнообразие и обилие по сравнению с другими семействами жесткокрылых.

В последние годы опубликовано большое число работ, содержащих сведения о разнообразии массовых групп членистоногих европейского Северо-Востока (Зубрий, Филиппов, 2015; Marusik et al., 2016; Vabenko et al., 2017; Tanasevitch, Khruleva, 2017; Зубрий, 2018; Макарова и др., 2019; Рожнов и др., 2019; Nekhaeva, 2020). Инвентаризация фауны плавунцов европейских тундр далека от завершения, однако опубликованные сведения дают представление о структуре их локальных фаун, в частности п-ова Канин (Porpius, 1910), Республики Коми (Rogovtsova, 2001; Рогов-

цова, Петров, 2004), Большеземельской тундры и островов Печорского моря (Prokin et al., 2017). В ряде работ приводятся списки водных жуков из водоемов Полярного Урала и Карской тундры (Зайцев, 1953), Ямала (Андреева, Петров, 2004, 2007; Петров, 2004; Prokin et al., 2008) и Гыдана (Makarov et al., 2018; Прокин и др., 2019), Новой Земли (Bespalaya et al., 2021) или же содержатся указания на находки отдельных видов (Степанов, 2008, 2017; Палатов, Чертопруд, 2012).

Югорский п-ов – обширный регион, где водных жесткокрылых не изучали вплоть до настоящего времени. В пределах материковой Европы это единственный район, где тундровые ландшафты представлены широкой полосой (Чернов, 1980), а климатические условия наиболее суровы (Александрова, 1977). Характерно сочетание значительной расчлененности рельефа и сильной обводненности территории, что обеспечивает обилие и разнообразие водных объектов (Ребристая, 1977).

Цель настоящей работы – анализ фауны и характеристика структуры населения жуков-плавунцов, обитающих в типичных водоемах береговой тундры в окрестностях поселка Амдерма (Югорский п-ов).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Географическая характеристика района исследования

Амдерма (Заполярный р-н, Ненецкий автономный округ; 69°45' с.ш., 61°40' в.д.) расположена на холмисто-западинной приморской равнине (побережье Карского моря) на северной оконечности Югорского п-ова, восточнее пролива Югорский Шар. Климат региона арктический и находится под сильным влиянием моря. Средняя температура самого холодного месяца (февраль): –19°С, а самого теплого (август): +7°С. В течение года выпадает порядка 435 мм осадков (данные метеостанции “Амдерма”). За счет чередования атлантических и арктических воздушных масс характерны частая перемена погоды и постоянный ветер (средняя годовая скорость 8 м/с).

На водораздельной поверхности развиты ивняково-моховые тундры. Регион, как и вся северная часть Югорского п-ова, расположен в подзоне типичных тундр (Чернов, 1980; Матвеева, 1998).

Участок, на котором проводили исследования, ограничен с запада р. Амдерма, с востока – р. Первая Песчаная. Расстояние между крайними точками сбора материала 6–7 км. В XX веке эта территория подвергалась интенсивному хозяйственному освоению. До сих пор в окрестностях поселка много разрушенных хозяйственных построек и металлического лома, встречаются лужи топлива.

Сбор и обработка материала

Материал собран 7–16 июля 2018 г. М.С. Бизиним и Б.Д. Ефейкиным. Для сбора плавунцов применяли вороночные ловушки, изготовленные из пластиковых бутылок объемом 1.5–2 л (Голуб и др., 2021). В качестве приманки использовали гниющие рыбные и мясные остатки. При расстановке линий ловушек старались охватить учетами основные типы водных объектов: малые временные водоемы, термокарстовые озера, а также небольшие водотоки (табл. 1, рис. 1).

В работу включены данные учетов почвенными ловушками на приморском марше на берегу лагуны р. Первая Песчаная (табл. 1). Это выположенная заболоченная равнина с разветвленной сетью протоков и многочисленными мелкими лужами и озерами, покрытая галофитной растительностью. Жуки-плавунцы отмечены в сборах из двух маршевых местообитаний – зоны с преоб-

ладанием осоки обертковидной (*Carex subspathacea*; МI) и зоны (МII), занятой сообществом с доминированием родиолы розовой (*Rhodiola rosea*) и овсяницы (*Festuca* sp.). В каждой зоне размещали линию из 15 ловушек (пластиковые стаканчики диаметром 65 мм, заполненные на треть водой).

Как водные, так и почвенные ловушки проверяли один раз в 2–3 дня. Жуков помещали в пластиковые банки с 75% раствором этанола, затем раскладывали на ватные матрасики. Отработано 160 (водные ловушки) и 330 (почвенные) ловушко-суток, общий объем материала имаго 921 экз. Жуки были смонтированы на энтомологические булавки, весь материал в настоящее время хранится в коллекции Института биологии внутренних вод РАН (пос. Борок).

Тотальные фотографии имаго сделаны с помощью камеры Canon EOS 4000D с макрообъективом Laowa 2.5 mm F 2.8 Ultra-Macro 2.5–5.0X, фото гениталий и деталей строения выполнены с использованием стереомикроскопа Leica M165C на цифровую микроскопную камеру Leica MC170 HD (12 МПс). Обработка и стекинг фотографий проведены в программах Sketchbook и Helicon Focus 7.7.4.

Анализ данных

Таксономия и общие сведения о распространении видов приводятся в соответствии с “Палеарктическим каталогом жесткокрылых” (Hájek, 2017). Для типизации ареалов использована классификация А.Ф. Емельянова (1974).

При сравнении сходства фаун отдельных тундровых районов частично использовали данные Зайцева (1953) по Карской тундре и Пэмалу (участок предгорной тундры от г. Константинов Камень до побережья Карского моря), а также данные Андреевой и Петрова (2004, 2007) из южной части п-ова Ямал и Полярного Урала (объединенный список). Сведения из точек, расположенных южнее, не рассматривали. Фауна плавунцов районов на границе тундровой зоны и лесотундры дополнительно обогащена рядом видов, проникающих сюда из тайги, и уже очень сильно отличается от собственно тундровой (Чернов и др., 2014).

Для выделения видов, отличающихся повышенным обилием в отдельных изученных местообитаниях, использовали коэффициент относительной приуроченности F_{ij} (Песенко, 1982).

РЕЗУЛЬТАТЫ

В окрестностях пос. Амдерма обнаружены 15 видов семейства Dytiscidae (табл. 2), представителей других семейств водных жуков в сборах водными и почвенными ловушками не выявлено. Наи-

Таблица 1. Характеристика обследованных местообитаний на участке прибрежной тундры в окрестностях пос. Амдерма (север Югорского п-ова, июль 2018 г.)*

Местообитание	Координаты	Число ловушек в биотопе (в скобках число ловушко-суток)	Краткая характеристика
Пересыхающие водоемы			
Крупный временный водоем	69°45'25.1" с.ш. 61°41'05.8" в.д.	2 (20)	Бочажина на пологом склоне, площадь 136 м ² , глубина до 0.7 м. На дне мох, развиты бактериальные маты ржавого цвета. В течение периода учетов сильно подсыхал
Лужа	69°45'24.2" с.ш. 61°41'50.6" в.д.	2 (20)	В колее на обочине дороги. Площадь 12 м ² , глубина до 0.3 м. На дне ил, скопления нитчатых водорослей. По берегам заросли осок. В течение времени учетов подсыхала
Наскальная ванна	69°44'39.4" с.ш. 61°42'33.4" в.д.	2 (20)	Небольшое (8 м ²) углубление на поверхности останца, который возвышается над окружающим ландшафтом на 3–4 м. Дно покрыто толстым слоем мха. Глубина 0.2–0.25 м
Термокарстовые озера			
Крупное	69°44'51.5" с.ш. 61°42'33.4" в.д.	5 (50)	Площадь водного зеркала около 0.1 км ² . Ловушки стояли в линию у берега, между осоковыми кочками. Глубина в месте постановки 0.2–0.3 м. Дно суглинистое, берега торфяные. В первые дни учетов сохранялись забереги
Среднее	69°44'34.5" с.ш. 61°42'55.9" в.д.	3 (30)	Площадь ~0.02 км ² . Берега торфяные, с осоковыми кочками, зарослями лютика (<i>Ranunculus pallasii</i>) и сабельника (<i>Comarum palustre</i>) в прибрежной зоне. Глубина в месте постановки ловушек 0.15–0.2 м. Дно покрыто растительными остатками
Малое	69°44'51.8" с.ш. 61°48'52.5" в.д.	2 (20)	Площадь около 7 м ² . Озеро расположено в глубокой западине между увалами в 100–150 м от берега моря. На дне мох и скопления нитчатых водорослей. Первую половину времени учетов на озере сохранялся частичный ледовый покров. Глубина в месте постановки ловушек 0.2–0.3 м
Приморский марш р. Первая Песчаная			
МІ	69°43'41.6" с.ш. 61°51'55.5" в.д.	15 (165)	Марш низкого уровня. Растительный покров представлен монодоминантным сообществом с преобладанием осоки (<i>Carex subspataceae</i>). Два раза в сутки поверхность почвы обводняется приливами
МІІ	69°43'41.6" с.ш. 61°51'55.5" в.д.	15 (165)	Следующая зона марша, занятая растительной ассоциацией с преобладанием овсяницы (<i>Festuca</i> sp.) и родиолы (<i>Rhodiola rosea</i>) у подножия склона долины реки. Подтопляется приливными водами во время сизигия и штормов

Примечания. *Помимо перечисленных в таблице местообитаний был обследован небольшой приток р. Амдерма. Глубина водотока около 0.2 м (с бочагами глубиной до 40 см). Дно галечное, камни покрыты нитчатыми водорослями, течение быстрое. Водные жуки не обнаружены.

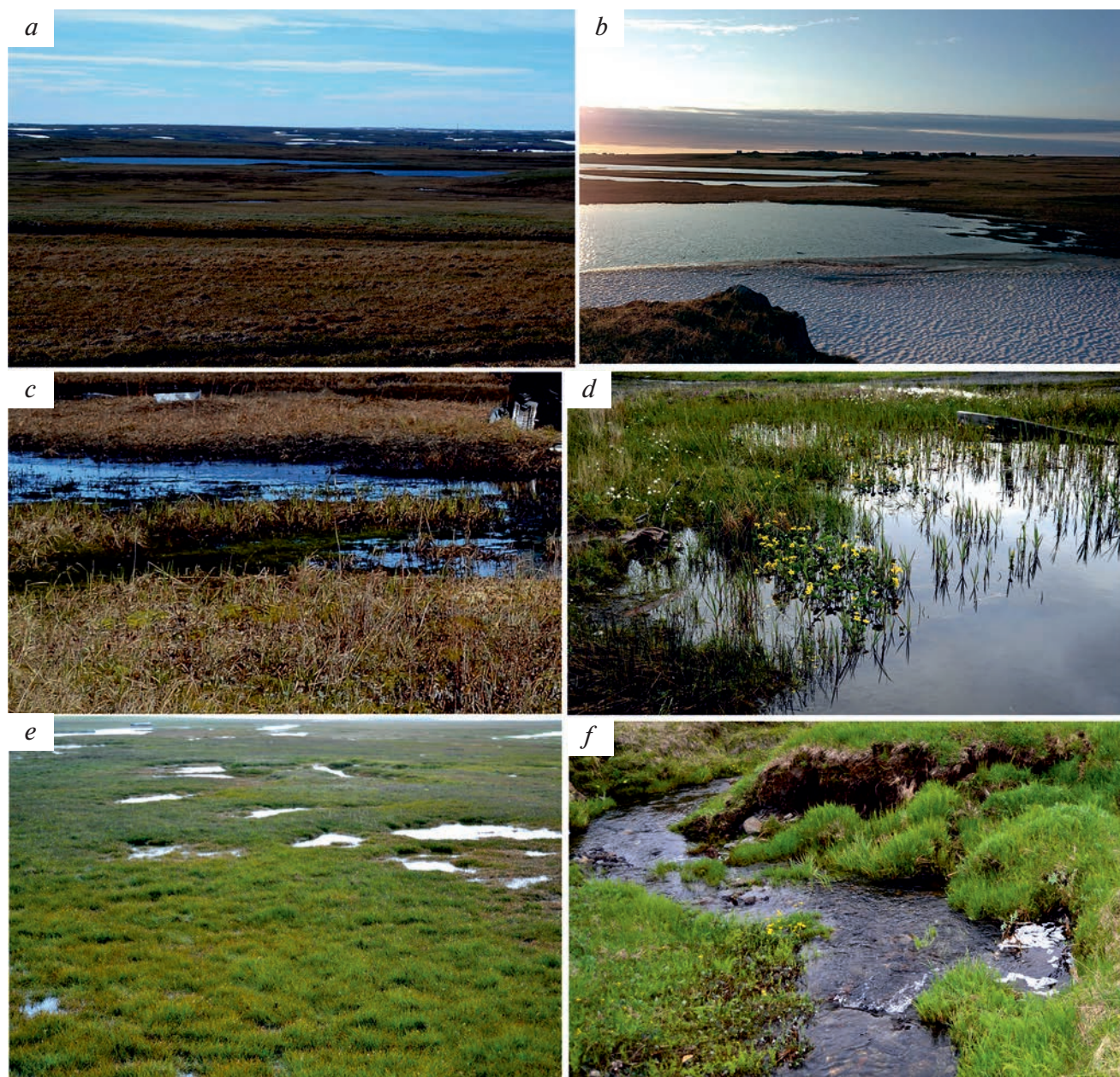


Рис. 1. Примеры обследованных местообитаний в окрестностях пос. Амдерма (север Югорского п-ова, июль 2018 г.): *a* – общий вид югорской тундры (на заднем плане на склонах холмов и в западинах лежат снежки); *b* – общий вид термокарстовых озер (на переднем плане видны не растаявшие забереги); *c* – крупный временный водоем; *d* – лужа на обочине дороги; *e* – приморский марш, зона *Carex subspatatae* (MI); *f* – небольшая речка, приток р. Амдерма.

большим числом видов отличаются роды *Agabus* (7 видов) и *Hydroporus* (3 вида). Остальные представлены единичными видами (*Hygrotus novemlineatus*, *Ilybius angustior*, *Colymbetes dolabratus*, *Rhantus suturellus*, *Dytiscus lapponicus*).

Все виды в долготном отношении обладают широкими ареалами. Большинство из них (12, 80%) принадлежат к голарктической группе (табл. 2); встречены два западнопалеарктических вида (*Agabus*

serricornis, *A. sturmi*), распространение которых на восток ограничено Восточной Сибирью, и один суператлантический вид (*Dytiscus lapponicus*), также не выходящий за пределы Западной Палеарктики. По широтной составляющей ареалов наиболее обычны аркто-бореальные и аркто-борео-монтанные виды (по 5, 33%). К аркто-температным видам, распространенным на юг до суббореального пояса, относятся 3 вида, к аркто-монтанным и арктическим – по одному (табл. 2).

Таблица 2. Таксономический состав, типы ареалов и динамическая плотность населения плавунцов (экз./100 ловушко-суток) в различных местообитаниях в окрестностях пос. Амдерма (север Югорского п-ова, июль 2018 г.)

Вид	Тип ареала	Обследованные местообитания											
		Временные водоемы			Термокарстовые озера			Приморские марши					
		крупный	лужа	накальная ванна	крупное	среднее	малое	М1	МП				
<i>Nygrotus novemlineatus</i> ¹ (Stephens 1829)	Г, А-Б	–	–	–	30.0 (2.6)	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Hydrogorus lapponum</i> ² (Gyllenhal 1808)	Г, А-Б	–	–	–	60.0 (5)	16.7 (3)	–	–	–	–	–	–	–
<i>H. morio</i> Aube 1838	Г, А-Б-М	5.0 (20)	–	10.0 (3.1)	32.0 (3)	53.3 (9.4)	–	–	–	–	–	–	–
<i>H. cf. fuscipennis</i> Schaum 1868	Г, А-Т	–	–	–	8.0 (0.7)	–	5.0 (2.3)	1.8 (50)	–	–	–	–	–
<i>Agabus adpressus</i> Aube 1837	Г, А-Б-М	–	–	5.0 (1.6)	16.0 (1.4)	3.3 (0.6)	–	–	–	–	–	–	–
<i>A. a. arcticus</i> ³ (Paykull 1798)	Г, А-Б	–	–	–	502.0 (44)	116.7 (20.6)	10.0 (4.5)	–	–	–	–	–	0.6 (33)
<i>A. moestus</i> (Curtis 1835)	Г, А	–	5.0 (9.3)	–	2.0 (0.2)	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>A. pallens</i> Poppius 1905	Г, А-Б-М	–	–	–	–	–	5.0 (2.3)	–	–	–	–	–	–
<i>A. serricornis</i> (Paykull 1799)	З, А-Б	–	–	–	148.0 (13)	20.0 (3.5)	5.0 (2.3)	–	–	–	–	–	0.6 (33)
<i>A. sturmi</i> (Gyllenhaal 1808)	З, А-Т	–	–	–	2.0 (0.2)	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>A. thomsoni</i> (J. Sahlberg 1871)	Г, А-Б	10.0 (40)	95.0 (35)	150.0 (47)	176.0 (15)	150.0 (26.4)	145.0 (66)	–	–	–	–	–	–
<i>Hybius angustior</i> (Gyllenhal 1808)	Г, А-Б-М	10.0 (40)	165.0 (81)	145.0 (45.3)	144.0 (13)	163.3 (28.8)	30.0 (13.6)	1.8 (50)	–	–	–	–	0.6 (33)
<i>Colymbetes dolabratus</i> (Paykull 1798)	Г, А-М	–	5.0 (1.8)	5.0 (1.6)	26.0 (2)	33.3 (5.9)	15.0 (6.8)	–	–	–	–	–	–
<i>Rhantus suturellus</i> (MacLeay 1825)	Г, А-Т	–	–	5.0 (1.6)	2.0 (0.2)	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Dytiscus lapponicus</i> Gyllenhal 1808	С, А-Б-М	–	–	–	2.0 (0.2)	10.0 (1.8)	5.0 (2.3)	–	–	–	–	–	–
Число видов (экземпляров)		3 (5)	4 (54)	6 (64)	14 (575)	9 (170)	8 (44)	2 (6)	3 (3)				
Всего экз./100 ловушко-суток		25.0	270.0	320.0	1150.0	566.7	220.0	3.6	1.8				

Примечания. ¹ – в Восточной Палеарктике вид известен лишь из Магаданской обл., ареал имеет обширную дизъюнкцию в Сибири, ² – ареал имеет дизъюнкцию на Дальнем Востоке, ³ – в Восточной Палеарктике представлен подвидом *A. arcticus alpinus* (Motschulsky 1860). **Характеристики ареала:** Г – голарктический, З – западнопалеарктический, С – суператлантический, А – арктический, А-Б – аркто-бореальный, А-Б-М – аркто-борео-монганный, А-М – аркто-монганный, А-Т – аркто-температный (аркто-суббореальный). В скобках дана доля (%) конкретного вида от общей плотности населения плавунцов в водном объекте. Прочерк – вид не обнаружен в данном местообитании.

Биотопическое распределение неоднородно. Временные водоемы населяют 3–6 видов плавунцов, в то время как в термокарстовых озерах обитают не менее 8–14. В материалах учетов почвенными ловушками на приморских маршах отмечены 4 представителя семейства (табл. 2). К числу наиболее обычных принадлежат *Ilybius angustior* (населяет все изученные местообитания), *Agabus thomsoni* (населяет все водоемы, отсутствует в сборах с маршей) и *Colymbetes dolabratus* (населяет все водоемы, кроме крупного временного; не обнаружен на маршах).

Максимальная динамическая плотность населения плавунцов зафиксирована в крупном термокарстовом озере (1150 экз./100 ловушко-суток), а минимальная – в крупном временном водоеме (25 экз./100 л-с) и на маршах (1.8–3.6 экз./100 л-с). В прочих местообитаниях этот показатель варьировал в пределах 220–567 экз./100 л-с (табл. 2).

ОБСУЖДЕНИЕ

Характеристика фауны

По своему объему фауна обследованного участка приморской тундры севера Югорского п-ова занимает промежуточное положение среди прочих изученных районов Северо-Востока Европы и Западной Сибири. В более южных районах п-ова Канин и Большеземельской тундры отмечены 15–24 видов (Porpius, 1910; Prokin et al., 2017), а с Южного Ямала и Пэмала, где проводились тщательные сборы, известны 25–32 вида (Зайцев, 1953; Андреева, Петров, 2004). В субарктической тундре в окрестностях пос. Антипаюта на Гыданском п-ове обнаружены 14 видов Dytiscidae (Прокин и др., 2019). В то же время на о-ве Вайгач и Новой Земле обитают 9 видов плавунцов, а на более монотонном в ландшафтном отношении небольшом о-ве Шокальского (Карское море) отмечены всего 3 вида (Макаров et al., 2018).

Преобладают роды *Hydroporus* и *Agabus*, которые обычны в арктических ландшафтах и составляют здесь основу фауны (Зайцев, 1953; Чернов и др., 2014). Доля голарктических элементов в фауне плавунцов окрестностей Амдермы заметно выше (80%), чем в лежащих южнее районах Большеземельской тундры (57%), Южного Ямала (Байдарацкая губа, 60%) и среднего Гыдана (57%), но ниже, чем в фауне о-ва Вайгач (88%). Указанные величины согласуются с установленной схемой широтных изменений ареалогической структуры фауны плавунцов в Палеарктике: к северу возрастает доля голарктических видов, которые в равнинной части ареалов не выходят в суббореальный пояс (Danks, 1981; Abellán, Ribera, 2011). Считается, что преобладание голарктов в тундрах свидетельствует о формировании зональной фауны плавунцов как единой для Голарктики, до раз-

деления Евразии и Северной Америки Беринговым проливом (Петров, 2004), а также отражает ведущую роль стагнофильных элементов в составе фауны, которые обладают относительно более широкими ареалами, по сравнению с реофилами (Ribera, 2008).

В наших сборах отсутствуют виды с преимущественно “сибирским” распространением, доля которых может быть существенной в составе локальных фаун других фоновых групп членистоногих в тундрах европейского Северо-Востока и севера Западной Сибири (Babenko et al., 2017; Tanasevitch, Khruleva, 2017). Эта черта уже отмечалась при анализе колеоптерофауны Большеземельской тундры, где среди плавунцов указан лишь один “сибирский” вид – *Agabus luteaster* (Prokin et al., 2017; Макарова и др., 2019; Рожнов и др., 2019). Доля криофильных видов – наиболее специализированного компонента фауны – также невелика: к ним могут быть отнесены *Agabus moestus* (арктический) и *Colymbetes dolabratus* (аркто-монтанный).

Рассматриваемая фауна по своему таксономическому составу наиболее сходна с локальными фаунами островов Печорского моря (о-в Долгий – 55%; Вайгач – 41%; коэффициент Жаккара) и побережья Паханческой губы (43%) (Prokin et al., 2017), а также с районами Карской тундры и Пэмала (44%) (Зайцев, 1953). При этом сходство регионов, лежащих южнее в пределах подзоны кустарниковых тундр (п-ов Канин, Болванская губа Печорского моря, район пос. Антипаюта в средней части Гыданского п-ова), существенно ниже: 26–28% (Porpius, 1910; Prokin et al., 2017; Прокин и др., 2019).

Интересные находки отдельных видов

Для трех видов (*Hydroporus* cf. *fuscipennis*, *Agabus pallens*, *Dytiscus lapponicus*) находки в окрестностях Амдермы можно считать наиболее северными в Палеарктике. Они не известны с Новой Земли, островов Вайгач и Шокальского, все находки в материковой части Евразии сделаны южнее. *Agabus adpressus* известен примерно с той же широты на о-ве Долгий (Prokin et al., 2017). В Непарктике наиболее северные обнаружения видов *H.* cf. *fuscipennis*, *A. pallens* и *A. adpressus* сделаны на Аляске, где первых два вида указаны до $\approx 69.5^\circ$ с.ш., а последний вид – до $\approx 70^\circ$ с.ш. (Larson et al., 2000).

Большинство экземпляров (4 из 5) *Dytiscus lapponicus* из наших сборов имели нетипичную окраску головы, переднеспинки и щитка (рис. 2). Редукция черной окраски лба и темени не выражена, щиток не желтый. Светлая кайма, сравнимая по длине с темным пятном середины переднеспинки, такая же широкая по бокам, характерна для типичных представителей вида (Зайцев,

Таблица 3. Биотопическая приуроченность (*Fij*) видов плавунцов

Вид	Крупный временный водоем	Лужа	Наскальная ванна	Озера		
				крупное	среднее	малое
<i>Hygrotus novemlineatus</i>	—	—	—	1	—	—
<i>Hydroporus lapponum</i>	—	—	—	0.63	—	—
<i>Hydroporus morio</i>	0.68	—	—	—	0.60	—
<i>Hydroporus cf. fuscipennis</i>	—	—	—	0.32	—	0.73
<i>Agabus adpressus</i>	—	—	0.29	0.40	—	—
<i>Agabus a. arcticus</i>	—	—	—	0.66	—	—
<i>Agabus moestus</i>	—	0.95	—	—	—	—
<i>Agabus pallens</i>	—	—	—	—	—	1
<i>Agabus serricornis</i>	—	—	—	0.76	—	—
<i>Agabus sturmii</i>	—	—	—	1	—	—
<i>Agabus thomsoni</i>	0.17	—	0.29	—	—	0.45
<i>Ilybius angustior</i>	0.22	—	0.33	—	0.07	—
<i>Colymbetes dolabratus</i>	—	—	—	—	0.16	0.39
<i>Rhantus suturellus</i>	—	—	0.89	—	—	—
<i>Dytiscus lapponicus</i>	—	—	—	—	0.66	0.63

Примечания. Показаны только положительные значения, маршевые биотопы не включены. *Fij* – коэффициент относительной приуроченности Песенко.

1953а). Кайма была выражена у единственной самки (рис. 2), остальные особи отличались затемненной переднеспинкой. В то же время форма отростков заднегруди и признаки гениталий самцов соответствовали признакам *D. lapponicus* согласно последней ревизии рода (Roughley, 1990). Сходные особенности окраски ранее уже отмечались в региональных популяциях *D. lapponicus* с побережья Баренцева моря (Кольский п-ов), южной части Ямала и Тверской области (Андреева, Петров, 2004; Петров и др., 2013).

Биотопическое распределение и особенности структуры населения плавунцов

В небольшом притоке р. Амдерма водные жуки не обнаружены (табл. 1). Известно, что к северу происходит редукция комплекса обитателей лотических водоемов (Hof et al., 2006). Все прочие биотопы мы объединили в три категории: малые временные водоемы, термокарстовые озера и группу маршевых биотопов (табл. 2; рис. 3).

Малые водоемы (крупный временный водоем, наскальная ванна, лужа) сильно различаются по своим характеристикам (табл. 1). Однако их таксоцены обладают практически идентичной олигодоминантной структурой (рис. 3). В каждом не менее 80% пойманных особей приходится на два самых обычных вида – *Ilybius angustior* и *Agabus thomsoni*. В пределах тундровой зоны они населяют широкий спектр водных биотопов (Зайцев, 1953; Андреева, Петров, 2004; табл. 2), что иллю-

стрируют и собственные данные (табл. 3). Списки зарегистрированных для каждого водоема видов имеют среднюю степень сходства (коэффициент Жаккара порядка 40–50%). Наименьшая динамическая плотность населения плавунцов (не считая маршевых биотопов) отмечена в крупном временном водоеме – 25 экз./100 л-с, который в течение учетов сильно мелел (к концу нашей работы его площадь уменьшилась приблизительно в 2–2.5 раза).

В термокарстовых озерах обитают все пойманные виды, при этом 6 из них зарегистрированы во всех трех местообитаниях. Сходство установленных видовых композиций порядка 47–64% (коэффициент Жаккара). Доминируют *Agabus thomsoni*, *A. arcticus arcticus*, *A. serricornis* и *Ilybius angustior*. Хотя *A. arcticus arcticus* и *A. serricornis*, в целом, обычны в тундровых водоемах, они предпочитают относительно крупные озера или слабопроточные водотоки с осоковыми зарослями. В наших сборах плотность указанных видов выше в крупном (502.0 экз./100 л-с *A. arcticus arcticus* и 148.0 экз./100 л-с *A. serricornis*) и среднем (116.7 и 20.0 экз./100 л-с соответственно) озерах, где такие заросли имелись (см. табл. 1), и значительно меньше в малом озере (10.0 и 5.0 экз./100 л-с соответственно).

С озерами же связан комплекс видов (*Dytiscus lapponicus*, *Hydroporus lapponum*, *Colymbetes dolabratus*), которые, как правило, избегают мелких и временных водоемов (Андреева, Петров, 2004; Prokin et al., 2017; Прокин и др., 2019; табл. 2, 3).

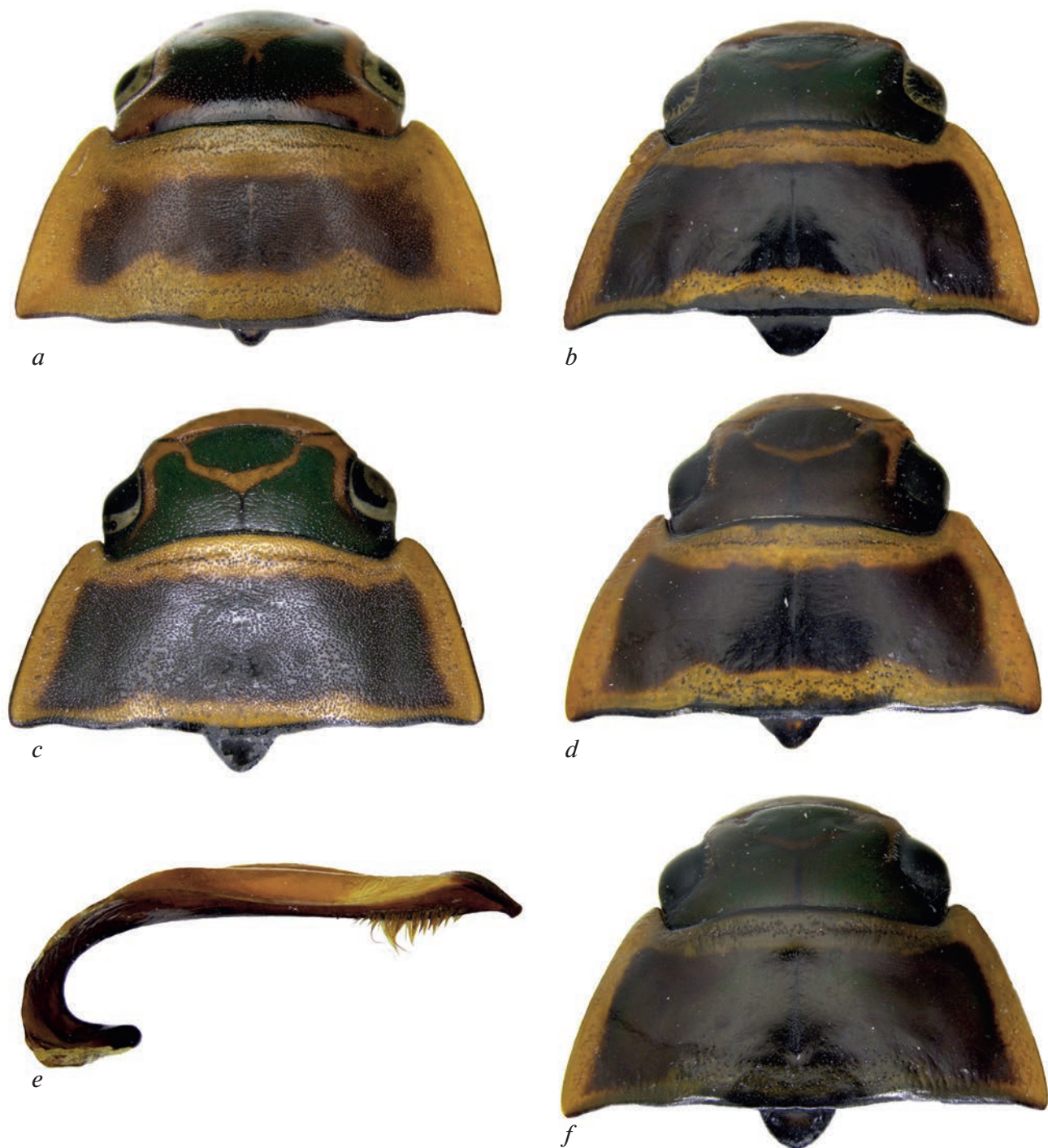


Рис. 2. Переднеспинка (a–d, f) и пенис (e) *Dytiscus lapponicus* из окрестностей пос. Амдерма (север Югорского п-ова, июль 2018 г.): a – типичная форма, b–f – темная форма; a (среднее озеро), c (крупное озеро) – самки; b (малое озеро), d–f (среднее озеро) – самцы.

Более того, виды *D. lapponicus* и *C. dolabratus* остаются зимовать в достаточно глубоких озерах (Røen, 1981; Böcher, 1988; Nilsson, Holmen, 1995).

Население плавунцов маршей р. Первая Песчаная не имеет таксономической специфики.

В почвенные ловушки пойманы лишь отдельные экземпляры 4 видов плавунцов (*Hydroporus* cf. *fuscipennis*, *Agabus arcticus arcticus*, *A. serricornis*, *Ilybius angustior*), обычных в окружающих тундровых биотопах.

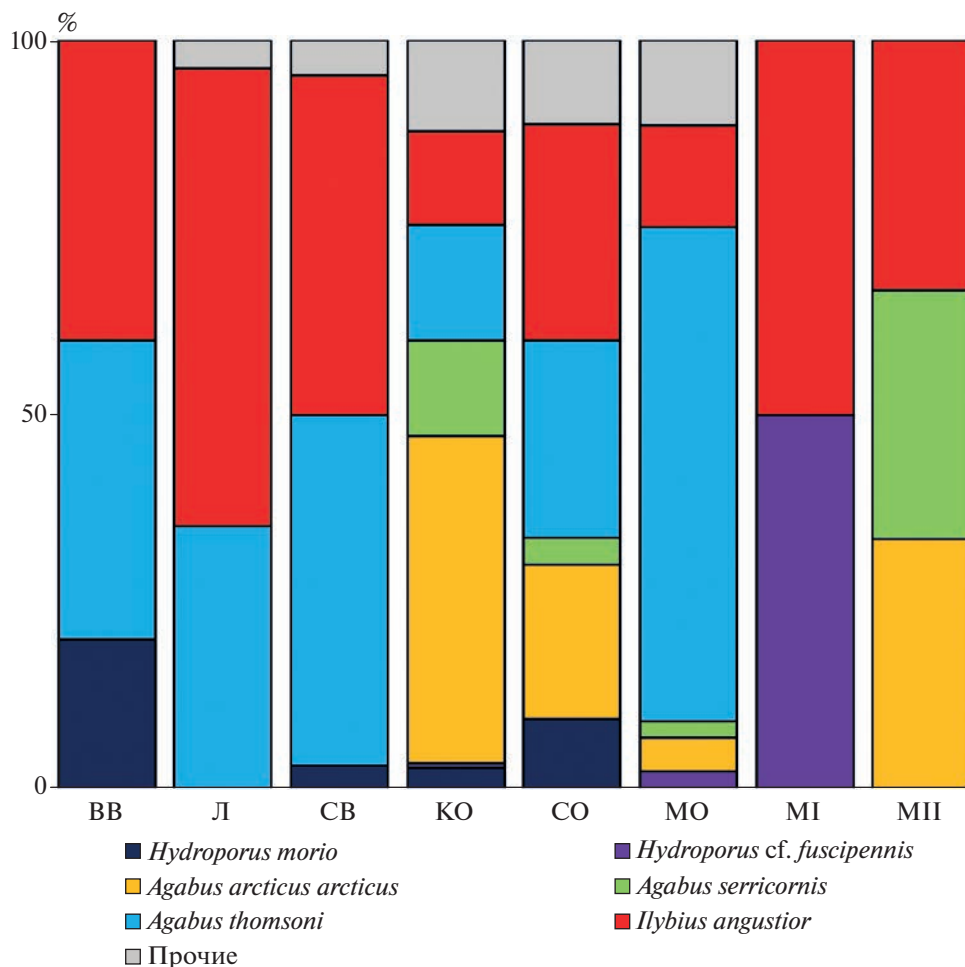


Рис. 3. Структура доминирования плавунцов в обследованных водоемах (окрестности пос. Амдерма, север Югорского п-ова, июль 2018 г.): ВВ – крупный временный водоем; Л – лужа; СВ – наскальная ванна; КО – крупное озеро; СО – среднее озеро; МО – малое озеро; МI, МII – приморские марши.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Фауна Dytiscidae окрестностей пос. Амдерма включает 15 представителей семейства. Для ряда видов этот район – наиболее северное место обнаружения в пределах всего ареала или его палеарктической части. В составе фауны преобладают широко распространенные аркто-бореальные (аркто-бореально-монтанные) или аркто-температные элементы. При этом региональная специфика выражена слабо: отсутствуют виды с “сибирскими” ареалами, доля криофильных видов – всего 13%. Изученная фауна по своему составу наиболее сходна с самыми северными известными материковыми фаунами плавунцов северо-востока Европы, Западной Сибири и островов Печорского моря.

Население малых временных водоемов и термокарстовых озер различается. Для первой группы характерна олигодоминантная структура населения с преобладанием пары массовых неспециа-

лизированных видов. Озера населяют более разнообразные комплексы плавунцов – это ряд видов, которые характерны для крупных водоемов или которые тяготеют к прибрежным зарослям высшей водной растительности. Соотношение видов-доминантов в каждом водоеме различается.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы искренне признательны коллективу метеостанции “Амдерма” и руководству Северного управления по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды за возможность проживания и работы на метеостанции.

Мы благодарны А.С. Сажневу (ИБВВ РАН, пос. Борок) за помощь в изготовлении иллюстраций особенностей строения *Dytiscus lapponicus*, О.Л. Макаровой (ИПЭЭ РАН, г. Москва), П.Н. Петрову (Биологический факультет МГУ им. М.В. Ломоносова) и К.В. Макарову (МПГУ) за консультации при подготовке рукописи.

Работа А.А. Прокина выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования РФ № 121051100109-1, а работа М.С. Бизина выполнена при частичной финансовой поддержке РФФИ № 20-54-56054.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Александрова В.Д.*, 1977. Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики. Л.: Наука. 189 с.
- Андреева Т.Р., Петров П.Н.*, 2004. Водные жесткокрылые подотряда Aderphaga (Coleoptera) Южного Ямала и Полярного Урала // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. Т. 109. № 3. С. 9–20.
- Андреева Т.Р., Петров П.Н.*, 2007. Дополнения к списку жуков-плавунцов (Coleoptera, Dytiscidae) Южного Ямала и Полярного Урала // Проблемы водной энтомологии России и сопредельных стран: материалы III Всероссийского симпозиума по амфибиотическим и водным насекомым. Воронеж. С. 27–30.
- Голуб В.Б., Суриков М.Н., Прокин А.А.*, 2021. Коллекции насекомых: сбор, обработка и хранение материала. 2-е изд. испр. и доп. М.: Товарищество научных изданий КМК. 358 с.
- Емельянов А.Ф.*, 1974. Предложения по классификации и номенклатуре ареалов // Энтомологическое обозрение. Т. 53. № 3. С. 497–522.
- Зайцев Ф.А.*, 1953. К фауне водных жесткокрылых (Coleoptera) Полярного Урала и Карской тундры // Энтомологическое обозрение. Т. 33. С. 226–232.
- Зайцев Ф.А.*, 1953а. Плавунцовые и вертячки. Фауна СССР. Жесткокрылые. Т. IV. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 378 с.
- Зубрий Н.А., Филиппов Б.Ю.*, 2015. Локальная фауна жужелиц (Coleoptera, Carabidae) типичных тундр Югорского полуострова // Вестник Северного (Арктического) федерального университета. Серия “Естественные науки”. № 2. С. 46–55.
- Зубрий Н.А.*, 2018. Экологические аспекты формирования островной фауны и населения жужелиц (Coleoptera, Carabidae) северной тайги и тундры Архангельской области. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Архангельск: ФИЦ КИА им. Н.П. Лаврова УрО РАН. 25 с.
- Макарова О.Л., Ануфриев В.В., Бабенко А.Б., Бизин М.С., Глазов П.М. и др.*, 2019. Фауна восточно-европейских тундр: вклад сибирских видов // Вестник Северо-Восточного научного центра ДВО РАН. № 1. С. 59–71.
- Матвеева Н.В.*, 1998. Зональность в растительном покрове Арктики // Труды Ботанического института РАН. Вып. 21. СПб. 220 с.
- Палатов Д.М., Чертопруд М.В.*, 2012. Реофильная фауна и сообщества беспозвоночных тундровой зоны на примере Южного Ямала // Биология внутренних вод. № 12. С. 23–32.
- Песенко А.Ю.*, 1982. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука. 287 с.
- Петров П.Н.*, 2004. Водные жесткокрылые подотряда Aderphaga (Coleoptera) Урала и Западной Сибири. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ. 21 с.
- Петров П.Н., Федоров И.В., Хасина М.А., Волкова П.А.*, 2013. Географическая изменчивость окраски и способности к полету у имаго *Dytiscus lapponicus* (Coleoptera, Dytiscidae) по материалам из трех удаленных друг от друга регионов России // Гидроэнтмология в России и сопредельных странах: матер. V Всероссийского симпозиума по амфибиотическим и водным насекомым. Ярославль: Изд-во “Филигрань”. С. 122–125.
- Прокин А.А., Столбов В.А., Петров П.Н., Филимонова М.О.*, 2019. Жесткокрылые (Coleoptera) стоячих водоемов средней части Гыданского полуострова // Зоологический журнал. Т. 98. № 7. С. 778–784.
- Ребристая О.В.*, 1977. Флора востока Большеземельской тундры. Л.: Наука. 334 с.
- Роговцова Е.К., Петров П.Н.*, 2004. К фауне водных жесткокрылых (Coleoptera) бассейна р. Уса // Актуальные проблемы биологии и экологии: материалы докладов XV Коми Республиканской Молодежной научной конференции. Сыктывкар. С. 248–249.
- Рожнов В.В., Лавриненко И.А., Разживин В.Ю., Макарова О.Л., Лавриненко О.В. и др.*, 2019. Ревизия биоразнообразия крупного арктического региона как основа его мониторинга и охраны в условиях активного хозяйственного освоения (Ненецкий автономный округ, Россия) // Nature Conservation Research. Заповедная наука. Т. 4. № 2. С. 1–28.
- Степанов Л.Н.*, 2008. Зообентос водоемов и водотоков среднего Ямала (бассейн Байдарацкой губы) // Научный вестник Ямало-Ненецкого автономного округа. № 8 (60). С. 60–75.
- Степанов Л.Н.*, 2017. Зообентос водоемов и водотоков бассейна реки Яраяха (Южный Ямал, Ямало-Ненецкий автономный округ) // Фауна Урала и Сибири. № 1. С. 116–130.
- Чернов Ю.И., Макарова О.Л., Пенев Л.Д., Хрулева О.А.*, 2014. Отряд Жесткокрылых (Insecta, Coleoptera) в фауне Арктики. Сообщение I. Состав фауны // Зоологический журнал. Т. 93. № 1. С. 7–44.
- Чернов Ю.И.*, 1980. Жизнь тундры. М.: Мысль. 239 с.
- Abellán P., Ribera I.*, 2011. Geographic location and phylogeny are the main determinants of the size of the geographical range in aquatic beetles // BMC Evolutionary Biology. V. 11: 344.
- Babenko A.B., Potapov M.B., Taskaeva A.A.*, 2017. The collembolan fauna of the East European tundra // Russian Entomological Journal. V. 26. № 1. P. 1–30.
- Bespalaya Y., Przhiboro A., Aksenova O., Berezina N., Gofarov M. et al.*, 2021. Preliminary study of the benthic fauna in lakes of the Novaya Zemlya Archipelago and Vaigach Island (the Russian Arctic) // Polar Biology. V. 44. P. 539–557.
- Böcher J.J.*, 1988. The Coleoptera of Greenland // Meddelelser om Grønland. Bioscience. V. 26. P. 1–100.
- Chernov Yu.I., Makarova O.L.*, 2008. Beetles (Coleoptera) in High Arctic // Proceedings of the XIII European Carabidologists Meeting. L. Pennev, T. Erwin, T. Assman (Eds). Sofia–Moscow: Pensoft Publishers. P. 213–246.

- Danks H.V.*, 1981. Insects of the Boreal Zone of Canada // Canadian Entomologist. V. 1218. P. 626–690.
- Hájek J.*, 2017. Family Dytiscidae Leach, 1815 // Catalogue of Palaearctic Coleoptera. V. 1. Archostemata – Myxophaga – Adephaga. Löbl I. and Löbl D. (Eds). Leiden–Boston: Brill. P. 844–845.
- Hof C., Brändle M., Brandl R.*, 2006. Lentic odonates have larger and more northern ranges than lotic species // Journal of Biogeography. V. 33. P. 63–70.
- Larson D.J., Alarie Y., Roughley R.E.*, 2000. Predaceous Diving Beetles (Coleoptera: Dytiscidae) of the Nearctic Region, with Emphasis of the Fauna of Canada and Alaska. Ottawa: NRC Research Press. 982 p.
- Makarov K.V., Gusarov V.I., Makarova O.L., Bizin M.S., Nekhaeva A.A.*, 2018. The first data on beetles (Coleoptera) of the High Arctic Shokalsky Island (Kara Sea) // Russian Entomological Journal. V. 27. № 4. P. 387–398.
- Marusik Yu.M., Koponen S., Makarova O.L.*, 2016. A Survey of Spiders (Araneae) Collected on the Arctic Island of Dolgiy (69°12' N), Barents Sea // Arachnology. V. 17. № 1. P. 10–24.
- Nekhaeva A.A.*, 2020. On the spider fauna (Arachnida: Aranei) of the Kanin Peninsula and Kolguev Island, Nenets Autonomous Okrug, Russia // Arthropoda Selecta. V. 29. № 3. P. 387–398.
- Nilsson A.N., Holmen M.*, 1995. The aquatic Adephaga (Coleoptera) of Fennoscandia and Denmark. II. Dytiscidae // Fauna entomologica scandinavica. V. 32. Leiden; New York; Köln: E. J. Brill. 192 p.
- Poppius B.*, 1910. Die Coleopteren des arktischen Gebieten // Fauna arctica: eine Zusammenstellung der arktischen Tierformen mit besonderer Berücksichtigung des Spitzbergen-Gebietes auf Grund der Ergebnisse der Deutschen Expedition in das Nördliche Eismeer im Jahre 1898. 5.1 Band. Jena: G. Fischer. S. 289–447.
- Prokin A.A., Ryndevich S.K., Petrov P.N., Andrejeva T.R.*, 2008. New data on the distribution of Helophoridae, Hydrochidae and Hydrophilidae (Coleoptera) in Russia and adjacent lands // Russian Entomological Journal. V. 17. № 2. P. 145–148.
- Prokin A.A., Makarova O.L., Petrov P.N.*, 2017. Water beetles (Coleoptera) of coastal areas of the Bolshezemelskaya Tundra, extreme northeastern Europe // Aquatic Insects. V. 37. № 4. P. 197–218.
- Ribera I.*, 2008. Habitat constraints and the generation of diversity in freshwater macroinvertebrates // Aquatic Insects: Challenges to Populations. Lancaster J., Briers R.A. (Eds). Edinburgh: CAB International. P. 289–311.
- Rogovtsova E.K.*, 2001. Water beetles (Coleoptera) of the Pechora River basin in Russia // Norwegian Journal of Entomology. V. 48. № 1. P. 185–190.
- Roughley R.E.*, 1990. A systematic revision of species of *Dytiscus* Linnaeus (Coleoptera, Dytiscidae). Part 1. Classification based on adult stage // Quaestiones Entomologicae. V. 26. P. 383–557.
- Røen U.*, 1981. Ferskvandsfaunaen // V. XI. Danmarks Natur. 3rd ed. Gads Natur forum. Nørrevang A., Lundø J. (Eds). Copenhagen. P. 459–473.
- Tanasevitch A.V., Khruleva O.A.*, 2017. Spiders (Aranei) of the typical tundra subzone of the Yugorsky Peninsula, Russia // Arthropoda Selecta. V. 26. № 1. P. 341–368.

FIRST DATA ON THE DYTISCIDAE (COLEOPTERA) FROM THE COASTAL TUNDRA OF YUGORSKY PENINSULA, POLAR RUSSIA

M. S. Bizin^{1, *}, A. A. Prokin^{2, 3, **}, B. D. Yefeikin¹

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

²*Papanin Institute for the Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok, Yaroslavl Region, 152742 Russia*

³*Voronezh State University, Voronezh, 394018 Russia*

**e-mail: microtus@list.ru*

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

In July 2018, diving beetles were collected in the most typical water bodies and other habitats in the vicinity of Amderma, Kara Sea coast, northern Yugorsky Peninsula. The fauna comprises 15 dytiscid species from 7 genera. The most diverse genera were *Agabus* and *Hydroporus*. The record of *Dytiscus lapponicus* was the northernmost for this species, while the reports of *Hydroporus* cf. *fuscipennis* and *Agabus pallens* were the northernmost for the Palaearctic parts of their distribution ranges. Original photographs illustrate peculiar specimens of *Dytiscus lapponicus* with dark head, pronotum and scutellum. Most of the species show vast Holarctic Arcto-Boreal or Arcto-Boreal-Montane distributions. The species composition of the Dytiscidae is quite similar to those of the northernmost mainland regions of the European Northeast (Pakhchanskaya Bay, Kara Tundra and Pamal), as well as the Vaigatch and Dolgiy islands, being less similar to those of the south tundra regions (Kanin Peninsula, Bolvanskaya Bay and Antipayuta village, Gydan Peninsula). Among the study habitats, the most diverse beetle assemblage inhabited thermokarst lakes (up to 14 species, the maximum density noted was 1150 ind./100 trap-days). On the contrary, on salt marshes, only 2–3 beetle species were recorded and the total abundance was significantly lower (1.8–3.6 ind./100 trap-days).

Keywords: diving beetles, fauna, zoogeography, dynamic density, Arctic

УДК 598.2(268.45)

ДЕСТРУКЦИЯ КОЛОНИЙ КАЙР В ЮЖНОЙ ЧАСТИ БАРЕНЦЕВА МОРЯ И ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ ЕЕ ФАКТОРЫ

© 2023 г. Ю. В. Краснов^а, *, А. В. Ежов^а, **

^аМурманский морской биологический институт РАН, Мурманск, 183010 Россия

*e-mail: kharlov51@mail.ru

**e-mail: mr.haliaeetus51@mail.ru

Поступила в редакцию 20.06.2022 г.

После доработки 22.07.2022 г.

Принята к публикации 29.07.2022 г.

На основе данных многолетнего мониторинга тонкоклювых (*Uria aalge*) и толстоклювых (*U. lomvia*) кайр на островах и побережьях Мурмана (южная часть Баренцева моря) продемонстрированы особенности динамики численности обоих видов. Показано, что, начиная с 2000-х гг., численность кайр в колониях последовательно снижалась. В период 2019–2021 гг. выявлено исчезновение большинства колоний кайр региона. Установлено, что в последние десятилетия на динамику мурманских популяций кайр в пределах их зимне-весеннего ареала опосредованно, через изменения доступности основных пищевых ресурсов, влияют два фактора – характер рыболовного промысла и изменение океанографических условий. Первый воздействует на птиц исключительно в пределах юго-западной части Баренцева моря. Действие второго охватывает все пространство зимне-весеннего ареала от Баренцева моря до западных районов Северной Атлантики и трансформирует условия обитания кайр в наиболее критические периоды их жизни. Допускается, что в будущем совместное воздействие этих двух факторов может привести к существенным изменениям локализации колоний кайр в южной части Баренцева моря.

Ключевые слова: тонкоклювая кайра, толстоклювая кайра, Баренцево море, побережье Мурмана, численность, птичьи базары

DOI: 10.31857/S0044513423050070, **EDN:** RKBSUJ

Тонкоклювые (*Uria aalge*) и толстоклювые (*U. lomvia*) кайры являются высокоспециализированными ихтиофагами и типичными обитателями птичьих базаров (колоний морских птиц) в северных и арктических морях. В Баренцевом море наблюдения за данными видами имеют продолжительную историю, но особенно детально была изучена их экология, отработаны методы учета гнездящихся птиц на островах и побережьях Мурмана и Новой Земли (Кафтановский, 1951; Белопольский, 1957; Герасимова, 1962). Собранная в течение нескольких десятилетий информация позволила проследить состояние местных популяций обоих видов, выявить факторы, определяющие их развитие на определенном этапе (Краснов и др., 1995).

Птичьи базары Мурмана относятся к бореально-атлантическому типу (Успенский, 1959), для которого характерным видом чистиковых птиц является тонкоклювая кайра. Толстоклювые кайры в колониях мурманского побережья встречаются в значительно меньших количествах (Кафтановский, 1951; Белопольский, 1957). Основные их колонии, колонии арктического типа, распо-

ложены севернее – на западном побережье архипелага Новая Земля и на Земле Франца-Иосифа, здесь толстоклювые кайры доминируют. Известно, что оба вида кайр рассматриваются как чуткие индикаторы изменений в морских экосистемах (Furness, Camphuysen, 1997; Краснов и др., 1995) и внесены в “Перечень видов флоры и фауны, являющихся индикаторами устойчивого состояния морских экосистем Арктической зоны Российской Федерации”. В связи с изменением океанографических условий в Северной Атлантике и негативными процессами в колониях толстоклювых кайр на Шпицбергене (Descamps et al., 2013), мониторинг данных видов в Баренцевом море представляется одной из самых насущных задач.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для определения численности гнездящихся кайр в конкретном сезоне использовали метод учета, разработанный в Государственном заповеднике “Семь островов” на южном побережье Баренцева моря в период 1938–1951 гг. (архивы заповедника). В его основе лежали визуальные

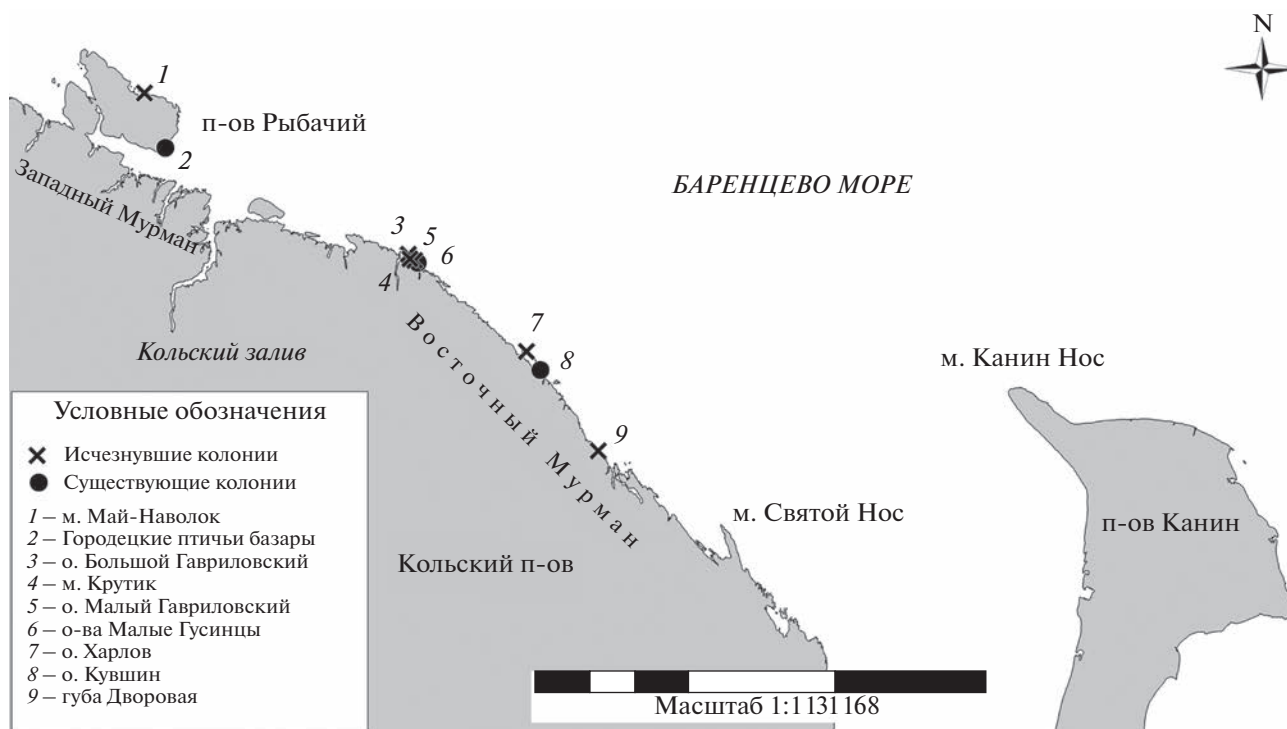


Рис. 1. Размещение и состояние колоний кайр (*Uria* sp.) на побережье и островах Мурмана.

наблюдения и подсчеты тонкоклювых и толстоклювых кайр на всех участках колоний. В дальнейшем заповедные участки Мурмана были включены в состав Кандалакшского государственного природного заповедника, где учетные работы были продолжены, стандартизированы (Краснов и др., 1995) и в методическом плане унифицированы с учетами численности кайр, проведенными норвежскими специалистами на побережье Восточного Финнмарка (Краснов, Барретт, 2000; Krasnov et al., 2007). В ходе ежегодных обследований птичьих базаров осуществляли визуальный учет тонкоклювых и толстоклювых кайр, находившихся в этот период в колонии. Учетная единица для обоих видов кайр – особь, находившаяся на момент наблюдений на гнездовом карнизе. Исходя из внутрисезонной динамики численности кайр на гнездовых карнизах, учет проводили при появлении первых птенцов. Для уточнения результатов визуальных учетов в ряде случаев использовали фотографии плотно заселенных участков колоний. При обработке данных по численности птиц коэффициенты пересчета не использовали.

Данное исследование выполнено на основе материалов учетных работ авторов в различных колониях Мурмана. На о-ве Харлов (архипелаг “Семь островов”, Восточный Мурман) их проводили ежегодно с 1977 по 1999 гг. и периодически – в 2013, 2018, 2019, 2021 гг. В трех колониях материкового побережья учеты осуществляли с разной

степенью периодичности. На Городецких птичьих базарах (п-ов Рыбачий, Западный Мурман) и на мысе Крутик (Восточный Мурман) – с 2000 г., в губе Дворовой (Восточный Мурман) – начиная с 2003 г. (рис. 1). В настоящей работе мы также используем верифицированные архивные данные учетов за период 1954–1976 гг. на о-ве Харлов (материалы Кандалакшского государственного природного заповедника) и данные, ранее уже использованные авторами в отдельных публикациях (Краснов и др., 1995; Krasnov, Barrett, 1995).

В период 2011–2021 гг. нами неоднократно проведены рекогносцировочные обследования побережий Мурмана с целью поиска новых и контроля уже известных колоний птиц данных видов.

Пространственное размещение птиц на акватории моря во внегнездовой период изучали, применяя логгеры (геолокаторы) модели МК4083, Mk3006 производства компании Biotrack и логгеры C250 компании Migrate Technology. Данные этих геолокаторов были подвергнуты дополнительной обработке, которая включала оценку надёжности каждого записанного трека и преобразование его в координаты с использованием программного пакета BASTrak software v19 и IntigeoIF v1.7.0. Более подробную информацию о деталях обработки данных, полученных с логгеров, можно найти в публикации Братена с соавторами (Bråthen et al., 2021). Отлов и мечение кайр прово-

дили на птичьих базарах мыса Городецкий в период 2014–2021 гг. Логгерами были снабжены 91 тонкоклювая и 54 толстоклювые кайры. Всего при повторных отловах снято 22 логгера с тонкоклювых и 25 логгеров с толстоклювых кайр и считана информация, соответственно, о 17 и 38 районах зимовки конкретных особей. (Большинство снятых логгеров оставались на птицах в течение одного года и, соответственно, имели информацию только за этот год. Пять меченых птиц удалось поймать через два года, поэтому их логгеры содержали информацию о десяти районах зимовки) (SEATRACK data portal).

В данной работе в качестве основы была использована карта циклонической активности из Clairbaux et al., 2021.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В ходе наших многолетних наблюдений за местными популяциями тонкоклювых и толстоклювых кайр на побережье и островах Мурмана было показано, что итогом развития этих популяций было драматическое сокращение числа колоний в 2019–2021 гг. Начало процесса коллапса в виде исчезновения ранее известных многолетних колоний толстоклювых и тонкоклювых кайр впервые было зарегистрировано на мысе Крутик (рис. 1). В 2021 г. такое исчезновение отмечено на островах Большой Гавриловский и Большой Гусинец, входящих в архипелаг “Гавриловские острова”. В этом же сезоне оба вида кайр не удалось обнаружить и еще на двух птичьих базарах: о-ва Харлова и губы Дворовой. Следует отметить, что кайры исчезли не только в небольших колониях (мыс Крутик, острова Большой Гавриловский и Большой Гусинец, губа Дворовая), но и там, где ранее их численность составляла тысячи особей (о-в Харлов).

В то же время неоднократные осмотры побережья в районе мыса Май-Наволоки и вблизи становища Гаврилово в период 1990–2021 гг. показали полное отсутствие там сколько-нибудь крупных колоний каких-либо морских птиц. Следов существования описанных ранее колоний кайр в этих районах (рис. 1) нам обнаружить не удалось. Об их существовании в 1960 г. известно лишь из наблюдений Герасимовой (1962).

В итоге в 2021 г. на побережье Мурмана тонкоклювые и толстоклювые кайры размножались только в трех районах: на Городецких птичьих базарах (Западный Мурман), островах Малый Гусинец и Кувшин (Восточный Мурман), и из девяти колоний кайр, существовавших в регионе в 1960 г. (Герасимова, 1962), к 2021 г. в той или иной степени сохранились лишь три (рис. 1).

Материалы по численности тонкоклювых и толстоклювых кайр в колониях Мурмана пред-

ставлены на рис. 2–4. Наиболее полная информация по многолетней динамике численности обоих видов получена для о-ва Харлов (рис. 2). По результатам наблюдений продемонстрированы существенные различия в характере развития местных популяций данных видов кайр в рассматриваемый нами период. Если численность тонкоклювых кайр в колониях острова испытывала крупномасштабные изменения, с чередующимися периодами постепенного роста и последующими резкими снижениями до полного исчезновения колоний в 2021 г., то, напротив, подъемы и сокращения численности толстоклювых кайр были более сглажены и менее выражены. Подобный характер динамики численности обоих видов был отмечен нами и в других колониях Мурмана, находившихся под наблюдением в период 2000–2021 гг. (рис. 3–4). Обращает на себя внимание и следующий факт: во всех случаях оба вида кайр на птичьих базарах исчезали в один и тот же год. На Мурмане к 2021 г. перестали существовать колонии кайр обоих видов на мысе Крутик (2019 г.), о-ве Харлов (2021 г.) и в губе Дворовой (2021 г.). В целом, к 2021 г., по сравнению с началом 2000-х гг., в колониях, находившихся под нашим наблюдением, общая численность тонкоклювых кайр снизилась на 89.9%, толстоклювых – на 99.1%.

Согласно информации, полученной с логгеров ранее, массовые виды морских птиц зимуют, преимущественно, в океанических зонах Атлантики с высокой циклонической активностью, что может обуславливать их сильное истощение и повышенную гибель (Clairbaux et al., 2021). Пространственное размещение мурманских толстоклювых кайр в зимний и предгнездовой периоды полностью совпадает с зоной высокой и в значительной степени с зоной наивысшей циклонической активности как на просторах Северной Атлантики, так и непосредственно в Баренцевом море (рис. 5). Пространственное распределение зимующих и откармливающихся тонкоклювых кайр связано с зонами циклонической активности сходным образом, за единственным существенным исключением. Зимовка большинства тонкоклювых кайр полностью проходит в пределах южной части Баренцева моря (рис. 6).

ОБСУЖДЕНИЕ

В последние десятилетия негативные явления в виде неуклонного сокращения численности толстоклювых кайр в колониях морских птиц описаны в Гренландском море, в районах западного и южного побережий архипелага Шпицберген, в зоне влияния атлантических вод (Descamps et al., 2013). Основной причиной этого явления авторы этой статьи называют изменения океанографических условий в Северной Атлантике, где эти птицы зимуют. В случае продолжения про-



Рис. 2. Динамика численности тонкоклювых (*Uria aalge*) и толстоклювых (*U. lomvia*) кайр в колониях о-ва Харлов (архипелаг “Семь островов”, Восточный Мурман). Пунктирная линия – период, за который нет данных.

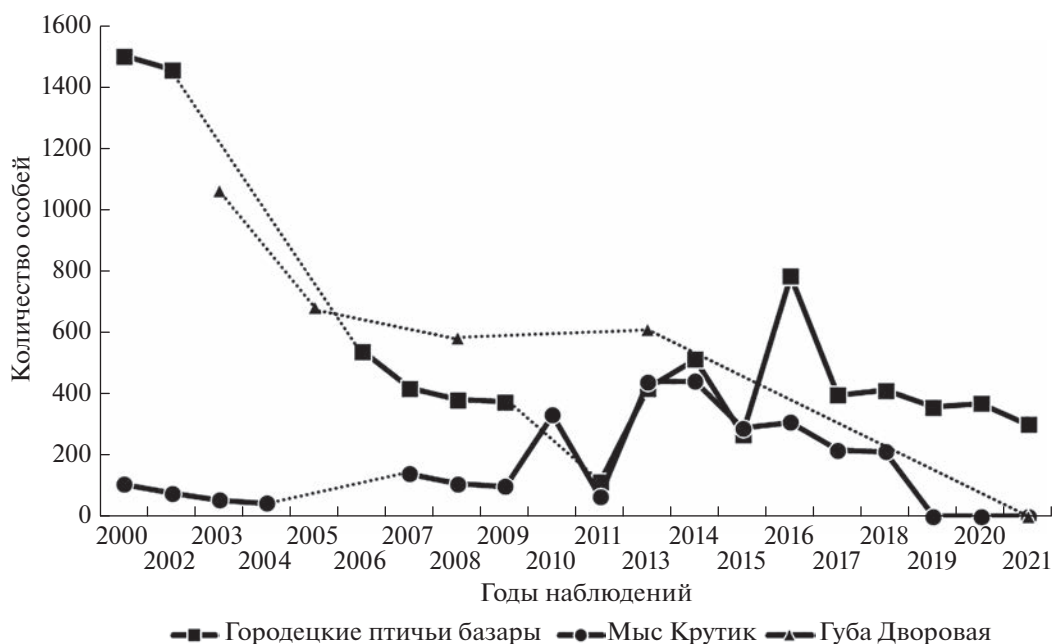


Рис. 3. Динамика численности тонкоклювых кайр (*Uria aalge*) в материковых колониях Мурманска. Пунктирная линия – период, за который нет данных.

процесса деградации условий зимовки исследователи допускали полный коллапс популяции толстоклювых кайр Шпицбергена. Полученные нами данные показали, что в тот же период времени аналогичные негативные явления происходили в популяциях толстоклювых и тонкоклювых кайр южной части Баренцева моря на побережьях Западного и Восточного Мурманска (Краснов, Ежов, 2013, 2020; рис. 1).

В последующие 2019–2021 годы мы наблюдали катастрофическое сокращение численности обоих видов кайр (рис. 2–4), и итогом этого процесса стало исчезновение большинства колоний на мурманском побережье.

Ранее было продемонстрировано, что в 1980-е гг. среди основных факторов, лимитирующих развитие популяций тонкоклювых и толстоклювых кайр Мурманска, являлись трофические условия и



Рис. 4. Динамика численности толстоклювых кайр (*Uria lomvia*) в материковых колониях Мурмана. Пунктирная линия – период, за который нет данных.

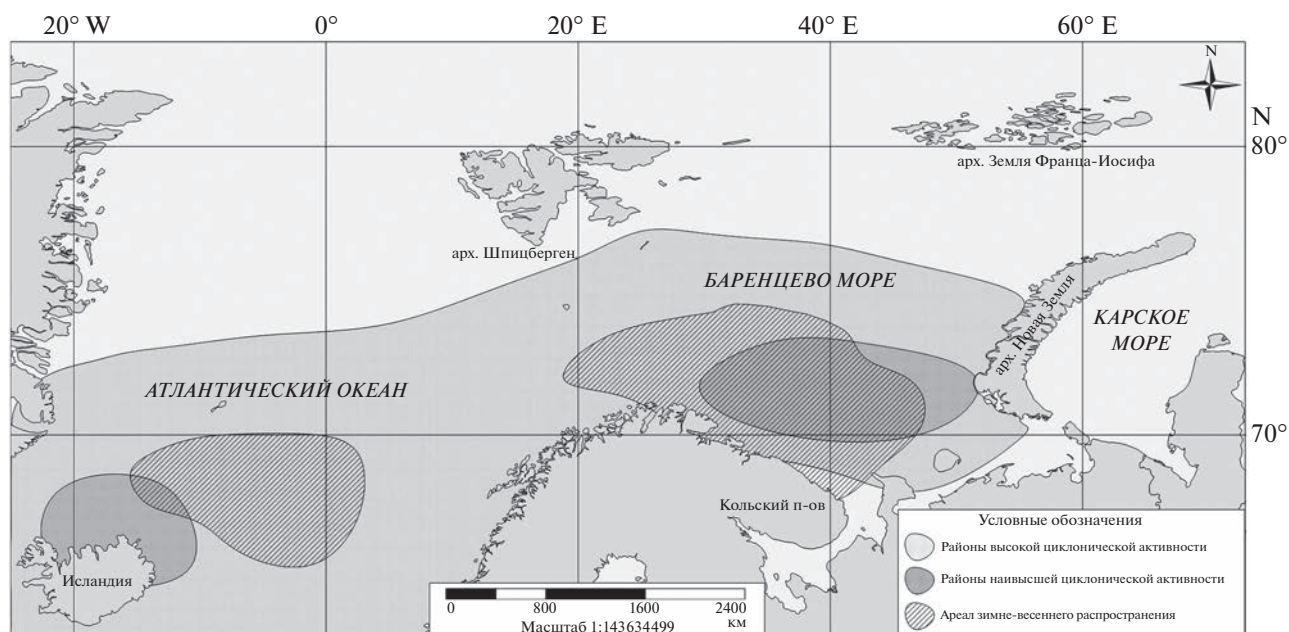


Рис. 5. Пространственное размещение зон циклонической активности (по: Clairbaux et al., 2021) и районов зимне-весеннего распределения толстоклювых кайр (*Uria lomvia*) из колоний Мурмана.

степень воздействия на них промышленного рыболовства. На современном этапе, как и в прошедшее время, влияние этих факторов на популяции кайр сохраняет важное значение. Для обоих видов качество трофических условий и сейчас в значительной степени определяется наличием и величиной запасов нерестовой мойвы в зимне-

весенний период. А величину этих запасов кардинальным образом ограничивает промысловая деятельность рыболовных флотилий (Состояние ..., 2017, 2020, 2022). При снижении или полном отсутствии этого ресурса число кайр в колониях стремительно падает (Краснов и др., 1995), поскольку в зимне-весенний период в юго-запад-

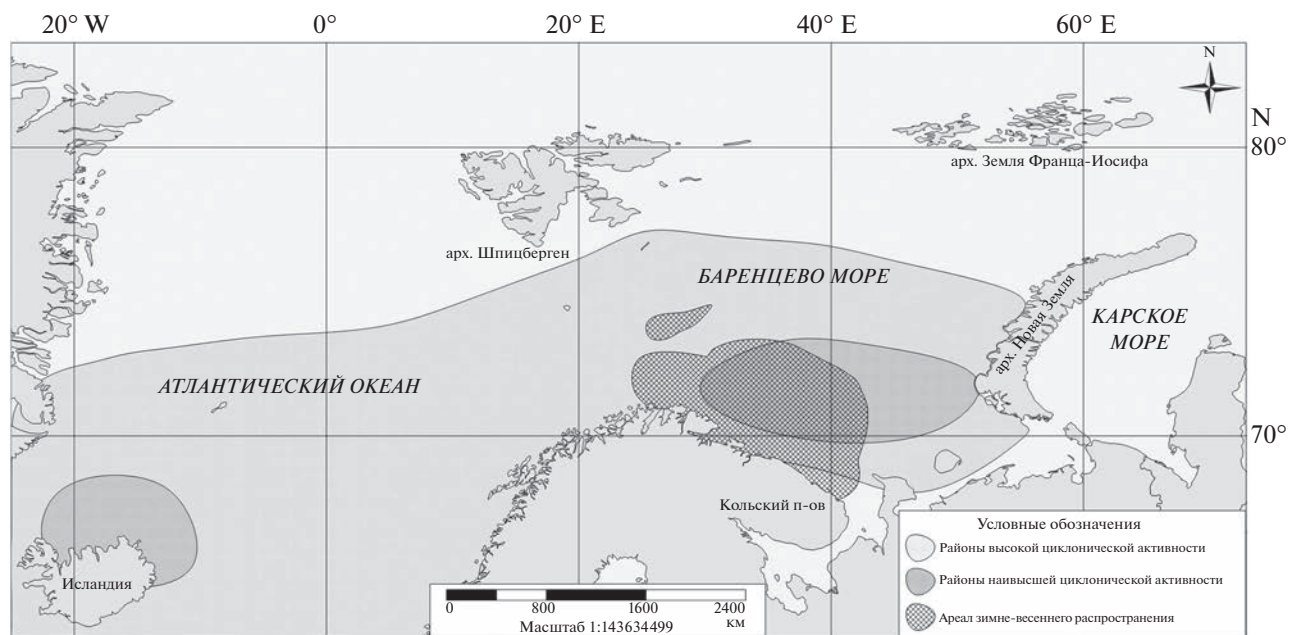


Рис. 6. Пространственное размещение зон циклонической активности (по: Clairbaux et al., 2021) и районов зимне-весеннего распределения тонкоклювых кайр (*Uria aalge*) из колоний Мурмана.

ной части Баренцева моря мойва является единственным массовым и высококалорийным пищевым ресурсом, способным на начальном этапе гнездования обеспечить кайр южного побережья энергией, необходимой для успешного размножения. Именно в результате депрессии численности мойвы (зима 1986/1987 гг.), вызванной чрезмерной промышленной эксплуатацией, количество кайр в колониях Мурмана и Финнмарка резко сократилось (Krasnov, Barrett, 1995). Причем в большей степени пострадали тонкоклювые кайры, численность которых снизилась на 90%, тогда как у толстоклювых кайр – только на 50% (Краснов и др., 1995). Эти различия объясняли, во-первых, разной локализацией районов зимовки данных видов и, во-вторых, более тесными трофическими связями с мойвой у мурманских тонкоклювых кайр в зимний период (Краснов и др., 1995). Известно, что если мурманские толстоклювые кайры проводят зиму на обширных пространствах от Баренцева моря до западных районов Северной Атлантики, то тонкоклювые кайры зимуют исключительно в юго-западной части Баренцева моря (Nikolaeva et al., 1996; Краснов, Николаева, 2016, 2016а). Однако в предгнездовой период оба вида откармливаются и накапливают резервы энергии для последующего размножения именно в южной части Баренцева моря (Краснов, Ежов, 2020). Как показали результаты мечения птиц логгерами, оба вида кайр с февраля по конец мая (вплоть до начала откладки яиц) имеют здесь тесную пространствен-

ную связь со скоплениями мойвы (Краснов, Ежов, 2020).

После кризиса 1986–1987 гг., в следующие 12 лет кайры смогли восстановить свою численность лишь до уровня середины 1970-х гг. (рис. 2). В условиях регулярных перепромыслов мойвы и следовавших за этим мораториев на ее добычу в Баренцевом море ситуация принципиально не изменилась и в последующие десятилетия (Состояние ..., 2017, 2020, 2022). Учитывая сравнительно компактный ареал зимовки мурманской популяции тонкоклювых кайр, негативные процессы должны особенно сильно влиять на численность этого вида (рис. 6). Но, в отличие от кризиса тех лет, в настоящее время в сходных масштабах сокращается численность обоих видов кайр, что свидетельствует в пользу предположения о критической нехватке корма в предгнездовой период именно у берегов Мурмана. Если по поводу неблагоприятных условий зимовки в Северной Атлантике в последнее десятилетие Дескампе с соавторами (Descamps et al., 2013) правы, то по возвращении толстоклювых кайр в Баренцево море эффект от “тяжелой” зимовки должен был усугубляться отсутствием массовых кормов (мойва) в прибрежных акваториях Мурмана. Хотя в этом случае мурманские толстоклювые кайры потенциально могли возмещать часть ущерба, используя в здешних водах придонные виды рыб (Краснов и др., 1995). Деграляция их колоний продемонстрировала, что для нормального размножения этого оказалось явно недостаточно. Обращает на себя внимание и тот факт, что исчезновение не-

которых колоний кайр произошло в 2019–2021 гг., т.е. в период очередного моратория на промысловую добычу мойвы, установленного из-за ее низкой численности (Состояние ..., 2022).

В то же время мы полагали, что доступность пищевых ресурсов для кайр сильно зависит от положительных аномалий температур атлантических водных масс (обычное явление начиная с 2000-х гг.) (Жичкин, 2011; Состояние ..., 2017, 2020, 2022). Районы нереста и нагула мойвы не остаются постоянными и меняются год от года в зависимости от температуры водных масс Баренцева моря (Состояние ..., 2017, 2020, 2022). В холодные годы основные скопления мойвы распределяются в северо-западных и северных районах, а в теплые – в восточных районах моря. Отрицательные аномалии температуры воды обуславливают подходы нерестовой мойвы в западные районы побережья и к берегам Норвегии. В такие годы благоприятные условия для размножения птиц ограничиваются самыми западными колониями российского побережья, например Городецкими птичьими базарами. Положительные аномалии температуры способствуют более мощным продвижениям мойвы в восточном направлении и повышению ее численности, например, у птичьих базаров губы Дворовой. Многократное (по сравнению с холодными сезонами) расширение границ ареала мойвы (Состояние ..., 2017, 2020, 2022) при минимальных запасах должно в значительной степени снижать ее доступность для мурманских популяций птиц в предгнездовой период (Краснов, Ежов, 2020). При этом приходится учитывать, что в расширяющемся ареале распределение нерестовых скоплений мойвы может быть неравномерным. Подобное явление было описано в литературе ранее (Состояние ..., 2017, 2020, 2022). Именно этим могут объясняться различия в последствиях негативного воздействия на отдельные колонии кайр мурманского берега – одни из них сохранились (пусть и в угнетенном состоянии), другие исчезли.

Изменения океанографических условий в Северной Атлантике и южной части Баренцева моря, кроме всего прочего, характеризуются усилением циклонической активности и, как следствие, увеличением продолжительности и масштабов штормовых периодов (IPCC, 2014), которые непосредственно влияют на условия обитания морских птиц в этих районах. Информация, полученная от особей с логгерами, позволила установить, что многие виды морских птиц, так или иначе, проводят зиму в зонах повышенной циклонической активности (Clairbaux et al., 2021). Вскрытие птиц, погибших после штормов большой интенсивности и продолжительности, позволило авторам продемонстрировать высокую степень их истощения. Расчеты энергетических затрат в начале зимовки показали, что толсто-

клювые и тонкоклювые кайры могут выносить голодовку соответственно на протяжении 7.3 и 8.1 дней (Clairbaux et al., 2021). Таким образом, во время сильных штормов многие виды морских птиц, включая кайр, не способны полноценно вести поиск и добычу корма. Следовательно, интенсивная циклоническая активность в период зимовки может обуславливать гибель или сильное истощение (не позволяющее морским птицам полноценно размножаться) и, наряду с другими факторами, может негативно воздействовать на популяции. Оба вида кайр из колоний мурманского побережья как зимуют, так и держатся в предгнездовой период в районах повышенной циклонической активности (рис. 5–6).

Из всего вышесказанного следует, что в последние десятилетия на состояние мурманских популяций кайр в пределах их зимне-весеннего ареала влияют, главным образом, два фактора: характер рыболовного промысла и изменение океанографических условий. Воздействие этих факторов является опосредованным, через изменение доступности основных пищевых ресурсов. Первый из них, по сути местный, воздействует исключительно в пределах юго-западной части Баренцева моря. Действие второго охватывает все пространство зимне-весеннего ареала от Баренцева моря до западных районов Северной Атлантики и трансформирует условия обитания кайр в наиболее критические периоды их жизни. В Баренцевом море в будущем это может привести к существенным изменениям локализации колоний в южной части бассейна.

В итоге мы полагаем, что, в отличие от ситуации 1980-х гг., современные кризисные явления в популяциях и деструкция колоний тонкоклювых и толстоклювых кайр южного побережья Баренцева моря вызваны комплексным воздействием нескольких факторов: традиционным промыслом мойвы (их ключевого кормового объекта) и общим снижением доступности кормовых ресурсов в зимне-весенний период, первопричиной которого является изменение океанографических условий в Северной Атлантике и прилегающих морях.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят ФГБУ “Кандалакшский государственный природный заповедник” за предоставленную возможность работы на заповедной территории, Ассоциацию “Морское наследие”, руководителя программы “Открытый океан: архипелаги Арктики” М.В. Гаврило и экипаж яхты “Alter Ego” за неоценимую помощь в решении транспортных вопросов.

Работа выполнена по теме НИР “Морские птицы Арктики и Субарктики: биология, физиология, паразитология” (№ государственной регистрации 121091600102-3) в рам-

ках госзадания ММБИ РАН и в рамках международной программы “SeaTrack”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Белопольский Л.О., 1957. Экология морских колониальных птиц Баренцева моря. М.–Л.: Изд-во АН СССР. 460 с.
- Герасимова Т.Д., 1962. Состояние птичьих базаров мурманского побережья // Орнитология. Вып. 4. С. 11–14.
- Жичкин А.П., 2011. Динамика климатических колебаний и миграции промысловых скоплений рыб в Баренцевом море // Глобальные климатические процессы и их влияние на экосистемы арктических и субарктических регионов: Тез. докл. Междунар. науч. конф. 9–11 ноября 2011 г. Мурманск, ММБИ КНЦ РАН. Апатиты: КНЦ РАН. С. 63–65.
- Кафтановский Ю.М., 1951. Чистиковые птицы Восточной Атлантики. Материалы к познанию фауны и флоры СССР. Изд-во Московского общества испытателей природы. Т. 28. 170 с.
- Краснов Ю.В., Барретт Р.Т., 2000. Мониторинг морских птиц в Баренцевом море. Программное предложение // Русский орнитологический журнал. Экспресс-выпуск. № 113. С. 3–22.
- Краснов Ю.В., Ежов А.В., 2013. Современное состояние популяций моевок (*Rissa tridactyla*) и кайр (*Uria aalge* и *U. lomvia*) на Мурмане // Птицы северных и южных морей России: фауна, экология. Мурман. мор. биол. ин-т КНЦ РАН. Апатиты: изд-во КНЦ РАН. С. 102–117.
- Краснов Ю.В., Ежов А.В., 2020. Состояние популяций морских птиц и факторы, определяющие их развитие в Баренцевом море // Труды Кольского научно-го центра РАН, № 4/2020 (11). Океанология. Вып. 7. С. 225–244.
- Краснов Ю.В., Матишов Г.Г., Галактионов К.В., Савинова Т.Н., 1995. Морские колониальные птицы Мурмана. Санкт-Петербург: Изд-во Наука. 226 с.
- Краснов Ю.В., Николаева Н.Г., 2016. Тонкоклювая кайра *Uria aalge* // Миграции птиц Северо-Запада России. Неворобинские. Под ред. Г.А. Носкова, Т.А. Рымкевич, А.Р. Гагинской. СПб.: Изд-во АНО ЛА “Профессионал”. С. 510–512.
- Краснов Ю.В., Николаева Н.Г., 2016а. Толстоклювая кайра *Uria lomvia* // Миграции птиц Северо-Запада России. Неворобинские. Под ред. Г.А. Носкова, Т.А. Рымкевич, А.Р. Гагинской. СПб.: Изд-во АНО ЛА “Профессионал”. С. 513–515.
- Состояние сырьевых биологических ресурсов Баренцева моря и Северной Атлантики в 2017 г., 2017. Ред. Е.А. Шамрай. Мурманск: Изд. ПИНРО. 117 с.
- Состояние сырьевых биологических ресурсов Баренцева и Белого морей и Северной Атлантики в 2020 г., 2020. Александров Д.И. Амелькин А.В., Амелькина А.С. [и др.]; ПИНРО им. Н.М. Книповича; отв. ред. Л.И. Пестрикова. Мурманск: ПИНРО им. Н.М. Книповича. 145 с.
- Состояние сырьевых биологических ресурсов Баренцева, Белого и Карского морей и Северной Атлантики в 2022 г., 2022. Амелькина А.С., Анциферов М.Ю., Бакай Ю.И. [и др.]; отв. ред. К.М. Соколов; Полярный филиал ФГБНУ “ВНИРО” (“ПИНРО” им. Н.М. Книповича). Мурманск: ПИНРО им. Н.М. Книповича. 61 с.
- Успенский С.М., 1959. Морские колониально гнездящиеся птицы северных и дальневосточных морей СССР, их размещение, численность и роль как потребителей планктона и бентоса // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биол. Т. 64. Вып. 2. С. 39–52.
- Bråthen V.S., Moe B., Amélineau F., Ekker M., Fauchald P., Helgason H.H., Johansen M.K., Merkel B., Tarroux A., Åström J., Strøm H., 2021. An automated procedure (v2.0) to obtain positions from light-level geolocators in large-scale tracking of seabirds. A method description for the SEATRACK project // NINA Report № 1893. Norwegian Institute for Nature Research, Trondheim. 56 p.
- Clairbaux M., Mathewson P., Porter W., Fort J., Strøm H., Moe B., Fauchald P., Descamps S., Helgason H., Bråthen V.S., Merkel B., Anker-Nilssen T., Bringsvor I.S., Chastel O., Christensen-Dalsgaard S., Danielsen J., Daunt F., Dehnhard N., Erikstad K.E., Ezhov A., Gavrilov M., Krasnov Y., Langset M., Lorentsen S.H., Newell M., Olsen B., Reiertsen T.K., Systad G., Thórarinnsson T.L., Baran M., Diamond T., Fayet A.L., Fitzsimmons M.G., Frederiksen M., Gilchrist H.G., Guilford T., Huffeldt N.P., Jessopp M., Johansen K.L., Kouwenberg A.L., Linnebjerg J.F., Major H.L., McFarlane Tranquilla L., Malloy M., Merkel F.R., Montevecchi W., Mosbech A., Petersen A., Grémillet D., 2021. Report. North Atlantic winter cyclones starve seabirds // Current Biology. № 31. P. 3964–3971.
- Descamps S., Strøm H., Steen H., 2013. Decline of an arctic top predator: synchrony in colony size fluctuations, risk of extinction and the subpolar gyre // Oecologia. № 173. P. 1271–1282.
- Furness R.W., Camphuysen C.J., 1997. Seabirds as monitors of the marine environment // ICES Journal of Marine Science. № 54. P. 726–737.
- IPCC (2014). In Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, [Core Writing Team, R.K. Pachauri and L.A. Meyer (eds)]. IPCC, Geneva, Switzerland. 151 p.
- Krasnov J.V., Barrett R.T., 1995. Large-scale interaction among seabirds, their prey and humans in the southern Barents Sea // Ecology of Fjords and Coastal Waters. P. 443–456.
- Krasnov Y.V., Barrett R.T., Nikolaeva N.G., 2007. Status of black-legged kittiwakes (*Rissa tridactyla*), common guillemots (*Uria aalge*) and Brünnich’s guillemots (*U. lomvia*) in Murman, north-west Russia, and Varanger, north-east Norway // Polar Research. № 26. P. 113–117.
- Nikolaeva N.G., Krasnov Yu.V., Barrett R.T., 1996. Movements of Common *Uria aalge* and Brünnich’s Guillemots *U. lomvia* breeding in the southern Barents Sea // Fauna norvegica. Ser. C. Cinclus 19. P. 9–20.
- SEATRACK data portal [электронный ресурс]. Режим доступа: <http://www.seapop.no/en/seatrack>. Дата обновления 16.06.2022.

DESTRUCTION OF GUILLEMOT COLONIES IN THE SOUTHERN BARENTS SEA AND THE FACTORS THAT DETERMINE IT

Yu. V. Krasnov^{1, *}, A. V. Ezhov^{1, **}

¹*Murmansk Marine Biological Institute, Russian Academy of Sciences, Murmansk, 183010 Russia*

**e-mail: kharlov51@mail.ru*

***e-mail: mr.haliaeetus51@mail.ru*

Features of Common guillemot (*Uria aalge*) and Brünnich's guillemot (*U. lomvia*) numbers dynamics have been analyzed based on long-term monitoring data obtained from colonies from the southern Barents Sea coast. Since the 2000s, the numbers of guillemots in colonies have been shown to gradually decrease. In 2019–2021, most of the guillemot colonies of the southern Barents Sea coast disappeared. Two factors have been found to affect the guillemot colonies' dynamics in the last decades: fishing industry and change in oceanographic conditions. These two factors indirectly influence the guillemot populations in the winter-spring area, changing the availability of the birds' food resources. The former affects only the birds from southwestern Barents Sea colonies, but the second is relevant within the whole winter-spring area from the Barents Sea to the western areas of the North Atlantic. They affect the guillemots' living conditions in the most critical periods of their life. In future this may cause significant changes in the location of guillemot colonies in the southern Barents Sea.

Keywords: Common guillemot, Brünnich's guillemot, Murman coast, numbers, bird market

УДК 599.363:576.316.7

НОВЫЕ ДАННЫЕ О СЕВЕРНОЙ ГРАНИЦЕ АРЕАЛА И ОПИСАНИЕ ХРОМОСОМНОГО НАБОРА УССУРИЙСКОЙ БЕЛОЗУБКИ (*CROCIDURA LASIURA*, SORICIDAE, LIPOTYPHILA)

© 2023 г. И. В. Картавецова^а, *, А. И. Степанова^а

^аФНЦ Биоразнообразие наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН, Владивосток, 690022 Россия

*e-mail: kartavtseva@biosoil.ru

Поступила в редакцию 25.10.2022 г.

После доработки 29.12.2022 г.

Принята к публикации 31.12.2022 г.

В межгорной котловине юго-западных отрогов Буреинского хребта, территории бассейна р. Буря, обнаружена уссурийская белозубка. Эта точка расположена севернее известной границы ареала вида на юге Дальнего Востока России. Описан кариотип самки *Crocidura lasiura* ($2n = 40$, $NF = 54$). Полученные данные расширяют северные границы ареала уссурийской белозубки и свидетельствуют о возможной географической изменчивости числа плеч аутосом ($NFa = 50, 52$).

Ключевые слова: *Crocidura lasiura*, ареал, кариотип, изменчивость хромосом

DOI: 10.31857/S0044513423030091, EDN: BWVAJT

Род *Crocidura* (Белозубки) насчитывает 198 видов, распространенных в Африке и Евразии (Burgin et al., 2018). На территории России и сопредельных территорий обнаружено 9 видов (Зайцев и др., 2014). Два вида белозубок – *C. shantungensis* Miller 1901 и *C. lasiura* Dobson 1890 – обитают на юге Дальнего Востока (ДВ), морфологически хорошо различаются и занимают различные биотопы. Для обоих видов характерно одинаковое диплоидное число хромосом, $2n = 40$, но обнаружены различия между видами по морфологии хромосом, выраженные значениями основного числа плеч, NF . Во всех изученных популяциях *C. shantungensis* число плеч аутосом (NFa) равно 46, при этом выявлена изменчивость Y-хромосомы самцов (Iwasa et al., 2001; Kartavtseva, Park, 2010). Как будет показано ниже, противоречивая информация о характеристиках хромосомного набора *C. lasiura* $NFa = 54$ (Орлов, Булатова, 1983) или $NFa = 52$ (Zima et al., 1998) относится к одному и тому же экземпляру из южного Приморья. Это делает актуальным новое описание кариотипа этого вида по нашей находке с северной границы его ареала.

Уссурийская белозубка (*C. lasiura*) – самый крупный в размерах вид рода из встречающихся в России, на Корейском п-ове и в Северо-Восточном Китае. Вид населяет береговые и пойменные биотопы, а в лесных массивах встречается на полянах или в поймах небольших рек и ручьев (Зайцев и др., 2014). Северная граница проходит на

территории России по долине северного берега р. Амур в Еврейской АО (около 133° в.д.) и следует вдоль него на восток до г. Хабаровск (Нестеренко, 1999). Самая северная находка вида (рис. 1а) обозначена в небольшой межгорной котловине на юго-западе Буреинского хребта ($49^\circ 25' 17.15$ с.ш., $133^\circ 17' 15.31$ в.д.) в Хабаровском крае, берег р. Урми, за поселком Догорон (Фрисман и др., 2019). Далее на восток вид отмечен по обоим берегам Амура в Среднеамурской низменности до г. Комсомольск-на-Амуре в Хабаровском крае (Нестеренко, 1999). По территории между р. Усури и долинам рек западных отрогов Сихотэ-Алиня спускается на юг в Приханкайскую низменность, долину р. Раздольная и до крайней юго-западной части Приморского края, устья р. Туманная. Вид встречается по увлажненным участкам побережья Японского моря и безлесным участкам долин рек восточного склона Сихотэ-Алиня в Приморском крае, примерно до 43° с.ш. (Охотина, 1984). Обнаружен на двух островах – Русском и Веры – залива Петра Великого (Нестеренко, 1999).

Редкие встречи уссурийской белозубки в северной части ареала не позволяли отчетливо очертить границы распространения вида (рис. 1), северо-западные места обитания были условно проведены по левобережью Амура в Амурской обл. (Нестеренко, 1999). В 2009 и 2020 г. вид, как редко встречающийся и проникающий до Магдагачинского р-на, внесен в Красную книгу Амурской обл. (статус 3, редко

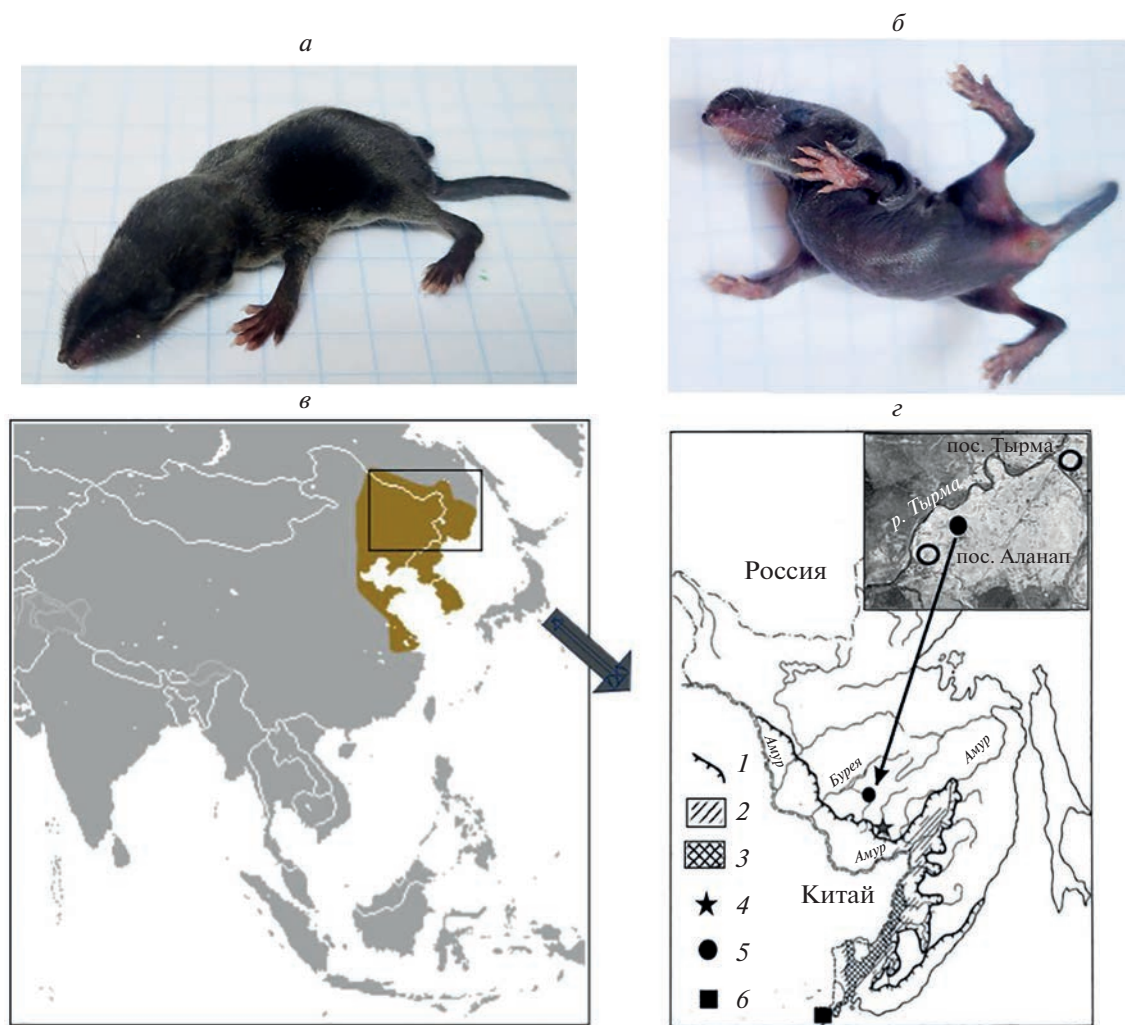


Рис. 1. Ареал и внешний вид кариотипированной особи уссурийской белозубки (*Crocidura lasiura*) (№ 4712): *a* – вид сверху, *б* – вид снизу. Ареал вида: *в* – на территории Евразии (из <https://Ussuri White-toothed Shrew area – Ussuri white-toothed shrew – Wikipedia>), *г* – на территории Дальнего Востока России (по: Нестеренко, 1999). 1 – северная граница ареала; 2 – редкие встречи; 3 – частые встречи, незаштрихованные территории – возможные встречи землеройки; 4 – недавняя находка из долины р. Урми Хабаровского края (Фрисман и др., 2019). Кариотипированные особи: 5 – долина р. Тырма Хабаровского края (наши данные), 6 – окрестности пос. Хасан Приморского края (Zima et al., 1998).

встречающийся), при этом ссылок на точки, коллекционные экземпляры, годы конкретных находок и публикации нет. В последнем систематическом указателе видов “Насекомоядных фауны России и сопредельных территорий” сказано, что “распространение вида в Амурской области требует уточнения” (Зайцев и др., 2014, с. 341).

Виды рода *Crocidura* редко являются массовыми, возможно, поэтому их кариотипы исследованы менее чем у половины видов (Zima et al., 1998). Информация о хромосомном наборе *C. lasiura* впервые была включена Е.Ю. Иваницкой в список кариотипированных видов млекопитающих книги “Сравнительная цитогенетика и кариосистематика млекопитающих” (Орлов, Булатова, 1983). В табличной

форме, без указания точки отлова, были опубликованы значения диплоидного числа хромосом $2n = 40$, суммарного числа плеч аутосом $NFa = 54$ и обозначения морфологии половых хромосом X и Y – A (acrocentрики). С учетом акроцентрической X-хромосомы полное число плеч в этом кариотипе (не указывалось в таблице (Орлов, Булатова, 1983)) составит $NF = 56$.

Позже в обзоре по хромосомной эволюции Soricidae (Zima et al., 1998) была приведена, по-видимому, уточненная информация к опубликованному описанию кариотипа *C. lasiura*, со ссылкой на дополнительные данные от Е.Ю. Иваницкой с обозначением: Дальний Восток, Россия. Была представлена раскладка хромосом без указания

пункта географического происхождения материалов и без комментариев по морфологии хромосом. Для *C. lasiura* (в таблице хромосомных чисел видов *Crocidura*) приведены хромосомные характеристики ($2n = 40$, $NF = 56$), аналогичные тем, что были указаны в предыдущем описании, однако с изменениями в обозначениях морфологии половых хромосом. Так, X- и Y-хромосомы определены иначе — как субметацентрические (SM), т.е. с выраженным вторым плечом в сравнении с условно одноплечими акроцентриками (A) предыдущего описания (Орлов, Булатова, 1983). Только в случае с двуплечей X-хромосомой значение NF_a будет уже не 54, а 52, что не соответствует значению в первоначальном сообщении.

Здесь стоит сделать следующие пояснения. К материалам по кариотипу *C. lasiura*, опубликованным в 1998 г., имела непосредственное отношение одна из авторов настоящей работы. Ранее И.В. Картавцевой были получены фотографии метафазных пластинок уссурийской белозубки (самца) и переданы Е.Ю. Иваницкой, которая затем использовала их при подготовке сводки в публикации Орлова и Булатовой (1983), а также Зимы и соавторов (Zima et al., 1998), по ряду причин данные об авторе сборов и месте отлова были утеряны. Таким образом, противоречивые данные о морфологии хромосомного набора уссурийской бурозубки, опубликованные в двух работах, относятся к одному и тому же экземпляру этого вида, отловленному в Хасанском р-не Приморского края, близ пос. Хасан (1976 г.), в долине р. Туманная — $42^{\circ}26'07.7''$ с.ш., $130^{\circ}38'44.4''$ в.д. (рис. 1з). Е.Ю. Иваницкая (личное сообщение) подтвердила нам, что в ее распоряжении был только этот экземпляр *C. lasiura*.

Информация о кариотипе *C. lasiura* ($2n = 40$, $NF = 56$) в последующих работах (Motokawa et al., 2000, 2001, 2004 и др.) приведена со ссылкой только на публикацию 1998 г. Создавалось впечатление, что кариотип вида стабилен и хорошо исследован. Однако в обзорной работе, посвященной эволюционной истории Восточно- и Южноазиатских видов и сравнению их с Западноазиатскими и европейскими таксонами (Motokawa et al., 2005), дана противоречивая информация. Так, в таблице хромосомных характеристик видов *Crocidura* для *C. lasiura* Кореи, Китая и России указаны значения $2n = 40$, $NF = 54$ (X-хромосома метацентрик, Y-хромосома — акроцентрик), а в тексте — $2n = 40$, $NF = 56$. Однако указания на экземпляры из Кореи и Китая не имели оснований, т.к. речь шла о кариотипе, исследованном только на территории России.

Настоящее сообщение посвящено обнаружению уссурийской белозубки севернее известных границ ареала этого вида, в межгорной котловине

юго-западных отрогов Буреинского хребта, долине р. Тырма в Хабаровском крае, и описанию ее кариотипа.

В результате полевых работ в августе 2022 г., в 5 км на юго-запад от пос. Тырма и 2 км на северо-восток от пос. Аланап Хабаровского края на заболоченном участке излучины левого берега одноименной р. Тырма ($50^{\circ}01'17.55''$ с.ш., $132^{\circ}03'02.60''$ в.д.) (рис. 1 в, 1г), в зарослях шиповника и полыни обнаружен juvenis уссурийской белозубки, который, возможно случайно отцепился от каравана, когда мать вела выводок (коллекционный № 4712, хранение в спирте). Детеныш был один и привлек наше внимание тонким писком, по-видимому, подзывающим мать. Мы поместили его в нагрудный карман энцефалитного костюма, где он пробыл до окончания проверки расставленных нами ловушек и прибытия в лагерь, т.е. около четырех часов. Зверек был живой и активный. Цвет меха детеныша черный сверху и темно-серебристый снизу, шелковистый (рис. 1а, 1б). Хвост плотный, толстый, опушенный, слабо двухцветный, сверху черный. Ступня сверху черная, снизу — белая, коготки — белые. Голова крупная, передняя носовая часть, на которой вибрисы хорошо выражены, вытянута в длину и ширину. Глаза закрыты, ушные раковины не выражены.

Между точками новой находки в долине р. Тырма и места предыдущего обнаружения землеройки в долине р. Урми около 100 км по прямой (рис. 1з). Река Тырма берет начало в юго-западных склонах Буреинского хребта и впадает в р. Буря, которая в свою очередь впадает в р. Амур в районе Зейско-Буреинской равнины в Амурской обл. Река Урма берет начало в юго-восточных склонах этого хребта и, сливаясь с р. Кур, впадает в Амур близ г. Хабаровск. Можно предположить, что землеройка проникает в более северные районы по заболоченным извилистым долинам рек Хабаровского края и Амурской обл. Биотоп исследованного района характерен для ранее описанного места обитания уссурийской белозубки — поросшие злаковым разнотравьем заболоченные низины и кочкарниковые луга (Гамалеев, Новик, 1964; Нестеренко, 1999). Несмотря на 353 отработанных нами ловушко-ночей, взрослых особей белозубки отловить не удалось, при этом было поймано 20 особей бурозубок рода *Sorex* (в отловах грызунов в Приморском крае в ловушки попадались как бурозубки, так и белозубки). В работе были использованы ловушки-живоловки Шермана с приманкой из хлеба и масла. Использование метода кратковременной культуры клеток печени (Графодатский, Раджабли, 1988) позволило получить суспензию хромосом и исследовать кариотип. Метафазные пластинки анализировали с помощью микроскопа

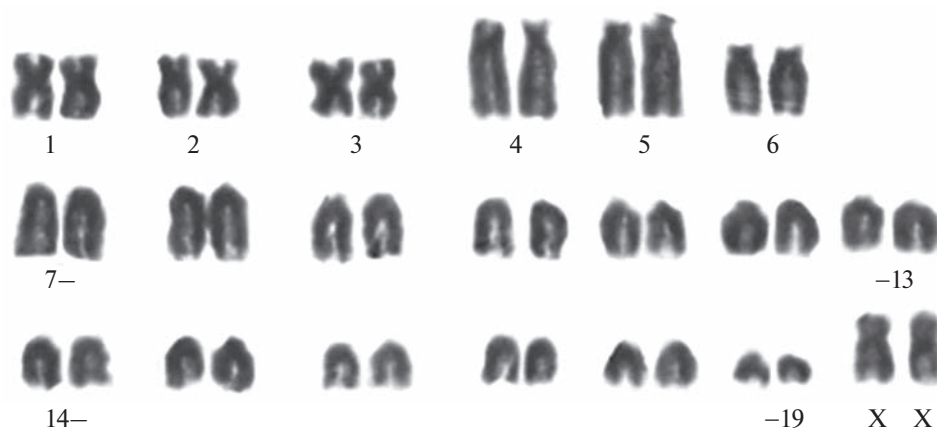


Рис. 2. Кариотип самки *Crocidura lasiura* (№ 4712) долины р. Тырма Хабаровского края. $2n = 40$, $NF = 54$, $Nfa = 50$. Три группы хромосом: №№ 1, 2 и 3 – мета- субметацентрики (M-SM); №№ 4, 5, 6 – субтелоцентрики (ST); №№ 7–19 – акроцентрики (A).

Axio Imager 1 на базе Центра коллективного пользования ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН.

Хромосомы в нашей раскладке (рис. 2) разделены на три группы (мета- субметацентрики (M-SM), субтелоцентрики (ST) и акроцентрики (A)), как это было сделано в работах по белозубкам Азии и Индокитая (Ruedi, Vogel, 1995; Motokawa et al., 1997, 2001, 2004; Kartavtseva, Park, 2010).

Кариотип самки состоит из 19 пар аутосом: трех пар небольших мета-субметацентриков (№№ 1–3 на рис. 2), двух пар крупных и одной пары средних размеров субтелоцентриков (№№ 4–6) и 13 пар акроцентриков (№№ 7–19), плавно уменьшающихся в размерах от средних до маленьких ($2n = 40$, $Nfa = 50$). Пара X-хромосом, представленная субметацентриками средних размеров, немного более крупная, чем субметацентрики аутосомных пар. Морфология X-хромосомы соответствует таковой на раскладке, опубликованной ранее (Zima et al., 1998), однако в этом более раннем описании и в нашем описании приведены разные значения числа плеч, что указывает на определенные различия в морфологии аутосом. В нашем случае (у самки из Хабаровского края, р. Тырма) $NF = 54$ (рис. 2), а в другом (у самки и самца – Приморский край, р. Туманная) $NF = 56$ (Zima et al., 1998), хотя на раскладке в цитированной статье морфологические характеристики хромосом невыразительные и непонятно, как получилось данное в публикации число плеч 56, которое, за вычетом 4 плеч двуплечей пары X-хромосом, для аутосомного набора составит $Nfa = 52$. В новом, нами описанном кариотипе аутосомное число плеч меньше, $Nfa = 50$. Больше число плеч в первоначальной публикации ($Nfa = 54$: Орлов, Булатова, 1983) явно ошибочное из-за неправильного отнесения пары

субметацентрических половых хромосом к аутосомам, а акроцентрической пары аутосом – к XX-хромосомам.

В сравнительном анализе кариотипов Восточноазиатских и Индокитайских 40-хромосомных видов было отмечено сходство по числу плеч, $NF = 56$ (*C. lasiura*, *C. fuliginosa* Blyth 1855, *C. dsinezumi* (Temminc 1842), *C. tanakae* Kuroda 1938, *C. tadae kurodae* Jemeson et Jones 1977) (Motokawa et al., 2001). В некоторых случаях описана внутривидовая изменчивость по этому признаку. Так, *C. fuliginosa* из западной Малайзии имеет $NF = 54–58$ в результате изменчивости числа ST хромосом от 4 до 6 пар при наличии двух пар мета- субметацентрических (Ruedi et al., 1990). Для другого вида – *C. tadae* Tokuda et Kano 1936 из о-ва Тайвань и мелких островов Зеленого (Green) и Орхидей (Orchid) – NF варьирует от 54 до 64 (число ST хромосом варьирует от 3 до 8 пар). При этом четко определены 3 пары мета- субметацентрических средних размеров (№№ 1, 2, 3) и 3 пары крупных ST хромосом (№№ 4, 5, 6) в кариотипе с $2n = 40$, $NF = 54$. Увеличение числа плеч аутосом связано с появлением коротких плеч на хромосомах пар более мелких размеров – №№ 12, 13, 14, 16 и 17. Также описана и изменчивость морфологии Y-хромосомы (метацентрик или акроцентрик) (Fang, Lee, 2002). Позже для пяти особей о-ва Тайвань были описаны кариотипы с $2n = 40$, $NF = 56$, где учитывали короткие плечи только четырех пар крупных ST хромосом, а короткие плечи более мелких хромосом игнорировали. Использование G-окрашивания хромосом (Motokawa et al., 2004) позволило присвоить номера парам аутосом и предположить, что изменчивость морфологии Y-хромосомы обусловлена перичентрической инверсией. С учетом наших данных, к группе видов с изменчивым числом плеч

хромосом следует относить и *C. lasiura*. Стоит, однако, обратить внимание на неоднозначность в интерпретации такого признака, как число плеч, которое или учитывается, или игнорируется в анализе субтелоцентриков.

В итоге проведенной работы показано, что усурийская белозубка в своем распространении на территории Хабаровского края, юга Дальнего Востока России может достигать более северных районов, чем предполагалось ранее. При этом нельзя исключить возможность проникновения ее в Амурскую обл. Исследование кариотипа этого вида обнаруживает признаки внутривидовой изменчивости по числу плеч аутосом ($2n = 40$, $NFa = 50, 52$), подтверждена субметацентрическая морфология X-хромосомы, есть основания предполагать и наличие цитогенетических различий между географическими популяциями *C. lasiura*.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (тема № 121031500274-4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гамалеев А.Д., Новик А.П., 1964. Землеройки средней подзоны хвойно-широколиственных лесов Дальнего Востока // Сообщение Дальневосточного филиала СО АН СССР. № 23. С. 131–136.
- Графодатский А.С., Раджабли С.И., 1988. Хромосомы сельскохозяйственных и лабораторных животных. Атлас. Новосибирск: Наука. 128 с.
- Зайцев М.В., Войта Л.Л., Шефтель Б.И., 2014. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Насекомоядные. СПб. 391 с.
- Нестеренко В.А., 1999. Насекомоядные юга Дальнего Востока и их сообщества. Владивосток: Дальнаука. 173 с.
- Охотина М.В., 1984. Отряд Insectivora – Насекомоядные // Наземные млекопитающие Дальнего Востока. М.: Наука. С. 31–72.
- Орлов В.Н., Булатова Н.Ш., 1983. Сравнительная цитогенетика и кариосистематика млекопитающих. М.: Наука. 405 с.
- Фрисман Л.В., Капитонова Л.В., Картавцева И.В., Шереметьева И.Н., 2019. Полевые сборы мелких млекопитающих на территории северо-востока Малого Хингана и южной части Буреинского хребта // Региональные проблемы. Т. 22. № 2. С. 13–25. <https://doi.org/10.31433/2618-9593-2019-22-2-13-25>
- Burgin C.J., He K., Haslauer R., Sheftel B.I., Jenkins P., Ruedi M., et al., 2018. Family Soricidae (shrews). In: Wilson D.E., and Mittermeier, R.A. (Eds). Handbook of the Mammals of the World. Vol. 8. Insectivores, Sloths and Colugos. Barcelona: Lynx Edicions. P. 332–551.
- Fang Y.-P., Lee L.L., 2002. Re-evaluation of the Taiwanese white-toothed shrew, *Crocidura tadeae* Tokuda and Kano, 1936 (Insectivora: Soricidae) from Taiwan and two off-shore islands // J. Zool. (London). Vol. 257. P. 145–154. <https://doi.org/10.1017/s0952836902000742>
- Iwasa M.A., Ohdachi S.D., Han S.H., Oh H.S., Abe H., Suzuki H., 2001. Karyotype and RFLP of the nuclear rDNA of *Crocidura* sp. on Cheju Island, South Korea (Mammalia, Insectivora) // Mammalia. Vol. 65. № 451–459.
- Kartavtseva I.V., Park I.-S., 2010. Y chromosome peculiarities and chromosomal G- and C-staining in *Crocidura shantungensis* (Insectivora, Soricidae) // Comparative Cytogenetics. Vol. 4. № 1. P. 67–71. <https://doi.org/10.3897/compcytogen.v4i1.22>
- Motokawa M., Harada M., Lin L., Koyasu K., Hattori S., 1997. Karyological study of the gray shrew *Crocidura attenuata* (Mammalia: Insectivora) from Taiwan // Zoological Studies. Vol. 36. P. 70–73.
- Motokawa M., Suzuki H., Harada M., Lin L.-K., Koyasu K., Sen-ichi Oda S.-I., 2000. Phylogenetic relationships among East Asian species of *Crocidura* (Mammalia, Insectivora) inferred from mitochondrial cytochrome b gene sequences // Zoological Science. Vol. 17. P. 497–504.
- Motokawa M., Harada M., Wu Y., Lin L.-K., Suzuki H., 2001. Chromosomal polymorphism in the gray shrew *Crocidura attenuata* (Mammalia: Insectivora) // Zoological Science. Vol. 17. P. 1153–1160.
- Motokawa M., Harada M., Lin L.-K., 2004. Variation in the Y chromosome of *Crocidura tadeae kurodai* (Insectivora, Soricidae) // Mammal Study. Vol. 30. P. 53–64. <https://doi.org/10.1078/1616-5047-00143>
- Motokawa M., Yu H., Harada M., 2005. Diversification of the white-toothed shrews of the genus *Crocidura* (Insectivora: Soricidae) in East and Southeast Asia // Mammal Study. Vol. 30. P. 53–64. [https://doi.org/10.3106/1348-6160\(2005\)30\[S53:DOT-WSO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.3106/1348-6160(2005)30[S53:DOT-WSO]2.0.CO;2)
- Ruedi M., Maddalena T., Yong Hoi-Sen, Vogel P., 1990. The *Crocidura fuliginosa* species complex (Mammalia: Insectivora) in peninsular Malaysia: Biological, karyological and genetical evidence // Biochemical Systematics and Ecology. Vol. 18. № 7–8. P. 573–581. [https://doi.org/10.1016/0305-1978\(90\)90131-X](https://doi.org/10.1016/0305-1978(90)90131-X)
- Ruedi M., Vogel P., 1995. Chromosomal evolution and zoogeographic origin of southeast Asian shrews (genus *Crocidura*) // Experientia. Vol. 51. P. 174–178. <https://doi.org/10.1007/BF01929365>. PMID: 7875257
- Zima J., Lukacova L., Machola M., 1998. Chromosomal evolution in shrews. In Evolution of Shrews (eds Wojcik J.M., Wolsan M.). Mammal Research. Institute, Polish Academy of Sciences: Bialowieza, Poland. P. 175–218.

NEW DATA ON THE NORTHERN RANGE LIMIT AND CHROMOSOMAL SET OF THE USSURI WHITE TOOTHED SHREW (*CROCIDURA LASIURA*, SORICIDAE, LIPOTYPHLA)

I. V. Kartavtseva¹*, A. I. Stepanova¹

¹*Federal Scientific Center for the Biodiversity of the Terrestrial Biota of East Asia, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok, 690022 Russia*

**e-mail: kartavtseva@biosoil.ru*

In an intermontane kettle at the southwestern spurs of the Bureinsky Mountain Range, in the Bureya River basin, the Ussuri white-toothed shrew has been recorded for the first time. This locality lies north of the previously supposed species distribution range in the south of the Russian Far East. The study of the female karyotype has allowed us to describe the morphology of the chromosomes of *Crocidura lasiura* ($2n = 40$, $NF = 54$). The karyotype differs from the earlier published information ($2n = 40$, $NF = 56$) on the number of subtelocentric autosomes. The data obtained expand the northern range limit of the Ussuri white-toothed shrew and show variability in the number of chromosome arms ($NFa = 50, 52$).

Keywords: distribution, karyotype, chromosomal variability

УДК 599.742.73:591.9

УВЕЛИЧЕНИЕ ЧИСЛЕННОСТИ ДАЛЬНЕВОСТОЧНОГО ЛЕСНОГО КОТА (*PRIONAILURUS BENGALENSIS EUPTILURA*, FELIDAE, CARNIVORA) В ЮЖНОМ ПРИАМУРЬЕ

© 2023 г. К. Н. Ткаченко*

Институт водных и экологических проблем ДВО РАН, Хабаровск, 680000 Россия

*e-mail: carnivora64@mail.ru

Поступила в редакцию 28.07.2022 г.

После доработки 30.12.2022 г.

Принята к публикации 10.01.2023 г.

Дальневосточный лесной кот (*Prionailurus bengalensis euptilura* Elliot 1871) на юге Дальнего Востока России, в основном, обитает в равнинных и предгорных ландшафтах, к настоящему времени большей частью преобразованных человеком. Материал собран в 1987–2022 гг. в южном Приамурье (левобережье р. Амур на юге Еврейской автономной области (ЕАО) и правобережье р. Амур (правобережье приустьевой части р. Усури), Хабаровский край). Регистрировали следы котов, погибших животных, применяли фотоловушки. Использованы данные 4560 дневников сотрудников отдела охраны Большехехирского заповедника, находящегося в районе исследований, за 1964–2009 гг. Сейчас на левобережье Амура на юге ЕАО дальневосточный лесной кот живет постоянно, хотя в 2010-х гг. считалось, что на эту территорию он изредка заходит. Количество встреч следов кота на 10 км в районе исследований на правобережье Амура в 2011–2021 гг., по сравнению с периодом 2000–2010 гг., возросло примерно в два раза. Кот заселил районы внутри ареала, где его никогда не отмечали. Увеличение численности и процесс расселения дальневосточного лесного кота как на левобережье, так и на правобережье р. Амур начались в 2000-х гг., и с первой половины 2010-х гг. он отмечается здесь постоянно. В настоящее время в южном Приамурье кот обитает оседло, что подтверждается находками его выводков. Кот в основном живет на сельскохозяйственных землях, что обусловлено его способностью хорошо приспосабливаться к антропогенным изменениям среды обитания.

Ключевые слова: сельскохозяйственный ландшафт, приспособляемость, Дальний Восток России, размножение

DOI: 10.31857/S0044513423050100, **EDN:** RKGLKQ

Дальневосточный лесной кот (*Prionailurus bengalensis euptilura* Elliot 1871) на юге Дальнего Востока России в основном обитает в равнинных и предгорных ландшафтах, к настоящему времени большей частью преобразованных человеком (Юдин, 2015). Утверждалось, что на юге Дальнего Востока России к концу 2000-х гг. произошло сокращение его ареала и снижение численности (Туманов, 2009). Однако наблюдения последних 22 лет за дальневосточным лесным котом в южном Приамурье свидетельствуют об увеличении его численности. Он появился даже в местах внутри ареала, где его никогда не отмечали (Ткаченко, 2009, 2011). Сообщалось, что “внутреннее строение ареала кота приобрело в настоящее время сложнейшую мозаику ленточно-очагового типа с наличием в нем не занятых видом территорий” (Юдин, 2015, с. 175). Сведения о распространении и характере обитания (заходящий или оседлый) дальневосточного лесного кота на лево-

бережье и правобережье р. Амур в южном Приамурье противоречивы. Так, считается, что на левобережье Амура он лишь заходит (Кастрикин и др., 2013; Юдин, 2015), но по другим данным он живет здесь постоянно (Туманов, 2009). На правобережье Амура по правобережной долине р. Усури северная граница его ареала в России проходит, по одним данным, примерно у села Кедрово в Вяземском р-не Хабаровского края, расположенного на правом берегу Усури (Ghimirey et al., 2022), по другим – достигает устья Усури (Абрамов, Хляп, 2012; Юдин, 2015). При этом указывалось, что дальневосточный лесной кот на правобережье приустьевой части Усури не обитает оседло и только заходит, причем не ежегодно (Ткаченко, 2009; Юдин, 2015). Этот вывод делали на том основании, что в данном районе никогда не регистрировали выводков дальневосточного лесного кота (Юдин, 2015). Целью данной работы было уточнить представления о современном

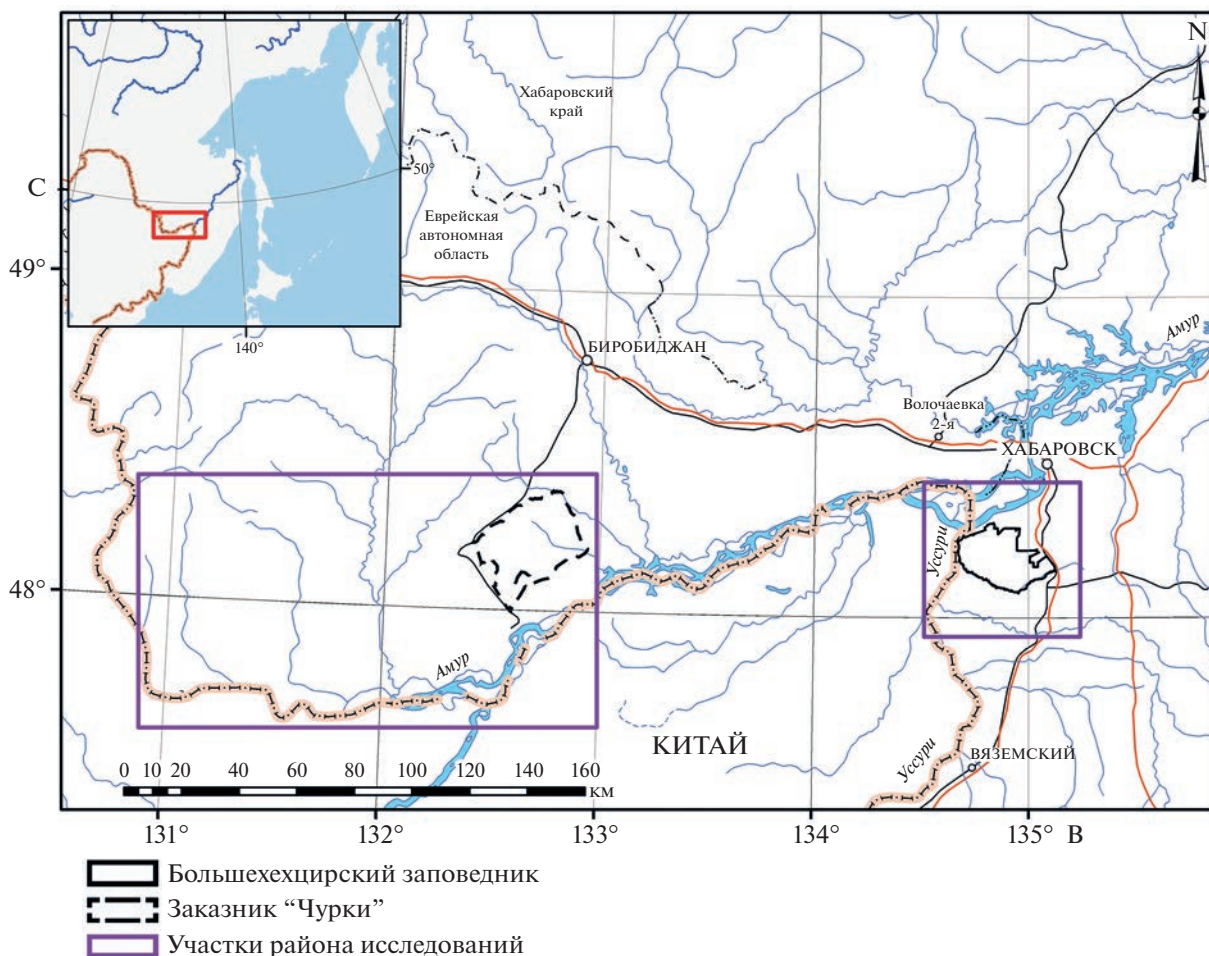


Рис. 1. Участки района исследований в южной части Еврейской автономной области и Хабаровском крае (Большехехцирский заповедник и сопредельная территория).

распространении, численности и характере обитания дальневосточного лесного кота у северной границы ареала в южном Приамурье, а также описать процесс заселения территории, не занятой этим видом, внутри ареала.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собирали круглогодично на двух участках южного Приамурья в Хабаровском крае и Еврейской автономной области (ЕАО) (рис. 1).

Хабаровский край. В 1987–2015 гг. исследования проводили в Большехехцирском заповеднике, расположенном в приустьевой части р. Уссури. В 1987–2022 гг. работы вели на сопредельных территориях, преимущественно, к югу от заповедника в междуречье Кия–Чирки (правые притоки р. Уссури в приустьевой части), где находится гидромелиоративная система (создавалась в 1960–1990-х гг.).

Встречи животных и их следов в течение года. При маршрутном обследовании Большехехцир-

ского заповедника и сопредельной территории во все сезоны года пешком, на снегоходах и автомобилях автором отмечено 34 следа дальневосточного лесного кота, сотрудниками Большехехцирского заповедника и охотником – четыре следа (информация из личных бесед). Также из личных бесед с А.М. Долгих и С.Н. Шереметьевым выяснено, что дважды котов визуально наблюдали в южной части Большехехцирского заповедника и на междуречье Кия–Чирки, прилегающем к этой части заповедника. Общая протяженность маршрутов (в т.ч. зимних (ноябрь–март) маршрутов по учету следовой активности млекопитающих) автора на сопредельной территории 3788 км, в заповеднике 9912 км.

Зимний маршрутный учет. На гидромелиоративной системе в междуречье Кия–Чирки пять раз проводился зимний маршрутный учет с автомобиля на постоянном маршруте длиной 26 км, по которому в зависимости от проходимости полевой дороги проезжали от 14 до 26 км. Всего за четыре учета в ноябре 2017–2020 гг. обследован

81 км маршрута, за один учет в феврале 2019 г. – 21 км. Зима 2018/2019 гг. была очень малоснежной (высота снежного покрова во время учета в начале февраля составляла 10–16 см), что дало возможность провести учет в конце зимы. Обычно к этому времени полевые дороги сильно перемерзает снегом, и проехать по ним на автомобиле невозможно. В Большехецирском заповеднике зимний маршрутный учет проводился пешком на постоянных маршрутах, общая длина которых 76 км. За 20 зимних сезонов (1990/1991–2009/2010 гг.) по ним пройдено 2783 км.

Регистрация погибших животных и животных, отловленных живыми. Учитывали случаи гибели и отлова отдельных особей дальневосточного лесного кота (14 особей). Так, в 2000–2022 гг. в Большехецирском заповеднике и на сопредельной территории зафиксировано 12 погибших котов (случайно добыты охотниками, убиты орланом-белохвостом и собаками, причины гибели двух животных не установлены), из которых осмотрены тушки и останки восьми. Черепа и шкурки шести (три самца и три самки) из восьми погибших котов, обследованных автором, в настоящее время хранятся в Зоологическом музее ДВФУ (Владивосток) и два черепа двух самок и шкурка одной из них – в личной коллекции автора. За этот период два кота отловлены охотниками живыми (одна особь осмотрена).

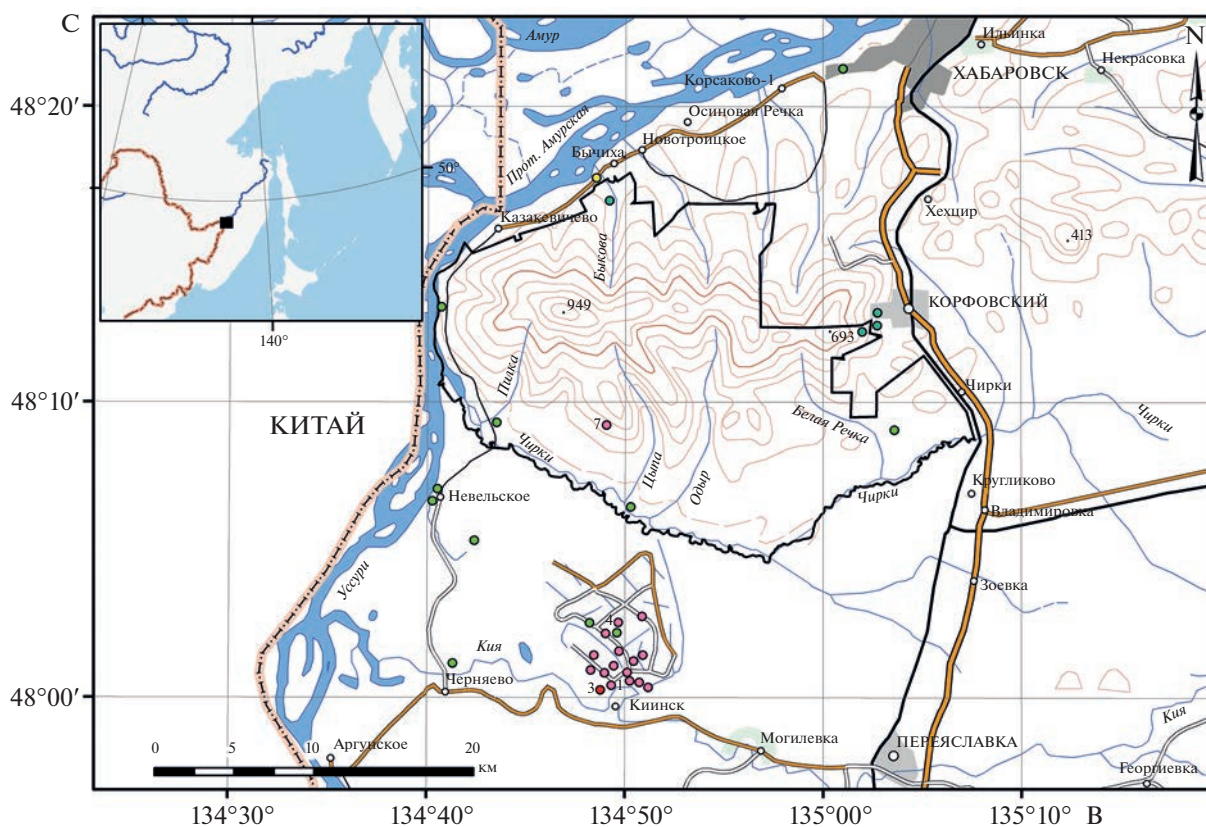
Фотоловушки. Во время исследований применялись цифровые (2012–2022 гг.) и пленочные (1998–2001 гг.) фотоловушки. Так, на гидромелиоративной системе в междуречье Кия–Чирки в 2015–2022 гг. использовали цифровые фотоловушки различных моделей: Boly SG 562-C, SG 562-D, SG 2060-D; Bushnell Trophy Cam XLT, Aggressor; Covert Illuminator; Cuddeback Attack, 1200, C1; Reconyx UltraFire WR6; ScoutGuard 565FV-8M; Seelock S308. Их устанавливали на шести точках: три поселения азиатского барсука (*Meles leucurus*) (№ 1 48.005389° с.ш., 134.819333° в.д., № 2 48.044361° с.ш., 134.780528° в.д. и № 3 48.003139° с.ш., 134.813861° в.д.) и три звериные тропы (№ 4 48.045028° с.ш., 134.786194° в.д., № 5 48.03875° с.ш., 134.782944° в.д. и № 6 48.06925° с.ш., 134.857222° в.д.). В Уссурийском заповеднике на юге Приморского края при помощи фотоловушек установлено, что дальневосточный лесной кот часто посещает поселения азиатского барсука, а также то что самки кота приводят на его поселения котят (Рожнов, Сидорчук, 2016; Sidorchuk et al., 2015). Поэтому в междуречье Кия–Чирки поселения азиатского барсука были выбраны для длительного слежения за дальневосточным лесным котом при помощи фотоловушек. Поселения № 1 и № 3 найдены 16 января 2013 г. и 15 февраля 2017 г. соответственно, во время троплений разных особей кота. Судя по их следам на поселе-

ниях, отдельные входы (отнорки) использовались котами продолжительное время в качестве убежищ.

На поселении № 1 исследования с помощью фотоловушек проводили с ноября 2015 г. по настоящее время в сроки с конца октября–начала ноября по начало апреля, на поселении № 3 – с августа 2017 г. по настоящее время (со второй декады июля–середины октября по начало–сердину апреля). На поселении № 2 фотоловушки использовали в апреле–июле 2017 г., на звериных тропах № 4 – в апреле–декабре 2016 г., № 5 – в апреле–августе 2018 г., № 6 – с конца января по конец марта 2019 г. Обычно на одном пункте размещали одну фотоловушку (изредка две). За регистрацию дальневосточного лесного кота принимали одно посещение пункта установки фотоловушки, вне зависимости от количества проходов и полученных фотографий за это посещение, а также числа приходивших одновременно особей. Отработано 2728 фотоловушко-суток и получено 448 снимков котов. Животные были зафиксированы 60 раз в трех пунктах установки фотоловушек: поселения барсука №№ 1 и 3, звериная тропа № 4 (рис. 2). Надежно идентифицировано 15 особей дальневосточного лесного кота, из них два котенка. В Большехецирском заповеднике исследования с помощью двух пленочных фотоловушек TrailMaster проводили в 1998–2001 гг., с применением цифровых (Bushnell Trophy Cam XLT; Covert Illuminator; Cuddeback Attack, 1200; ScoutGuard 565FV-8M) – исследования проводили в 2012–2015 гг. в сроки с конца марта до начала ноября и лишь изредка до конца декабря. В заповеднике пункты установок фотоловушек не были упорядочены и их меняли в разные дни, недели, месяцы и годы. На каждом пункте, как правило, устанавливалась одна фотоловушка. Период работы пленочных фотоловушек на точке длился от двух до 50 сут, после чего их переустанавливали в другое место. Время работы цифровых фотоловушек на одном пункте длилось от двух суток до семи месяцев. Пленочными фотоловушками отработано 402 фотоловушко-суток и не сделано ни одной фотографии дальневосточного лесного кота, цифровыми – 2218 фотоловушко-суток и получено три фотографии одного животного за разовое посещение звериной тропы (№ 7 48.145694° с.ш., 134.834389° в.д.) (рис. 2).

Географические координаты мест установки фотоловушек определены с помощью GPS-навигатора Garmin eTrex legend HCx.

Дневники сотрудников отдела охраны Большехецирского заповедника. Были просмотрены 4560 дневников сотрудников отдела охраны Большехецирского заповедника за период 1964–2009 гг. Для каждого обхода дневники заводили и вручали лесникам и государственным инспекторам запо-



Границы:

□ Большехехцирский заповедник

Места регистраций дальневосточного лесного кота в разные периоды исследований

● 1976–1985 гг. (Черных, 1981; Макаров, Тагирова, 1989; Долгих и др., 1993)

● 1986–1999 гг. (Оригинальные данные)

● 2000–2012 гг. (Оригинальные данные)

● 2013–2022 гг. (Оригинальные данные)

● Точка обнаружения выводка в 2021 г. (Оригинальные данные)

1, 3, 4, 7 – Номера пунктов установки фотоловушек, где был зафиксирован кот (соответствуют нумерации в тексте)

Рис. 2. Места регистраций дальневосточного лесного кота (следы, визуальные наблюдения, данные фотоловушек, отловленные и погибшие животные) на участке района исследований в Хабаровском крае (Большехехцирский заповедник и сопредельная территория) с 1976 г. по апрель 2022 г.

ведника, отвечавшим каждый за свой обход, и они сдавали их ежемесячно в течение года.

Следы дальневосточного лесного кота. С наступлением теплого времени года (апрель–октябрь) отдельные особи домашней кошки (*Felis catus*) уходят из населенных пунктов в природные биотопы (Юдин, 2015; Ткаченко, 2021). Они могут жить вдали от человеческого жилья обычно до начала холодного времени года (ноябрь–март), если высота снежного покрова составляет 10–15 см. Лишь очень малоснежной зимой 2018/2019 гг. следы домашней кошки были обнаружены примерно в 8.5 км от ближайшего населенного пункта в феврале, когда высота снежного покрова не превышала 16 см. Следы домашней кошки похо-

жи на следы дальневосточного лесного кота, но немного меньше по размерам и имеют несколько иную форму, что позволяет надежно различать эти виды. Отпечатки лап дальневосточного лесного кота (рис. 3) очень похожи на отпечатки лап кавказской лесной кошки, рисунки следов которой приведены А.Н. Формозовым (1989, с. 37) в книге “Спутник следопыта”. На уплотненной поверхности надувного сугроба размеры отисков лап дальневосточного лесного кота составляли: ширина и длина передней лапы 4.0 × 3.3 см, задней лапы 3.3 × 3.7, ширина большой подошвенной подушечки (“пятки”) передней лапы 2.2, задней лапы 1.8. Совмещенные следы (при ходьбе задняя лапа попадает точно в след от передней),

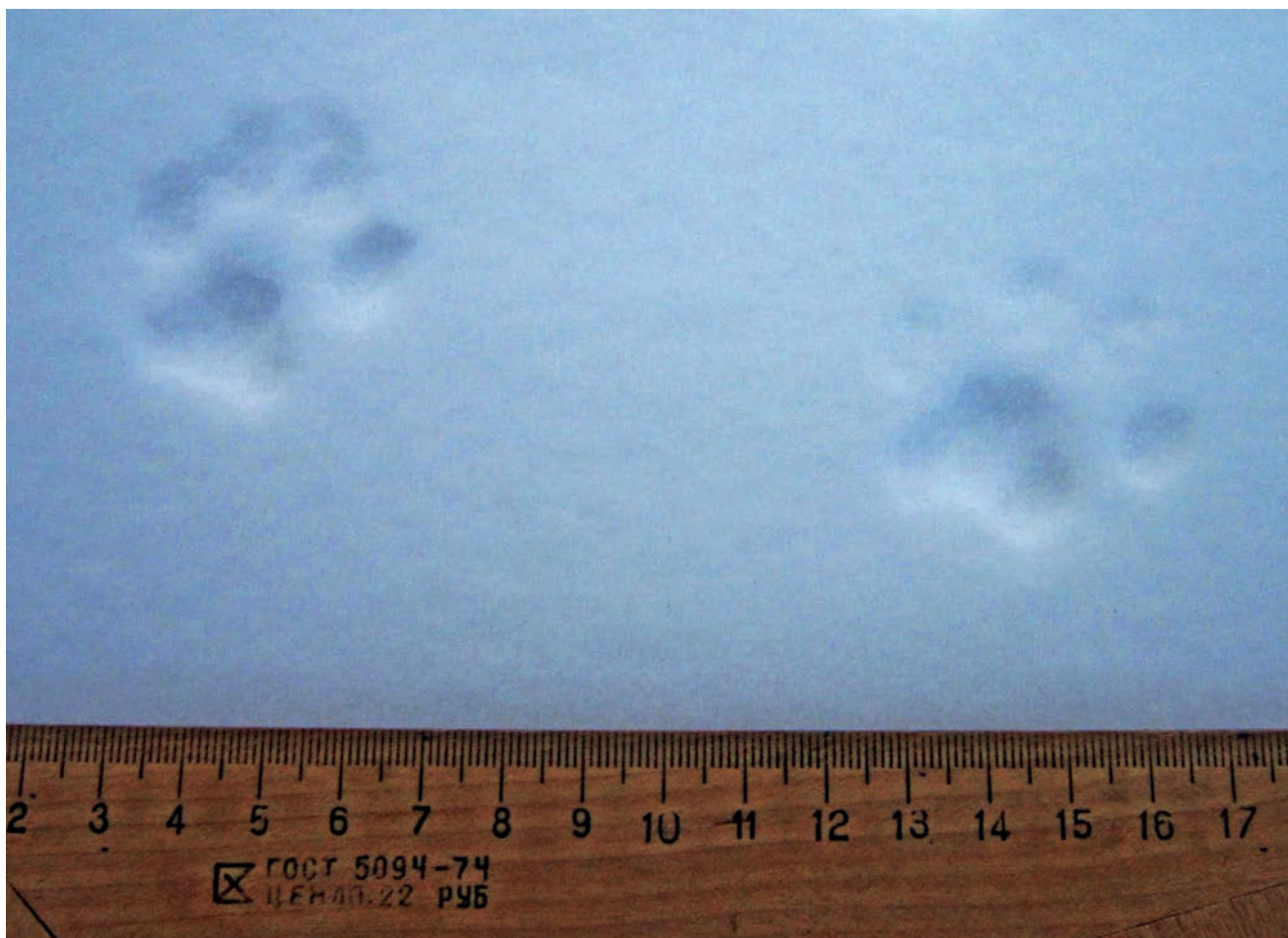


Рис. 3. Отпечатки передней (справа) и задней лап дальневосточного лесного кота на уплотненной поверхности надувного сугроба. Правобережная долина р. Кия в приустьевой части (район им. Лазо, Хабаровский край). 07.02.2017. Здесь и далее фото автора.

обнаруженные на припорошенных снегом (глубиной 3–4 см) следах снегоходов, имели размеры 3.3–3.5 × 3.5–3.7 см, ширину “пятки” 1.9–2.1. Задняя лапа у дальневосточного лесного кота более продолговатая, чем передняя, что видно на следах (рис. 3). Лапы самок кота сильнее вытянуты, чем лапы самцов. Так, у четырех погибших самок ширина и длина передних лап соответствовали 3.0–3.3 × 3.1–3.7 см, задних – 2.5–3.0 × 3.0–3.8, ширина “пятки” передней лапы – 1.8–2.4, задней – 1.7–1.9. У двух погибших самцов ширина и длина передних лап 3.3, 4.0 × 3.0, 3.6, задних – 3.0, 3.6 × 3.5, 3.7, ширина “пятки” передней лапы 2.3, 2.5, задней – 1.8, 2.0.

Перемещаясь, дальневосточный лесной кот нередко чередует аллюры (то шагом, то прыжками), что характерно для него (рис. 4). Из шести вытروпленных следовых цепочек на двух (общей длиной 1.7 км) отмечен только шаг, на четырех таких цепочках (574 м) отмечены шаг (332 м) и прыжки (242 м). При высоте снежного покрова до

10 см кот может передвигаться только шагом, чередование аллюров автор наблюдал по снегу разной глубины (1–34 см). Обычно длина прыжков равна 74–106 см, но иногда бывает больше. Например, 22 декабря 2017 г. кот делал прыжки длиной 117–171 см по льду искусственного водоема при снежном покрове 18–24 см. На неглубоком снегу (около 10 см и меньше) следы от прыжков кота напоминают “двухчетку” куных (рис. 5). Двигаясь шагом по снегу глубиной около 30 см, кот прокладывает траншею (рис. 4). Ширина шага составляет 27–44 см (в среднем 32) по снегу глубиной не более 10 см. Отпечатки лап, ширину шага и длину прыжков кота измеряли по схеме, разработанной для амурского тигра (Матюшкин, Юдаков, 1974).

Дальневосточный лесной кот может натаптывать сеть тропок в окрестностях своего убежища, нередко пользуется следами снегоходов, автомобилей, лыж и отпечатками лап других животных (лисица, заяц-беляк). Примечательно, что следы



Рис. 4. Чередование аллюров дальневосточного лесного кота по снегу глубиной 29–31 см. На переднем плане видны следы от прыжков, на дальнем – траншея в снегу, пробитая передвигающимся шагом котом. Правобережная долина р. Кия в приустьевой части (район им. Лазо, Хабаровский край). 07.02.2017.



Рис. 5. Следы от прыжков дальневосточного лесного кота, напоминающие “двухчетку” куных. Высота снежного покрова 11 см. Правобережная долина р. Кия в приустьевой части (район им. Лазо, Хабаровский край). 17.11.2017.

кота, прошедшего по следам лисицы, совершенно не видны. Такое впечатление, что кроме лисицы никто не проходил. Поэтому кот чаще попадает в капканы, выставленные под след лисицы — охотник даже не подозревает, что тропкой пользуется еще и кот.

Полевые дороги дальневосточной лесной кот пересекает (всего зафиксировано девять эпизодов) прыжками почти под прямым углом (три эпизода), с проходом по полотну дороги с чередованием аллюров (шаг и прыжки) до 36 м (четыре), шагом через трубу (один), проложенную под дорогой, в месте пролегания осушительного канала. В одном случае установить не удалось, каким аллюром кот преодолел полевую дорогу, потому что снег на ней был сильно накатан автомобилями. Маршруты кота по полевым дорогам редки, и наиболее протяженный из них составил 1.2 км. В отличие от следовых цепочек дальневосточного лесного кота, следы домашней кошки могут тянуться по полевым дорогам на протяжении нескольких километров, и ни разу не было отмечено, чтобы она переходила на прыжки.

Еврейская автономная область (ЕАО). Дополнительные исследования были проведены в южной части ЕАО. Так, 4–12 июля 2012 г. обследовали окрестности села Союзное и 8–13 июля 2013 г. — заказник “Чурки” в бассейне р. Вертопрашиха. В окрестностях села Союзное о дальневосточном лесном коте собраны только опросные сведения. В заказнике “Чурки” в бассейне р. Вертопрашиха суммарная протяженность пеших маршрутов составила приблизительно 29 км, из них по грунтовыми дорогам — около 20 км. Также получена информация из личной беседы с госинспектором заказника “Чурки” С.В. Згортюком, которая частично подкреплена фотографиями погибших животных.

Статистика. Статистический анализ для сравнения различий в количестве регистраций дальневосточного лесного кота за разные десятилетия проводился с использованием χ^2 -критерия (Плохинский, 1980). Значение $p < 0.05$ рассматривалось как минимальный уровень, определяющий значимость.

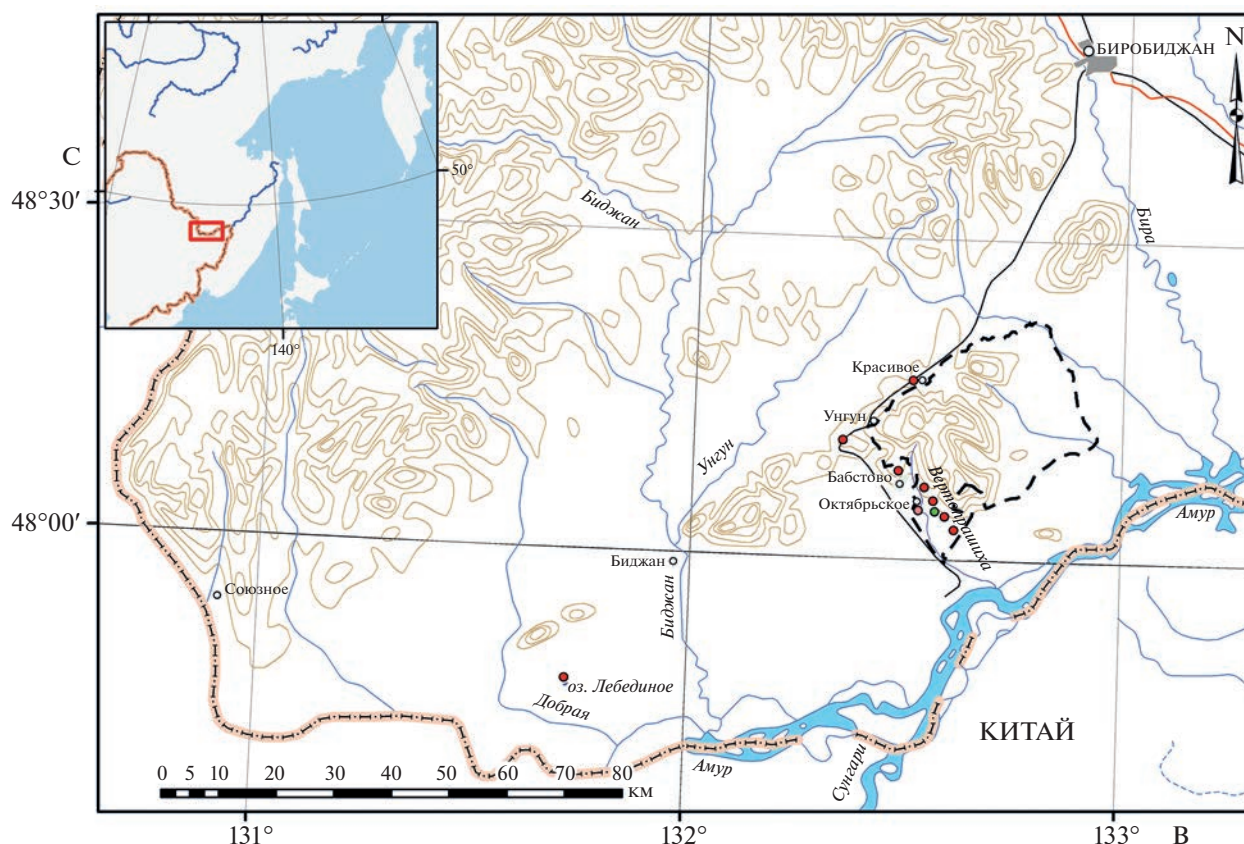
РЕЗУЛЬТАТЫ

С 2000-х гг. дальневосточный лесной кот в южном Приамурье, как на левобережье, так и на правобережье Амура, стал регистрироваться несколько чаще. На левобережье Амура в южной части ЕАО в заказнике “Чурки” в бассейне р. Вертопрашиха в июле 2013 г. следы котов встречены четыре раза на грунтовых дорогах. По левобережью р. Вертопрашихи (в пределах заказника) регистрировали их выводки (С.В. Згортюк, личное сообщение) (рис. 6). В 2003, 2011–2013 гг.

в окрестностях оз. Лебединое и заказника “Чурки” коты отмечены пять раз (два наблюдались визуально, два найдены мертвыми и один пойман живым) (С.В. Згортюк, личное сообщение) (рис. 6). Заметен рост количества регистраций в начале 2010-х гг. (одна регистрация в 2003 г. и восемь регистраций в 2011–2013 гг.) (рис. 6), который, тем не менее, не подтвердился статистически ($\chi^2 = 1.0$, $df = 3$, $p > 0.2$). Возможно, такой результат получен из-за очень небольшого количества данных. В окрестностях с. Союзное, которое расположено примерно к юго-западу от заказника “Чурки”, в июле 2012 г. следы кота обнаружить не удалось. Возможно, они не были встречены, потому что кот в этих местах отмечается очень редко, о чем свидетельствовали местные жители, не приводя при этом конкретных данных. Но подобное представление может сформироваться и из-за его скрытного образа жизни, что более вероятно.

В приустьевой части р. Уссури (Большехехцирский заповедник и его окрестности) в Хабаровском крае, входящей в ареал дальневосточного лесного кота, он стал чаще встречаться в 2000–2022 гг. (115 регистраций — следы, погибшие животные, визуальные наблюдения, данные фотоловушек). За предыдущий период 1986–1999 гг. он встречен только один раз у северной границы заповедника. Хотя в отдельных местах указанного района кота до 2000 г. не было, т.е. внутри ареала существовали участки, не заселенные им. Так, в южной части заповедника и на сопредельной с ней территории (междуречье Кия—Чирки частью занятое гидромелиоративной системой) кот впервые отмечен в январе 2000 г.

На южном участке Большехехцирского заповедника и в междуречье Кия—Чирки количество встреч старых и свежих следов кота в зимние сезоны 2010/2011–2020/2021 гг. увеличилось в среднем примерно в два раза по сравнению с показателями, полученными в зимние сезоны 1999/2000–2009/2010 гг. (рис. 7). Но достоверных различий обнаружено не было ($\chi^2 = 7.0$, $df = 10$, $p > 0.2$). Очевидно, численность кота на данной территории после вселения в 2000-х гг. возросла незначительно и в 2010-х гг. стабилизировалась. Но факт заселения котом этих мест свидетельствует, что подъем его численности произошел в более южных районах Хабаровского и Приморского краев, откуда он проник в междуречье Кия—Чирки и в южную часть Большехехцирского заповедника. В заповеднике в 2010-х гг. (с ноября 2015 г. исследования в заповеднике не проводятся) кот зафиксирован один раз (фотоловушка) 30 апреля 2014 г. на скалистом склоне горы Острая в южных предгорьях хребта Большой Хехцир (№ 7) (рис. 2). Хотя следы кота не были обнаружены в зимние сезоны 2001/2002–2011/2012 гг. (рис. 7), его следы и погибших животных отмечали в пери-



Границы:

— Заказник “Чурки”

Места регистраций дальневосточного лесного кота:

- 2003 г. (С.В. Згортюк, личное сообщение)
- 2011–2013 гг. (С.В. Згортюк, личное сообщение и оригинальные данные)
- Примерное место обнаружения выводка (С.В. Згортюк, личное сообщение)

Рис. 6. Места регистраций дальневосточного лесного кота (следы, визуальные наблюдения, отловленные и погибшие животные) на участке района исследований в южной части Еврейской автономной области в 2003, 2011–2013 гг.

од апреля–октября 2002–2012 гг., но не ежегодно. Так, по одному следу встречено в сентябре 2002 г. и в июне 2004 г., погибших животных регистрировали в июне 2007 г. (одна особь) и в октябре 2009 г. (две особи).

Наиболее показателен процесс заселения дальневосточным лесным котом с 2000 г. междуречья Кия–Чирки, где проводился капканный промысел пушных зверей (енотовидная собака (*Nyctereutes procyonoides*), волк (*Canis lupus*), лисица (*Vulpes vulpes*), азиатский барсук, колонок (*Mustela sibirica*)), но ранее указанного года его не отлавливали капканами. Так, сотрудники отдела охраны Большехицкого заповедника, до его организации в 1963 г., длительное время охотились в междуречье Кия–Чирки, но никогда не добывали кота и даже не знали его следов. Не добывали кота при помощи капканов и другими способами и другие местные охотники. Нет сведений о нем в дневни-

ках сотрудников отдела охраны заповедника за 1964–1999 гг. В 1987–1999 гг. кот автором также не регистрировался. В 2000–2012 гг. кот стал эпизодически встречаться в междуречье Кия–Чирки (впервые отмечен в январе 2000 г. – попал в капкан). Так, его следы отмечены дважды и нецеленаправленно добыты пять особей. Возможно, это был период освоения этих мест. С 2013 г. по настоящее время кота на этой территории регистрируют (следы, погибшие животные, визуальные наблюдения, данные фотоловушек) ежегодно. Численность его относительно стабильна, но на рубеже 2018 и 2019 гг. она несколько снизилась, что заметно по встречаемости его свежих и старых следов на маршрутах зимой (рис. 7). Сходную динамику численности кота показали данные зимних маршрутных учетов и фотоловушек. Так, в ноябре 2017 г. встречено 1.4 следа кота на 10 км маршрута, в ноябре 2018 г. – 0.6, в феврале и но-

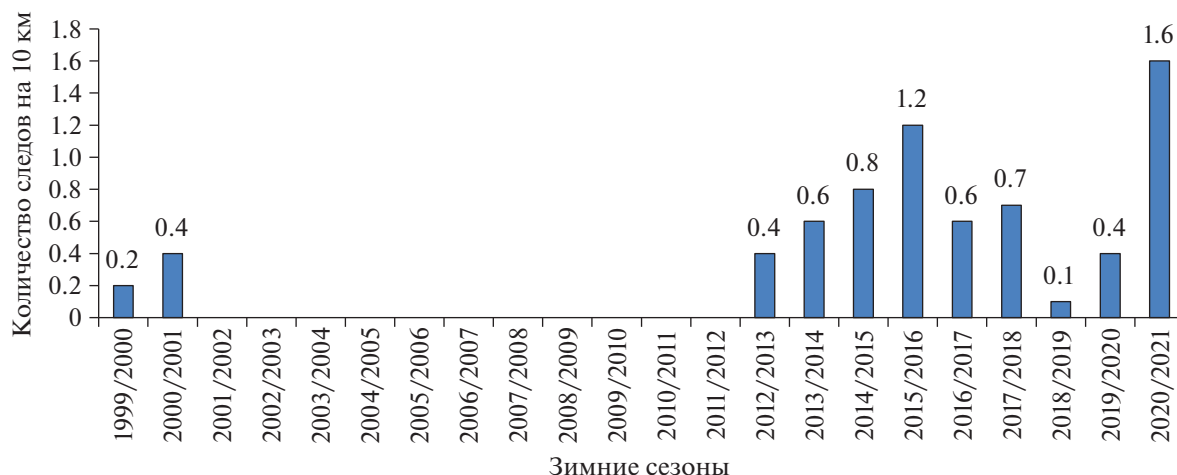


Рис. 7. Частота встреч свежих и старых следов дальневосточного лесного кота за 22 зимних сезона в южной части Большехецирского заповедника и на примыкающей к ней территории (междуречье Кия—Чирки).

ябре 2019 г. — 0, в ноябре 2020 г. — 1.2. Фотоловушками разные особи дальневосточного лесного кота регистрировались в 2016–2021 гг. Учитывали их количество в течение года. Также сравнивались снимки идентифицированных котиков, сделанные в разные годы. Всего идентифицировано 15 котиков за 2495 фотоловушко-суток (1.0% зарегистрированных особей на 100 фотоловушко-суток в 2016 г., 0.3% — 2017, 0.2% — 2018, 0.2% — 2019, 0.7% — 2020, 1.2% — 2021). Плотность населения дальневосточного лесного кота (количество животных, зафиксированных фотоловушками в разные годы, на площади (не более 50 км²), где устанавливались камеры) составила в 2016 г. 0.8 особи (четыре за год) на 10 км², в 2017 — 0.2 (т.е. одна особь), в 2018 — 0.2 (одна особь), в 2019 — 0.2 (одна особь), в 2020 — 0.6 (три особи), в 2021 — 1.0 (пять особей). Установлено, что в междуречье Кия—Чирки кот размножается. Так, на поселении азиатского барсука № 3, расположенном в правобережной долине р. Кия, фотоловушкой пять раз был запечатлен выводок дальневосточного лесного кота (самка и два котенка) в августе 2021 г. (рис. 2, 8). Таким образом, дальневосточный лесной кот в настоящее время на этой территории обитает оседло и выводит потомство, хотя немногим более 20 лет назад он здесь отсутствовал (рис. 2).

Примечательно, что расселение и увеличение численности дальневосточного лесного кота в междуречье Кия—Чирки произошло в сельскохозяйственном ландшафте. Этому, прежде всего, способствовали сохранившиеся участки леса по окраинам и среди полей на возвышенностях (релаксах), заросли травы и кустарников по низинам вокруг старичных озер. Кроме того, поля и пастбища, заброшенные в 1990-х гг., склоны осушительных каналов, берега искусственных водоемов и обочины полевых дорог поросли высокой тра-

вой, кустарниками и деревьями, что также создало хорошие кормовые и защитные условия.

Возможно, об увеличении численности дальневосточного лесного кота в южном Приамурье в последнее десятилетие свидетельствуют дальние заходы отдельных особей в несвойственные ему места обитания. Так, около семи лет назад его неоднократно добывали в долине среднего течения р. Хор (правый приток р. Уссури) в окрестностях с. Гвасюги (район им. Лазо Хабаровского края) (В.Н. Дербенцев, личное сообщение). Эта территория удалена от равнинных ландшафтов долины Уссури, где находятся основные места обитания кота, более чем на 100 км к востоку и находится в зоне горных хвойно-широколиственных лесов.

На правобережье Амура, в частности в Большехецирском заповеднике и его окрестностях (Хабаровский край), в 2000-х гг. участились встречи с дальневосточным лесным котом, даже в местах внутри ареала, где его до этого не было, в 2010-х гг. количество встреч возросло и они стали ежегодными. По имеющимся данным, на левобережье Амура (ЕАО) число встреч с дальневосточным лесным котом также увеличилось в 2010-х гг., что, вероятно, свидетельствовало о повышении его численности. Отмеченные случаи размножения дальневосточного лесного кота на этих участках района исследований подтверждают, что в настоящее время в южном Приамурье он обитает оседло.

ОБСУЖДЕНИЕ

О распространении дальневосточного лесного кота на юге Дальнего Востока России в середине XIX столетия не существовало единого мнения и среди первых исследователей этого края. Так, Маак (1861) указывал, что кот обитал только в



Рис. 8. Самка дальневосточного лесного кота (слева) с котенком (второй детеныш в кадр не попал) на поселении азиатского барсука № 3 в правобережной долине р. Кия (приустьевая часть), район им. Лазо, Хабаровский край. 11.08.2021.

верхнем и среднем течении р. Уссури и, со слов местных жителей, уточнял, что уже около ее правого притока р. Субки (в настоящее время “Шивки”) этого животного нет. Таким образом, по данным Маака (1861), кот в тот период отсутствовал в нижнем течении Уссури, в частности в приустьевой ее части, где он впервые отмечен в 2000 г. и в настоящее время живет оседло. По сведениям Пржевальского (1990), обследовавшего юг Дальнего Востока в 1867–1869 гг., дальневосточный лесной кот населял Уссурийский край и южную часть среднего течения р. Амур. При этом оба автора подчеркивали, что в большей части области своего распространения он редок. Но Пржевальский (1990) уточнил, что кот обыкновенен на побережье Японского моря между заливом Посыета и гаванью Ольги.

В северной части ареала в России (левобережье Амура, бассейн нижнего течения Уссури) популяция дальневосточного лесного кота всегда была разрежена (Гептнер, Слудский, 1972). Так, на юге Приморского края, особенно на побережье заливов Посыета и Петра Великого и на

р. Суйфун (в настоящее время “Раздольная”), кот обычен (в среднем одна, редко четыре–шесть особей на 10 км²) (Кучеренко, 1973). В заповеднике “Кедровая падь” наивысшая плотность кота в год повышенной численности от двух до пяти особей на 1000 га (Гептнер, Слудский, 1972). В южных отрогах Сихотэ-Алиня и на Уссурийско-Ханкайской низменности одна особь приходится на 4000–8000 га. Уже к северу от р. Иман (в настоящее время “Большая Уссурка”) кот повсеместно чрезвычайно редок (Кучеренко, 1973). К тому же, его численность и площадь ареала в последние десятилетия на начало 1970-х гг. неуклонно сокращались на юге Дальнего Востока России (Гептнер, Слудский, 1972; Кучеренко, 1973, 1981). Если в 1930-х гг. в Приморском крае заготавливалось до 1297 шкурок, то к началу 1970-х гг. они попадали на заготовительные пункты единично (Кучеренко, 1973). На всем юге Дальнего Востока в 1930-х гг. заготавливалось 886–2177 шкурок дальневосточного лесного кота в год (Зубаровский, 1939). В течение 10 лет (к 1981 г.) не было получено сведений о встречах кота в ле-

вобережном Приамурье, на западном макросклоне Сихотэ-Алиня севернее 47° с.ш. и на восточном макросклоне севернее 46° с.ш. (Кучеренко, 1981).

На левобережье Амура в ЕАО в XX столетии дальневосточный лесной кот был редок (Зубаровский, 1939; Кучеренко, 1973; Туманов, 2009). Хотя, “на Зейско-Буреинской равнине (“Амурская лесостепь”) и в Биробиджане перед войной кот был, однако, обыкновенен” (Гептнер, Слудский, 1972, с. 263). В начале 1970-х гг. он на левобережье Амура, в частности на юге ЕАО, почти исчез (Гептнер, Слудский, 1972; Кучеренко, 1973а). В течение последующих 10 лет сведений о встречах с котом в левобережном Приамурье получено не было (Кучеренко, 1981). Утверждается, что в настоящее время он лишь изредка заходит на левобережье Амура (юго-восточная окраина Зейско-Буреинской и юго-запад Среднеамурской равнин) и не размножается здесь (Юдин, 2015). Однако данные автора, напротив, свидетельствуют об увеличении численности кота и оседлом его обитании (наблюдения выводков) на юге ЕАО в 2010-х гг. (рис. 6) и подтверждают мнение Туманова (2009), что эта территория входит в ареал кота. Также об увеличении численности дальневосточного лесного кота на левобережье Амура свидетельствует возрастание количества встреч с ним на юго-востоке Амурской обл. и в соседнем с ней Облученском р-не ЕАО в 2000-х гг. и начале 2010-х гг. (Бабыкина и др., 2012; Кастрикин и др., 2013). При этом подчеркивалось, что в Облученском р-не ЕАО встречи с дальневосточным лесным котом нередки (Бабыкина и др., 2012). В начале 2000-х гг. отмечены дальние заходы кота к северу от ареала в Читинскую обл. предположительно из Китая или Амурской обл. (Медведев и др., 2007 – по: Туманов, 2009). Вероятно, подобное также можно объяснить увеличением его численности в пределах ареала.

В Хабаровском крае в бассейне нижнего течения Усури к началу 1970-х гг. дальневосточный лесной кот стал довольно редок (Гептнер, Слудский, 1972) и, в частности, отсутствовал в Большехехцирском заповеднике и его окрестностях (Казаринов, 1973). Его шкурки заготавливали также очень редко и не каждый год (Кучеренко, 1973). На рубеже 1970–1980-х гг. в Хабаровском крае кот “если и не исчез, то исключительно редок” (Кучеренко, 1981, с. 146). Кроме того, в этом крае в 1930-х гг. он тоже встречался редко, и добыча его за сезон исчислялась единицами (Зубаровский, 1939). По некоторым данным, численность кота продолжала снижаться и в 2000-х гг. (Туманов, 2009). Однако во второй половине 1970-х гг. в окрестностях Большехехцирского заповедника численность дальневосточного лесного кота несколько возросла (Черных, 1981; Юдин, 1984; Макаров, Тагилова, 1989). Его впервые от-

метили у восточной границы заповедника в 1976 г. (пойман в капкан в пос. Корфовский) (Черных, 1981). С этого времени кот регулярно встречался в его восточной и северной частях до 1985 г. (Макаров, Тагилова, 1989; Долгих и др., 1993; Ткаченко, 2011) (рис. 2). В 1980-х гг. наблюдали “повышение численности и повсеместное расселение вида в пределах ареала” на юге Дальнего Востока России (Юдин, 1989, с. 210). В 1986–1999 гг. численность дальневосточного лесного кота в районе исследований значительно снизилась (рис. 2). Примерно в это же время сократилась численность и на Приханкайской низменности (Нестеренко и др., 2006). В 2000-х гг. в Большехехцирском заповеднике и его окрестностях количество особей кота заметно возросло (рис. 2). В этот период на данном участке района работ этот вид регистрировали и другие исследователи. Так, зимой 2005 г. следы одной особи обнаружены в районе Большехехцирского заповедника (Туманов, 2009), однако не уточнено место встречи. С этого времени не только участились встречи с котом (следы, визуальные наблюдения и др.), но зверьки стали периодически попадать в капканы. Примечательно, что это произошло при снижении интенсивности промысла пушных видов зверей, за исключением соболя, доля которого в заготовках составляла 98%, на фоне падения спроса на “цветную” пушнину на международном рынке (Дунищенко и др., 2014).

В междуречье Кия–Чирки и в южной части Большехехцирского заповедника в 1964–1999 гг. дальневосточного лесного кота вообще не было (Казаринов, 1973; Черных, 1981; Макаров, Тагилова, 1989; Долгих и др., 1993; Ткаченко, 2009). Также он не был отмечен в 1965–1975 гг. на сельскохозяйственных землях в других местах южного Приамурья (Сапаев, 1976). В частности, по данным этого исследователя, кот отсутствовал на сельскохозяйственных землях, прилегающих с юго-востока к району исследований автора в междуречье Кия–Чирки. В междуречье Кия–Чирки и южной части Большехехцирского заповедника дальневосточного лесного кота стали наблюдать в 2000–2012 гг., но не ежегодно. Также отмечен рост численности кота в 2000-х гг. в Приморском крае, и встречи с ним участились на юге региона (Туманов, 2009). Предположение Юдина (2015) – дальневосточный лесной кот лишь заходит в заповедник и его окрестности из Китая – основывалось на том, что он регистрировался здесь не каждый год и отсутствовали доказательства его размножения. Хотя ранее предполагалось, что кот в этой местности размножается (Ткаченко, 2011). В Китае в левобережном бассейне Усури он обитает южнее района исследований автора – в бассейне р. Мулинхэ (Gao et al., 1987 – по: Юдин, 2015). Новыми данными подтверждается, что кот отсутствует на участке левобережного Приамурья, на западном макросклоне Сихотэ-Алиня севернее 47° с.ш. и на восточном макросклоне севернее 46° с.ш. (Кучеренко, 1981).

бережной долины нижнего течения р. Уссури от ее устья вверх примерно до широты села Кедрово (Вяземский р-н, Хабаровский край) (Ghimirey et al., 2022), расположенного на правом берегу этой реки. Вероятно, в междуречье Кия–Чирки кот проник из более южных районов Хабаровского и Приморского краев, и толчком к расселению послужило увеличение его численности. С 2013 г. в междуречье Кия–Чирки встречи с дальневосточным лесным котом стали ежегодными, и количество их возросло по сравнению с показателями 2000-х гг. (рис. 2, 7), хотя статистически это не подтвердилось. Вид стал постоянным обитателем в этом месте, появились выводки (рис. 2, 8). В 2016–2021 гг. в междуречье Кия–Чирки плотность населения в разные годы составляла 0.2–1.0 особи на 10 км² (в среднем 0.5 особи на 10 км²). Ранее для Хабаровского края данные по плотности населения кота не приводились, и лишь констатировалось, что он очень редок (Кучеренко, 1973, 1981, 1997). В Приморском крае плотности населения дальневосточного лесного кота больше. Так, в первой половине 2010-х гг. в наиболее типичных биотопах плотность населения составляла три–пять особей на 10 км² (Юдин, 2015). В то же время сделано предположение, что в настоящее время плотность кота в основных местах обитания на юге Приморского края не превышает одну–две особи на 10 км² (Уфыркина и др., 2022), что почти не отличается от приведенных выше данных на начало 1970-х гг. (Кучеренко, 1973). В середине 1990-х гг. в зоне типичных мест обитания плотность кота была ниже – одно животное приходилось на 40–80 км² (Кучеренко, 1997), что аналогично данным этого автора на начало 1970-х гг., приведенным выше (Кучеренко, 1973). На равнинах и предгорьях южного участка Большехехцирского заповедника дальневосточный лесной кот сейчас присутствует постоянно, вселившись с прилегающей территории. Таким образом, данные последнего десятилетия свидетельствуют об оседлом обитании кота в междуречье Кия–Чирки и в Большехехцирском заповеднике. Очевидно, этому способствовало увеличение численности кота в более южных районах Хабаровского и Приморского краев, откуда он проник на эту территорию.

В последние годы возросло количество встреч с дальневосточным лесным котом в бассейнах рек Хор и Бикин, на расстоянии более чем 100 км от типичных мест обитания в долине Уссури (Олейников и др., 2020; оригинальные данные), откуда он расселяется, вероятно, при увеличении численности.

Очевидно, имеют место колебания границы ареала, проходящей не по изолирующим преградам, а на естественном климатическом и ландшафтном (леса маньчжурского типа) пределе.

Вид, находящийся в таких условиях, чувствителен к климатическим изменениям, не только к многолетним, но и кратковременным (Гептнер, Слудский, 1972).

Ранее считалось, что преобразование среды обитания человеком отрицательно сказывается на численности и распространении дальневосточного лесного кота (Кучеренко, 1973а; Юдина, Юдин, 1991; Юдин, 2015). Однако в последние годы появились свидетельства того, что он успешно приспосабливается к присутствию человека (Naidenko et al., 2021; оригинальные данные). Подобное отмечают и в юго-восточной Азии. Например, в Сингапуре бенгальская кошка обычна на плантациях масличных пальм (Chua et al., 2016). Таким образом, в южном Приамурье дальневосточный лесной кот оседло обитает в основном на сельскохозяйственных землях. Очевидно, при подходящих обстоятельствах, когда по окраинам и среди полей сохранены участки естественной растительности на возвышенностях (релках) и др., кот успешно приспосабливается к изменившейся обстановке. Этому также способствует зарастание склонов осушительных каналов и заброшенных полей травой, кустарниками и деревьями, что улучшает кормовые и защитные условия. Таким образом, дальневосточный лесной кот при определенных условиях хозяйствования хорошо приспосабливается к антропогенным нарушениям среды обитания. По данным Юдина (2015), лишь обширные открытые пространства сельскохозяйственных земель практически не заселены хищником.

ВЫВОДЫ

В 2000-х гг. в южном Приамурье начались увеличение численности дальневосточного лесного кота и заселение им участков внутри ареала, где он ранее не отмечался. В настоящее время как на левобережье, так и на правобережье Амура в приустьевой части правобережья р. Уссури кот размножается и обитает постоянно.

Расселение и увеличение численности дальневосточного лесного кота происходило в основном на сельскохозяйственных землях.

Благодаря хорошей приспосабливаемости, дальневосточный лесной кот освоил земли (где отмечены его выводки), вовлеченные в сельскохозяйственное производство в южном Приамурье.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарен за помощь в сборе материала сотрудникам Большехехцирского заповедника А.М. Долгих, А.Б. Наземных, Д.С. Киргизову, Л.А. Матлаку, В.В. Репяхову, А.И. Лукину, сотрудникам ИВЭП ДВО РАН (Хабаровск) Д.К. Куреншикову и Д.В. Андреевой, жителю с. Киинск (район им. Лазо Хабаров-

ского края) С.Н. Шереметьеву, госинспектору заказника “Чурки” (ЕАО) С.В. Згортюку. Я признателен А.В. Остроухову и Э.В. Аднагулову (ИВЭП ДВО РАН, Хабаровск) за содействие при составлении карт.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абрамов А.В., Хляп Л.А., 2012. Отряд Carnivora // Млекопитающие России: систематико-географический справочник (Сборник трудов Зоологического музея МГУ). Ред. Павлинов И.Я., Лисовский А.А. Т. 52. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 313–382.
- Бабыкина М.С., Антонов А.И., Кастрикин В.А., 2012. Новые встречи лесного кота (*Felis euptylura*) // Амурский зоологический журнал. Т. 4. № 1. С. 97.
- Гептнер В.Г., Слудский А.А., 1972. Млекопитающие Советского Союза. Хищные (гиены и кошки). Т. 2. Ч. 2. М.: Высшая школа. 551 с.
- Долгих А.М., Черных П.А., Ткаченко К.Н., 1993. Млекопитающие // Флора и фауна заповедников. Вып. 53. Позвоночные животные Большехецирского заповедника (Аннотированные списки видов). М.: ИЭМЭЖ им. А.Н. Северцова РАН. С. 45–55.
- Дунишенко Ю.М., Ермолин А.Б., Даренский А.А., Долинин В.В., Соловей А.А., Голубь А.М., Жуков А.Ю., 2014. Охотничьи ресурсы Хабаровского края. Хабаровск: Хабаровская краевая типография. 324 с.
- Зубаровский М.И., 1939. Дальневосточный лесной кот *Felis (Prionailurus) euptylura microtis* Milne-Edwards (1868–1874) // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отд. биол. Т. 48. Вып. 2–3. С. 75–81.
- Казаринов А.П., 1973. Фауна позвоночных Большехецирского заповедника // Зоогеография. Вопросы географии Дальнего Востока. Сб. 11. Хабаровск. С. 3–29.
- Кастрикин В.А., Антонов А.И., Бабыкина М.С., Париллов М.П., 2013. Новые данные по млекопитающим Хинганского заповедника // Амурский зоологический журнал. Т. 5. № 1. С. 94–96.
- Кучеренко С.П., 1973. Современное распространение амурского лесного кота // Редкие виды млекопитающих фауны СССР и их охрана. Сборник материалов. М.: Наука. С. 84–85.
- Кучеренко С.П., 1973а. Звери у себя дома. Хабаровск: Хабаровское книжное издательство. 318 с.
- Кучеренко С.П., 1981. Сокращение ареалов редких и исчезающих млекопитающих Амуро-Уссурийского края // Редкие и исчезающие животные суши Дальнего Востока СССР. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 145–146.
- Кучеренко С., 1997. Амурский лесной кот // Охота и охотничье хозяйство. № 9. С. 14–16.
- Маак Р., 1861. Путешествие по долине реки Усури. СПб. 224 с.
- Макаров Ю.М., Тагирова В.Т., 1989. Крупные хищники Большехецирского заповедника // Териологические исследования на юге Дальнего Востока. Владивосток: ДВО АН СССР. С. 134–136.
- Матюшкин Е., Юдаков А., 1974. Следы амурского тигра // Охота и охотничье хозяйство. № 5. С. 12–17.
- Нестеренко В.А., Юдин В.Г., Тиунов М.П., 2006. Млекопитающие // Позвоночные животные заповедника “Ханкайский” и Приханкайской низменности. Владивосток: ООО РИЦ “Идея”. С. 234–254.
- Олейников А.Ю., Попов В.В., Колчин С.А., 2020. Документальное подтверждение обитания пятнистого оленя, дальневосточного лесного кота и полевой мыши на территории национального парка “Бикин” // Амурский зоологический журнал. Т. 12. № 3. С. 357–363.
- Плохинский Н.А., 1980. Алгоритмы биометрии. М.: изд-во Московского университета. 150 с.
- Пржевальский Н.М., 1990. Путешествие в Уссурийском крае 1867–1869 гг. Владивосток: Дальневосточное книжное издательство. 323 с.
- Рожнов В.В., Сидорчук Н.В., 2016. Поведенческая экология барсуков. Опыт сбора данных с помощью фотоловушек. М.: Товарищество научных изданий КМК. 104 с.
- Сапаев В.М., 1976. Млекопитающие сельскохозяйственного ландшафта юга Приамурья // Животный мир и охотничье хозяйство Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 126–132.
- Ткаченко К.Н., 2009. Кошачьи (Carnivora, Felidae) Большехецирского заповедника // Амурский зоологический журнал. Т. 1. № 3. С. 275–280.
- Ткаченко К.Н., 2011. Дальневосточный лесной кот (*Prionailurus euptylura*) в Большехецирском заповеднике и на сопредельной территории (Хабаровский край) // Териофауна России и сопредельных территорий. Международное совещание (IX Съезд Териологического общества при РАН). М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 483.
- Ткаченко К.Н., 2021. Питание лисицы (*Vulpes vulpes*) в Большехецирском заповеднике и его окрестностях (южное Приамурье) // Зоологический журнал. Т. 100. № 1. С. 68–78.
- Туманов И.Л., 2009. Редкие хищные млекопитающие России (мелкие и средние виды). СПб.: ООО “Бранко”. 448 с.
- Уфьркина О.В., Беклемишева В.Р., Гончарук М.С., Керли Л., Графодатский А.С., Перельман П.Л., 2022. О необходимости внесения дальневосточного лесного кота *Prionailurus bengalensis euptylura* в Красные книги Приморского края и Российской Федерации // Биота и среда природных территорий. Т. 10. № 3. С. 21–35.
- Формозов А.Н., 1989. Спутник следопыта. М.: Изд-во МГУ. 320 с.
- Черных П.А., 1981. Редкие млекопитающие Большехецирского заповедника // Редкие и исчезающие животные суши Дальнего Востока СССР. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 147–148.
- Юдин В.Г., 1984. Отряд Carnivora Bowdich, 1821 – Хищные // Наземные млекопитающие Дальнего Востока СССР: Определитель. М.: Наука. С. 216–316.
- Юдин В.Г., 1989. Дальневосточный лесной кот // Редкие позвоночные животные советского Дальнего Востока и их охрана. Л.: Наука. С. 209–210.

- Юдин В.Г., 2015. Дальневосточный лесной кот. Владивосток: Дальнаука. 443 с.
- Юдина Е.В., Юдин В.Г., 1991. Аспекты биологии и разведения енотовидной собаки, барсука, рыси и дальневосточного кота. Владивосток: ДВО АН СССР. 40 с.
- Chua M.A.H., Sivasothi N., Meier R., 2016. Population density, spatiotemporal use and diet of the leopard cat (*Prionailurus bengalensis*) in a human-modified succession forest landscape of Singapore // *Mammal Research*. V. 61. № 2. P. 99–108.
- Naidenko S., Chistopolova M., Hernandez-Blanco J.A., Erofeeva M., Rozhnov V., 2021. The effect of highway on spatial distribution and daily activity of mammals // *Transportation Research Part D: Transport and Environment*. V. 94. 102808. P. 1–17. <https://doi.org/10.1016/j.trd.2021.102808>
- Ghimirey Y., Petersen W., Jahed N., Akash M., Lynam A.J., Kun S., Din J., Nawaz M.A., Singh P., Dhendup T., Marcus C., Gray T.N.E., Phyo Kyaw P., 2022. *Prionailurus bengalensis*. The IUCN Red List of Threatened Species 2022: e.T18146A212958253. [Электронный ресурс]. Режим доступа: Дата обновления: 29.12.2021. <https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2022-1.RLTS.T18146A212958253.en>
- Sidorchuk N.V., Maslov M.V., Rozhnov V.V., 2015. Role of badger setts in life of other carnivores // *Studia Ecologica et Bioethica*. V. 13. № 1. P. 81–95.

INCREASE IN THE ABUNDANCE OF THE AMUR LEOPARD CAT (*PRIONAILURUS BENGALENSIS EUPTILURA*, FELIDAE, CARNIVORA) IN THE SOUTHERN AMUR REGION

K. N. Tkachenko*

Institute of Water and Ecology Problems, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Khabarovsk, 680000 Russia

*e-mail: carnivora64@mail.ru

The Amur leopard cat (*Prionailurus bengalensis euptilura* Elliot 1871) in the south of the Russian Far East mainly lives in flat and foothill landscapes, which have now been mostly transformed by man. The data were collected in 1987–2022 in the southern Amur region (the left bank of the Amur River in the south of the Jewish Autonomous Oblast (JAO) and the right bank of the Amur River (the right bank of the estuary of the Ussuri River), Khabarovsk Krai). Traces of cats and dead animals were recorded, and camera traps were used. The data of 4560 diaries of employees of the Department of protection of the Bolshekhkheksirsky Reserve, located in the research area, for 1964–2009 were used. Now on the left bank of the Amur River in the south of the JAO, the Amur leopard cat lives constantly, although in the 2010s it was believed that it rarely enters this territory. Number of sightings of cat tracks in the study area on the right bank of the Amur in 2011–2021 compared to the period 2000–2010 increased about two times. It has populated areas within the range where it has never been noted. The increase in the number and the process of settlement of the Amur leopard cat, both on the left bank and on the right bank of the Amur River began in the 2000s, and since the beginning of the 2010s it has been observed constantly. Currently, the cat lives sedentary in the southern Amur region, which is confirmed by the findings of its broods. The cat mainly lives on agricultural land, which is due to its ability to adapt well to anthropogenic changes in the habitat.

Keywords: agricultural landscape, adaptability, Russian Far East, reproduction

УДК 599.742.21-22:591.431.4

ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ФОРМЫ ЗУБНЫХ РЯДОВ ПЕСЦА (*VULPES LAGOPUS* L. 1758), РОЛЬ АСИММЕТРИИ И АЛЛОМЕТРИИ

© 2023 г. В. В. Гасилин^а, *, О. Г. Нанова^б, **

^аИнститут экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург, 620144 Россия

^бНаучно-исследовательский Зоологический музей Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, Москва, 125009 Россия

*e-mail: GasilinV@yandex.ru

**e-mail: nanova@mail.ru

Поступила в редакцию 27.09.2022 г.

После доработки 06.12.2022 г.

Принята к публикации 07.12.2022 г.

Исследована географическая изменчивость формы рядов верхних щечных зубов песцов с помощью методов геометрической морфометрии. Географическая изменчивость изучена с использованием 288 экземпляров из 19 локалитетов Северной Америки, Евразии, а также островов Тихого и Северного Ледовитого океанов. Показана значительная мономорфность зубных рядов всех материковых песцов, а также песцов из Гренландии и о-ва Св. Лаврентия. Песцы четырех тихоокеанских популяций — двух командорских и двух прибыловских — существенно отличаются от материковых песцов формой зубных рядов. При этом песцы о-ва Медного, о-ва Беринга и о-вов Прибылова также различаются между собой. Песец о-ва Медного обладает самыми укороченными и широко расставленными зубными рядами, а также очень крупными зубами. Песец о-вов Прибылова, напротив, самый мелкозубый. Аллометрия не играет существенной роли в формировании географической изменчивости зубных рядов песцов. Обнаружен высокий уровень флуктуирующей асимметрии у песцов о-ва Медного и о-ва Св. Георгия по сравнению с ее уровнем в других популяциях песцов. Наиболее вероятно, что для песца о-ва Медного это обусловлено известным низким генетическим разнообразием популяции вследствие прохождения экстремального бутылочного горлышка численности в недавнем прошлом. Выдвинуто предположение о тождественности факторов флуктуирующей асимметрии, действовавших на песцов о-вов Медного и Св. Георгия.

Ключевые слова: млекопитающие, коренные зубы, морфология, геометрическая морфометрия, циркумполярный ареал, островная изоляция

DOI: 10.31857/S0044513423030066, **EDN:** BWQBTA

Песец (*Vulpes lagopus* L. 1758) населяет тундровую зону Евразии и Северной Америки, включая острова (Гептнер, Наумов, 1967). Во многом генетическая и морфологическая структура изменчивости вида определяется океаническим ледовым покровом (Dalén et al., 2005; Geffen et al., 2007; Нанова, 2022), позволяющим, либо позволявшим в прошлом, активно перемещаться на большие дистанции (Сдобников, 1940; Гептнер, Наумов, 1967; Fuglei, Taggroux, 2019).

Географическая изменчивость черепа песца достаточно хорошо изучена. Так, изолированные тихоокеанские популяции песцов Командорских о-вов и о-вов Прибылова отличаются более крупными размерами и более робустной формой черепа по сравнению с материковыми популяциями (Цалкин, 1944; Загребельный, Пузаченко, 2006; Martin-Serra et al., 2019; Нанова, 2022). Песцы Гренландии, напротив, более мелкие (Vibe, 1967; Нано-

ва, 2022). Песцы остальной части ареала в значительной степени однородны по размеру и форме черепа (Пузаченко, Загребельный, 2008; Нанова, 2022).

Несмотря на функциональную связь с костями черепа, зубная система млекопитающих представляет собой отдельный онтогенетический корреляционный модуль (Goswami, Polly, 2010), и ее изменчивость не всегда полностью согласована с изменчивостью черепа (Нанова, 2009). Изменчивость зубной системы песца исследована не так подробно, как кости черепа. В работе Daitch и Guralnick (2007) изучена географическая изменчивость формы первого верхнего моляра с помощью методов геометрической морфометрии. Авторы показали низкий уровень изменчивости формы этого зуба среди населения материка. При этом песцы о-ва Беринга и о-ва Св. Павла наиболее сильно отличались по форме зуба от материковых песцов и друг от друга (о-в Медный и о-в Св. Георгия не

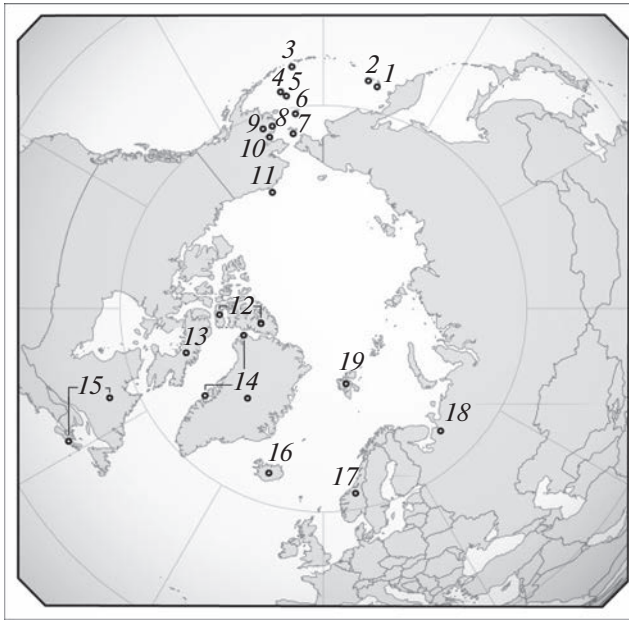


Рис. 1. Пункты добычи особей песца в Северном полушарии и соответствие им нумерации локалитетов в исследовании: 1 – о-в Беринга, 2 – о-в Медный, 3 – о-в Сигуам, 4 – о-в Св. Георгия, 5 – о-в Св. Павла, 6 – о-в Св. Матвея, 7 – о-в Св. Лаврентия, 8 – устье р. Юкон, 9 – пункт Андреевская одиночка, 10 – о-в Св. Михаила, 11 – окр. г. Уткиагвик, 12 – о-ва Элсмир и Девон, 13 – Баффинова Земля, 14 – о-в Гренландия (включая выборки из окр. пункта Йита и залива Диско), 15 – п-ов Лабрадор (включая локалитеты в заливе Унгава, окр. г. Норт Ривер и о-ва Баррен-Айленд), 16 – о-в Исландия, 17 – Скандинавский п-ов, 18 – Архангельская обл. РФ, 19 – о-в Западный Шпицберген.

включены в их анализ). В этой же работе подтверждена мелкозубость песца о-ва Св. Павла, ранее описанная Pengilly (1981). Сопоставление формы щечного зубного ряда одной из сторон черепа песцов Евразии с помощью методов геометрической морфометрии (Нанова, 2009) показало высокую специфичность песца о-ва Медного по этому параметру. Полномасштабного исследования изменчивости зубной системы песцов проведено не было.

В задачи нашей работы входит: 1) исследовать географическую изменчивость формы верхних рядов коренных зубов песцов; 2) оценить роль асимметрии в географической изменчивости формы верхних рядов коренных зубов песцов; 3) оценить роль изменчивости размеров в географической изменчивости формы верхних рядов коренных зубов песцов.

МАТЕРИАЛ

Район исследования – европейский и североамериканский сегменты (включая о-ва Северно-

го Ледовитого океана), а также два острова в азиатском сегменте циркумполярного ареала песца.

Изучены черепа особей, добытых в двух десятках пунктов с кон. 19 (Аляска, п-ов Лабрадор, о-в Гренландия и др.) по кон. 20 вв. Островные локалитеты составили 63%, из которых 71% локалитетов приходится на американский сегмент ареала. Общая исследованная выборка составила 288 черепов, принадлежащих взрослым особям обоих полов с развитой зубной системой. Старые особи с сильно стертými коронками зубов исключены. Частные выборки черепов варьируют от 1 до 63 экз. из одного локалитета. Наименьшие географические расстояния между локалитетами – на Аляске и архипелагах Берингова моря. Эти локалитеты оказались также наиболее обеспеченными материалом (табл. 1).

Из Заполярья происходит 29% черепов. На материковую Европу приходится 7% экземпляров, на островную – 2%, на материковую Северную Америку – 16%, на островную – 58% (38% особей с островов – из Гренландии), на островную Азию (Командорские о-ва) – 17% (рис. 1).

МЕТОДИКА

Предметом исследования являлась изменчивость общей формы рядов щечных зубов обеих сторон черепа песца. Анализ формы проводили методом геометрической морфометрии (Klingenberg, 2011; Zelditch et al., 2012; Васильев и др., 2018).

На начальном этапе исследования при помощи фиксированной цифровой фотокамеры (Canon 650D) получали изображения отобранных черепов с вентральной стороны. Затем в программах TpsUtil 1.74 и TpsDig2 на основе цифровых изображений создавали надлежащие tps-файлы и представляли ландмарки (Zelditch et al., 2012), призванные отразить форму рядов щечных зубов у песцов из различных локалитетов. Каждый экземпляр охарактеризовали при помощи 32 ландмарок, помечающих передние и задние края коронок и долинок между буграми премоляров и моляров верхней челюсти (табл. 2, рис. 2). Полный набор ландмарок каждой особи схематично очерчивает форму зубных рядов и называется конфигурацией. Расстановка ландмарок осуществлялась троекратно ради последующей оценки ее точности (ошибки), обусловленной личностным фактором исследователя. Дальнейшие расчеты проводили на усредненных по трем сериям расстановки консенсусных конфигурациях.

Собственно анализ формы, ее изменчивости проводили в программе MorphoJ (Klingenberg, 2011). Сравнение конфигураций зубных рядов песцов предварительно процедурой прокрустового совмещения, которая устраняет информацию о масштабе объектов и об их положении в пространстве. Прокрустово совмещение делает возможным непосред-

Таблица 1. Локалитеты и объем изученной коллекции, экз.

Номер выборки	с.ш.	в.д.	Локалитет	Регион	Страна	1	2	0	<i>n</i>	Коллекция
1	55.06	166.26	о-в Беринга	Командорские острова	РФ	11	12	1	24	ЗММГУ
2	54.71	167.71	о-в Медный	Командорские острова	РФ	1	4	20	25	ЗММГУ
3	52.32	172.53	о-в Сигуам	Андреяновские острова, Алеутский архипелаг	США	—	—	1	1	NMNH
4	56.58	169.61	о-в Св. Георгия	Прибылова острова	США	2	3	2	7	NMNH
5	57.18	170.28	о-в Св. Павла	Прибылова острова	США	9	12	42	63	NMNH
6	60.43	172.71	о-в Св. Матвея	—	США	—	1	—	1	NMNH
7	63.39	170.34	о-в Св. Лаврентия	—	США	13	11	—	30	BNHM, NMNH
8	62.60	164.81	устье р. Юкон	Аляска	США	—	1	—	1	NMNH
9	51.96	175.72	пункт Андреевская одинокка	Аляска	США	—	—	3	3	NMNH
10	63.28	162.09	о-в Св. Михаила	—	США	—	—	3	4	NMNH
11	71.34	156.75	окр. г. Уткигвик	Аляска	США	7	12	0	19	NMNH
12	80.70	78.03	о-в Элсмир	Нунавут	Канада	2	1	2	5	NMNH
	75.44	87.63	о-в Девон	Нунавут	Канада	1	—	—	1	NMNH
13	68.59	74.65	—	Баффинова Земля	Канада	—	—	—	36	BNHM
14	—	—	—	Гренландия, остров	Дания	3	2	—	20	AMNH
	78.31	72.63	окр. пункта Иита	Гренландия, остров	Дания	—	—	—	1	AMNH
	69.19	52.07	залив Диско	Гренландия, остров	Дания	—	—	1	1	NMNH
15	—	—	—	Лабрадор, полуостров	Канада	—	—	6	6	BNHM
	59.74	67.56	залив Унгава	Лабрадор, полуостров	Канада	14	3	—	17	AMNH
	53.82	57.10	окр. г. Норт Ривер	Лабрадор, полуостров	Канада	—	1	—	1	AMNH
	44.95	62.04	о-в Баррен-Айленд	Новая Шотландия	Канада	1	—	—	1	AMNH
16	64.80	18.19	о-в Исландия	—	Исландия	—	—	—	2	BNHM
17	—	—	—	Скандинавский полу- остров	Норвегия	—	—	—	5	BNHM
18	—	—	—	Архангельская обл.	РФ	6	8	—	14	ЗММГУ
19	78.31	17.32	о-в Зап. Шпицберген	Шпицберген, архипелаг	Норвегия	—	—	—	4	BNHM

Примечания. 1 – самец, 2 – самка, 0 – пол неизвестен, точность координат условна. ЗММГУ – Зоологический музей МГУ им. М.В. Ломоносова, NMNH – Smithsonian National Museum of Natural History, BNHM – Museum für Naturkunde Berlin, AMNH – American Museum of Natural History. В тексте и в расчетах экземпляры с соседствующих островов Элсмira и Девона рассмотрены совокупно, в качестве выборки из одного локалитета (12), аналогично экземпляры из разных частей Гренландии и экземпляры из нескольких мест на Лабрадоре сведены в две выборки, соответствующие условным локалитетам (14 и 15). *n* – число черепов.

ственное сравнение форм вне зависимости от размеров объектов, что важно, т.к. у песцов существует географическая изменчивость размера (Цалкин, 1944; Vibe, 1967; Frafjord, 1993; Загребельный, Пузаченко, 2006; Нанова, 2022). Различия между конфигурациями выявляли на уровне межгрупповой изменчивости. Исходно группы формировали по локалитету (месту добычи особи). Визуальный анализ существенных различий проводили между консенсусными конфигурациями. Для облегчения визуального распознавания различий их усиливали путем применения двукратного коэффициента

утрирования к консенсусным конфигурациям, полученным по главным компонентам и каноническим переменным. Консенсусная конфигурация, полученная усреднением по общей выборке, называется в работе эталонной.

Разработанный Клиндженбергом (Klingenberg et al., 2002; Klingenberg, 2015) подход позволяет разложить общую ковариационную матрицу на две – симметричную и асимметричную – составляющие. Обе составляющие изменчивости занимают ортогональные друг другу области морфопространства. Вместе они образуют общее тангенци-

Таблица 2. Местоположение ландмарки относительно коронки верхнего щечного зуба

Ландмарка	Положение ландмарки
1, 17	Передний край P1
2, 18	Задний край P1
3, 19	Передний край P2
4, 20	Задний край P2
5, 21	Передний край P3
6, 22	Задний край P3
7, 23	Передний край P4 между параконом и протоконом
8, 24	Вершина паракона P4
9, 25	Задний край P4
10, 26	Передний край M1
11, 27	Долинка между параконом и метаконом M1
12, 28	Точка перегиба лингвального края гипокона M1
13, 29	Задний край M1
14, 30	Долинка между параконом и метаконом M2
15, 31	Лингвальный край гипокона M2
16, 32	Задний край M2

альное пространство форм. Каждое из этих двух подпространств имеет меньшую мерность по сравнению с общим морфопространством. Симметричную и асимметричную составляющие анализировали отдельно при помощи набора статистических методов, что позволило рассмотреть соответствующие аспекты изменчивости.

Анализ главных компонент на прокрустовых координатах провели для оценки общей структуры изменчивости. Канонический анализ в сочетании с перекрестной проверкой (1000 пермутаций) выполнили на прокрустовых координатах для исследования различий конфигураций между группами особей (Klingenberg, Monteiro, 2005; Viscosi, Cardini, 2012; Zelditch et al., 2012) из разных локалитетов. Ме-

тод использовали для изучения обособленности групп, соответствующих локалитетам, и для получения распределения вариантов конфигурации зубных рядов вдоль канонических осей.

Анализ ANOVA на прокрустовых координатах использовали для оценки флуктуирующей асимметрии и индивидуальной изменчивости в отдельных группах песцов по методике, реализованной в программе MorphoJ (Klingenberg, 2015).

Роль аллометрии в изменчивости формы зубных рядов протестировали с помощью линейной регрессии, где в качестве зависимой переменной выступают прокрустовы координаты, а в качестве независимой переменной – кондиллобазальная длина черепа, измеренная с помощью электронного штангенциркуля Sylvac с точностью до 0.01 мм. Для оценки достоверности связи проведен пермутационный тест (10 000 пермутаций).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Симметричная составляющая изменчивости. Методом главных компонент выявлено, что 90% изменчивости (дисперсии) формы зубных рядов 288 особей песцов объясняется восемью главными компонентами, из которых на две первые приходится почти 76% дисперсии (табл. 3), в силу чего они и рассмотрены.

Распределение групп особей в пространстве первых двух главных компонент отражает сложную структуру неоднородной выборки (рис. 3).

Первая главная компонента объясняет более половины изменчивости (табл. 3), и вдоль нее большинство изучаемых групп перекрывается в наименьшей степени, так что в графике можно выделить две области (рис. 3). В левой области (с отрицательными значениями по первой главной компоненте) располагается несколько умеренно перекрытых вдоль второй компоненты групп (в полигональных контурах), в правой области – много значительно перекрывающихся вдоль обеих компонент групп. Левую область характеризуют островные тихоокеанские локалитеты, правую –

Таблица 3. Распределение дисперсии по осям главных компонент и канонической переменной в анализе симметричной составляющей изменчивости

Ось	Собственные значения	Дисперсия, %	Кумулята, %
Главная компонента			
1	0.001076	66.148	66.148
2	0.000156	9.588	75.736
3	8.13E-05	5.002	80.738
Каноническая переменная			
1	4.96	39.79	39.79
2	3.10	24.86	64.65
3	1.02	8.15	72.80

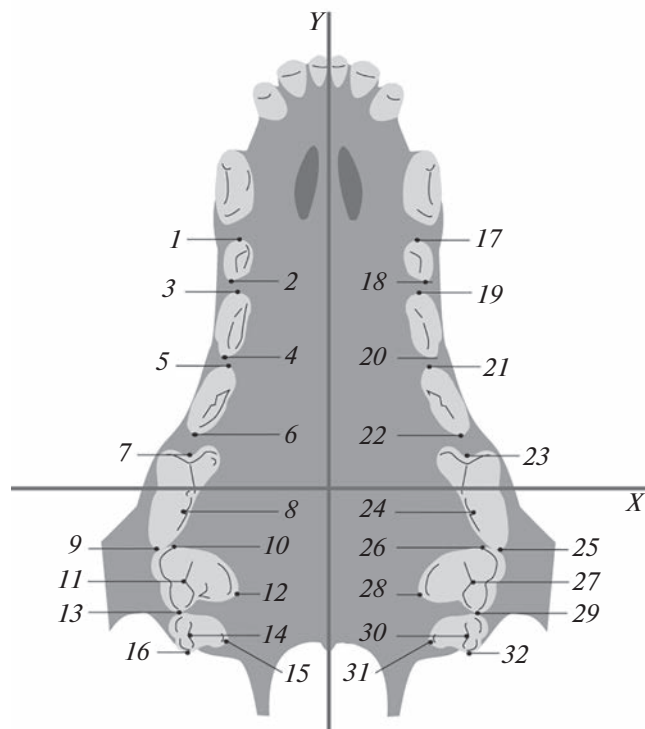


Рис. 2. Расположение ландмарок на верхней челюсти песца. Вид снизу. Обозначения см. в табл. 2.

другие островные и все материковые локалитеты (рис. 3). Ось, которая бы проходила вблизи средних значений групп, лежащих в левой области, можно провести по координате -0.03 первой главной компоненты, а аналогичную ось для групп правой области — по координате 0.03 . Им соответствуют консенсусные конфигурации, которые рассмотрены после применения к координатам коэффициента утрирования 2 (рис. 4а, 4б).

Песцы левой области графика (рис. 3), происходящие из локалитетов на о-вах Беринга (1), Св. Георгия (4), Св. Павла (5) и Медном (2), характеризуются в среднем укороченными (по оси Y) и при этом шире расположенными (по оси X) рядами щечных зубов относительно полученной по общей выборке эталонной (усредненной) конфигурации, т.е. представляются массивными (рис. 4а). Наоборот, песцы правой области, происходящие из остальных локалитетов (рис. 3), обладают удлиненными и сближенными в латеральном направлении рядами зубов по сравнению с эталонной конфигурацией и оказываются грацильными (рис. 4б).

В отношении степени вытянутости соответствующих конфигураций наибольшие различия между ними сказываются в обоих (оральном и аборальном) направлениях от ландмарок зуба Р4, которые по оси Y хорошо совместимы у всех кон-

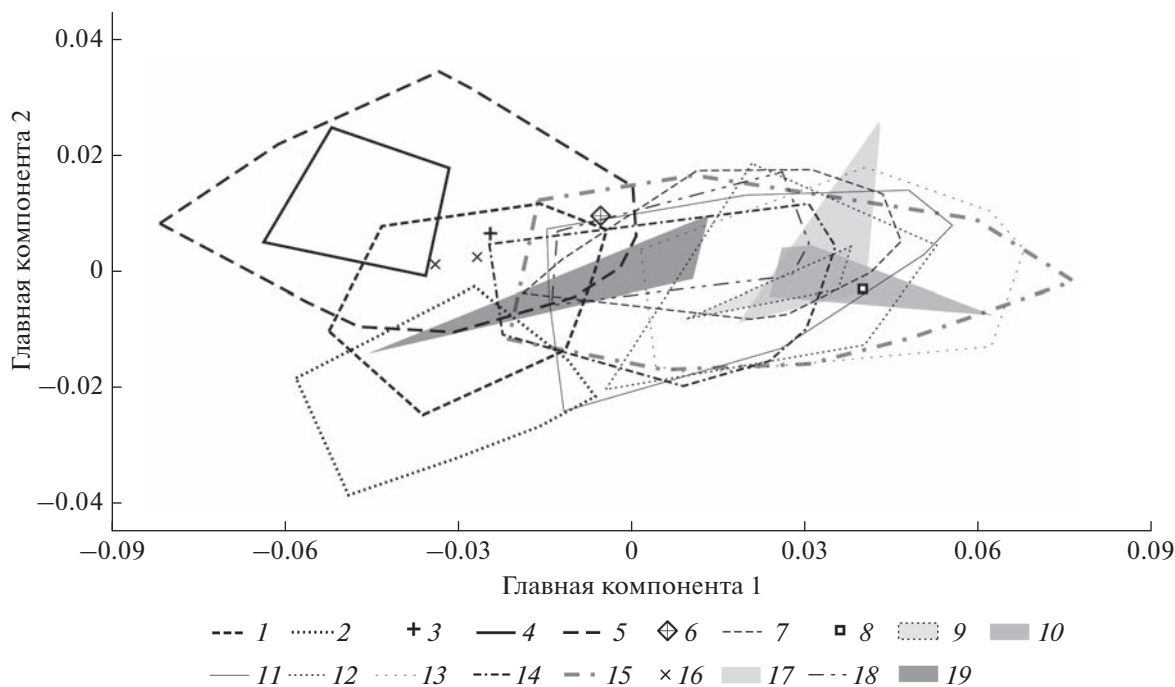


Рис. 3. Распределение групп особей песцов в пространстве первых двух главных компонент. Оконтурированы крайние положения соответствующих особям точек: 1 — о-в Беринга, 2 — о-в Медный, 3 — о-в Сигуам, 4 — о-в Св. Георгия, 5 — о-в Св. Павла, 6 — о-в Св. Матвея, 7 — о-в Св. Лаврентия, 8 — устье р. Юкон, 9 — пункт Андреевская одиночка, 10 — о-в Св. Михаила, 11 — окр. г. Уткиагвик, 12 — о-ва Элсмир и Девон, 13 — Баффинова Земля, 14 — о-в Гренландия (включая выборки из окр. пункта Иита и залива Диско), 15 — п-ов Лабрадор (включая локалитеты в заливе Унгава, окр. г. Норт Ривер и о-ва Баррен-Айленд), 16 — о-в Исландия, 17 — Скандинавский п-ов, 18 — Архангельская обл. РФ, 19 — о-в Западный Шпицберген.

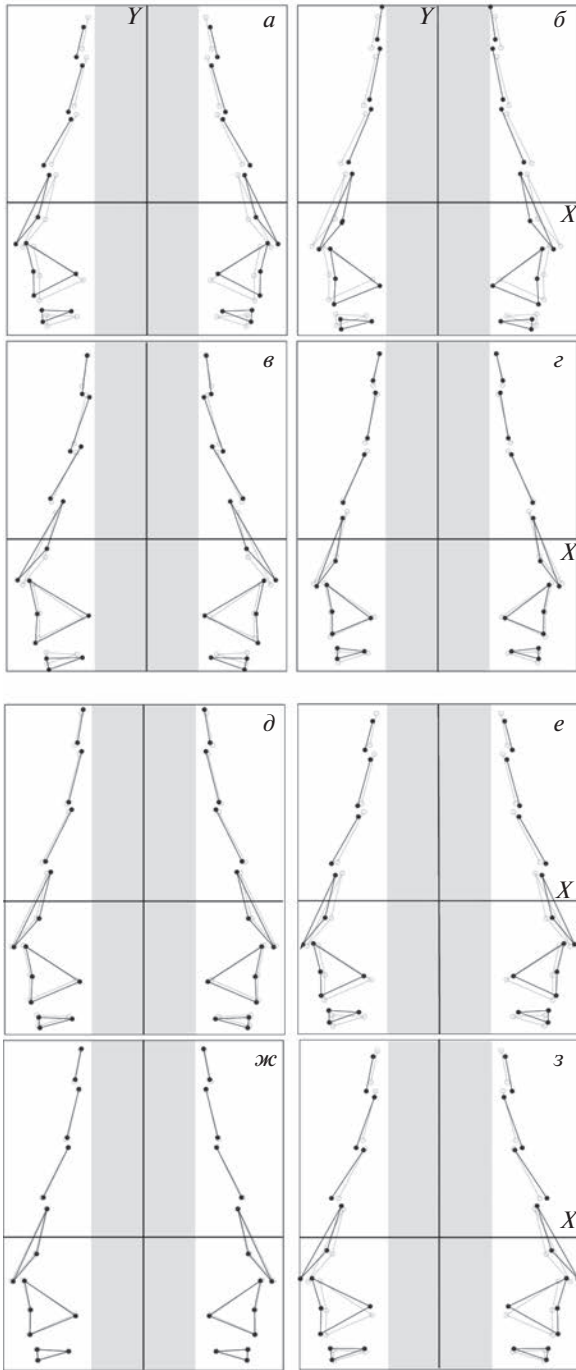


Рис. 4. Консенсусные конфигурации верхних рядов щечных зубов песцов (эталонная конфигурация выполнена светло-серыми отрезками) для крупных скопленных особей вдоль первых двух осей главных компонент (первая *a*, *б*; вторая *в*, *г*) и канонических переменных (первая *д*, *е*; вторая *ж*, *з*). Координаты конфигураций до применения коэффициента утрирования (множителя 2): *a* – (0.03), *б* – (–0.03), *в* – (–0.025), *г* – (0.015), *д* – (–2), *е* – (4), *ж* – (–1), *з* – (5).

фигураций. Все ландмарки P1–3 относительно ландмарок эталонной конфигурации смещены аборально (рис. 4*a*) у песцов из левой области распре-

деления (рис. 3) и орально – у песцов из правой ее области. Вместе с тем все ландмарки M1–2 относительно ландмарок эталонной конфигурации смещены орально (рис. 4*a*), у песцов из левой области графика (рис. 3) и аборально – у песцов правой области.

Вторая главная компонента объясняет менее 10% дисперсии (табл. 3), и вдоль нее наблюдается значительное перекрытие полигональных контуров многих групп (рис. 3). В наименьшей мере по ней перекрыты полигоны, соответствующие особям песцов с о-вов Беринга (1), Медного (2), Св. Георгия (4), Св. Павла (5). Ось вдоль координаты 0.015 второй главной компоненты пересекает полигоны для песцов с о-ва Св. Павла (5) и Св. Георгия (4), а ось вдоль координаты –0.025 проходит через центр полигона для особей с о-ва Медного (2). Соответствующие им две утрированные консенсусные конфигурации (рис. 4*в*, 4*г*) отражают пропорциональность зубов. Так, в отличие от песцов о-вов Св. Павла и Св. Георгия (рис. 4*г*), песец о-ва Медного (рис. 4*в*) имеет крупные зубы относительно и общего ряда зубов, и эталонной конфигурации. Массивность зубов песца о-ва Медного обуславливает заметное стеснение в ряду зубов P1–4: передние их края заходят за задние края впереди стоящих. Этот же ряд зубов песцов о-вов Св. Павла и Св. Георгия сохраняет строй. Площади проекций, занимаемые конфигурациями M1 и M2 песца о-ва Медного (рис. 4*в*), больше, а аналогичные площади проекций песцов о-вов Св. Павла и Св. Георгия (рис. 4*г*) меньше площади эталонной конфигурации зуба.

Канонический анализ выявил, что 90% изменчивости так же, как и в случае с главными компонентами, объясняется восемью первыми каноническими переменными, из которых на первые две приходится почти 65% дисперсии, причем первая каноническая переменная объясняет порядка 40% изменчивости (табл. 3). Распределение особей в их осях напоминает трилистник (рис. 5): положительные значения по первой переменной – у особей с о-вов Св. Георгия (4) и Св. Павла (5), отрицательные значения – в основном у особей материковых локалитетов.

По второй переменной от этих групп наилучшим образом дифференцированы песцы о-ва Медного (2) и – в несколько меньшей степени – песцы о-ва Беринга (1), контур полигона изменчивости которых незначительно перекрывается с контуром группы о-ва Медного (2). Можно видеть, что распределение в канонических переменных отражает, по сути, характер распределения групп в главных компонентах (рис. 3): песцы с о-вов Беринга (1), Медного (2), Св. Георгия (4) и Св. Павла (5) дифференцированы от особей с материков и других островов по первым двум осям (рис. 5).

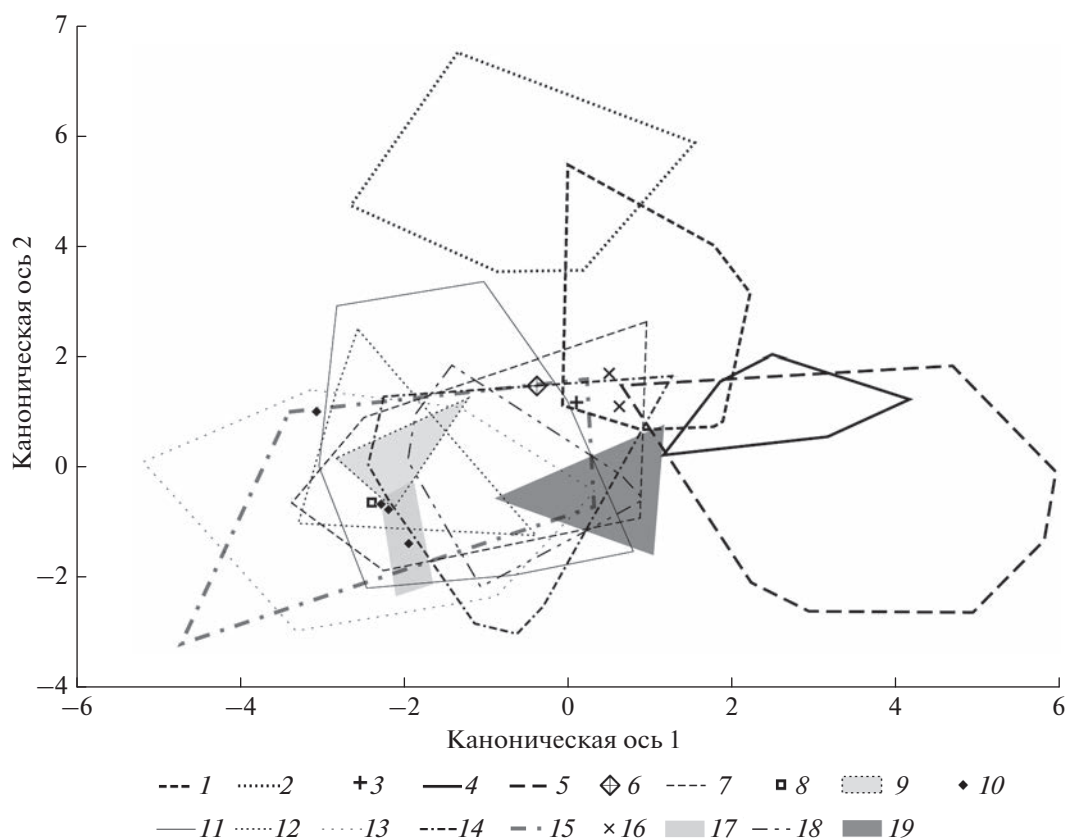


Рис. 5. Распределение групп особей песцов в пространстве первых двух канонических переменных. Оконтуры крайние положения соответствующих особям точек (номера обозначений см. в подписи к рис. 3).

На ось первой переменной через центры отчетливо дифференцированных вдоль нее двух скоплений опущены перпендикуляры и получены координаты конфигураций (рис. 4д, 4е). Координате -2 соответствует консенсусная конфигурация (рис. 4д), которая слабо отличается от эталонной, поскольку координата проходит через область с наибольшей плотностью. Тем не менее отличия наблюдаются в том, что ряды щечных зубов этих песцов удлинены (по оси Y) и сближены в латеральном направлении (по оси X). Вытянутость обусловлена смещением, во-первых, ландмарок P1–3 в оральном направлении относительно ландмарок эталонной конфигурации и относительно ландмарок зуба P4 (по оси Y совместимы с таковыми эталонной конфигурации), во-вторых, ландмарок M1–2 в аборальном направлении также относительно ландмарок соответствующей эталонной конфигурации и ландмарок P4 (рис. 4д).

Координате 4 на первой канонической переменной соответствует консенсусная конфигурация (рис. 4е), лучше отличающаяся от эталонной, поскольку отражает форму зубного ряда почти исключительно песца с о-ва Св. Павла (рис. 5). Ряды щечных зубов здесь укорочены (по оси Y) и больше удалены друг от друга в латеральном направле-

нии (по оси X), чем у других песцов. Укороченность обусловлена смещением, во-первых, ландмарок P1–3 в аборальном направлении, во-вторых, ландмарок M1–2 в оральном направлении относительно ландмарок соответствующей эталонной конфигурации (рис. 4д). Эти отличительные особенности при анализе главных компонент выделяли среди прочих песца о-ва Медного (рис. 4а). Но песец о-ва Св. Павла имеет и другие черты: конфигурации ландмарок P2–3 определенно отражают укорочение их коронок (по оси Y), а конфигурация M1 – сужение его коронки (по оси X) относительно эталонной конфигурации.

На ось второй переменной также через центры дифференцированных вдоль нее скоплений опущены перпендикуляры и получены координаты для двух конфигураций (рис. 4ж, 4з). Координате -1 соответствует консенсусная конфигурация (рис. 4ж), которая по той же причине, что и в предыдущем случае, слабо отличается от эталонной. Консенсусная конфигурация по координате 5 (рис. 4з) отражает форму зубного ряда исключительно песца о-ва Медного. Ряды щечных зубов здесь вновь укорочены (по оси Y) за счет описанных разнонаправленных смещений P1–3 и M1–2, но в латеральном направлении (по оси X) смещены в стороны

Таблица 4. Прокрустовы дистанции между группами (под диагональю) по симметричной составляющей изменчивости и их *p*-значимость по перестановочному тесту (10000 перестановок)

	1	2	4	5	7	11	12	13	14	15	17	18
1		<0.0001	0.0005	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001
2	0.0224		<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001
4	0.0231	0.0369		0.0099	<0.0001	<0.0001	0.0003	<0.0001	<0.0001	<0.0001	0.0027	<0.0001
5	0.0177	0.0357	0.0195		<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001
7	0.0517	0.0617	0.0681	0.0544		0.0959	0.1472	<0.0001	0.0007	0.3406	0.0581	0.0412
11	0.066	0.0725	0.083	0.0691	0.0191		0.1157	<0.0001	0.0545	0.3288	0.0637	0.2271
12	0.0599	0.0224	0.0231	0.0177	0.0517	0.02		0.0559	0.0135	0.435	0.4816	0.0262
13	0.0417	0.0525	0.0577	0.0446	0.0134	0.0112	0.0232		<0.0001	0.0077	0.2413	0.2271
14	0.0456	0.0289	0.0324	0.0358	0.0764	0.013	0.0229	0.0242		0.0238	0.0178	0.0071
15	0.0527	0.0347	0.0262	0.0261	0.0585	0.01	0.014	0.0152	0.0152		0.2278	0.1107
17	0.0638	0.0725	0.0791	0.0664	0.0205	0.0255	0.0198	0.0161	0.0247	0.0203		0.0141
18	0.0417	0.0525	0.0577	0.0446	0.0134	0.0112	0.0232	0.027	0.016	0.014	0.0269	

Номера выборок см. в табл. 1.

Таблица 5. Распределение дисперсии по осям первых трех главных компонент и канонических переменных в анализе асимметричной составляющей

Ось	Собственные значения	Дисперсия, %	Накопленная доля дисперсии, %
Главная компонента			
1	3.81E-05	30.833	30.833
2	1.92E-05	15.483	46.316
3	1.27E-05	10.249	56.565
Каноническая переменная			
1	1.83	33.47	33.47
2	0.79	14.51	47.98
3	0.51	9.40	57.38

(от оси *Y*) лишь конфигурации P1 и P4. У зубов P2 и P3 в стороны смещены только задние края, при этом оба зуба сближены: P3 заходит передним краем за P2. Площадь проекции конфигурации M1 превосходит таковую эталонной конфигурации зуба. Наконец, точка перегиба (ландмарки 12 и 28) лингвального края его гипокона (рис. 2) смещена орально относительно ландмарки эталонной конфигурации (рис. 4з).

Многие величины прокрустовых дистанций между парами групп ($n > 4$) достоверны (табл. 4).

Достоверно отличаются группы особей с о-вов Беринга (1), Медного (2), Св. Георгия (4), Св. Павла (5) от остальных групп, происходящих из локалитетов на материках или ближайших к ним островов. Некоторое исключение составляет группа с о-ва Св. Георгия, которая показала меньше достоверных различий с другими группами. Между собой группы особей с названных четырех островов также достоверно различаются, за исключением песцов с о-вов Св. Георгия и Св. Павла (табл. 4).

Асимметричная составляющая изменчивости. Метод главных компонент продемонстрировал, что 91% дисперсии объясняется четырнадцатью главными компонентами. Первая главная компонента вобрала менее трети изменчивости (табл. 5).

Такое распределение изменчивости свидетельствует о множестве факторов, которые обуславливают асимметричную составляющую изменчивости. В результате в пространстве первых двух главных компонент полигональные контуры, соответствующие группам особей из различных локалитетов, оказались в значительной степени совмещенными (рис. 6).

По первой главной компоненте полностью оказались разобщены группы с географически соседствующих островов: с одной стороны это песец с Баффиновой Земли (13), с другой стороны – песцы о-вов Элмира и Девона (12), а также о-ва Св. Лаврентия (7).

Канонический анализ позволил установить, что 92% изменчивости объясняется одиннадцатью пер-

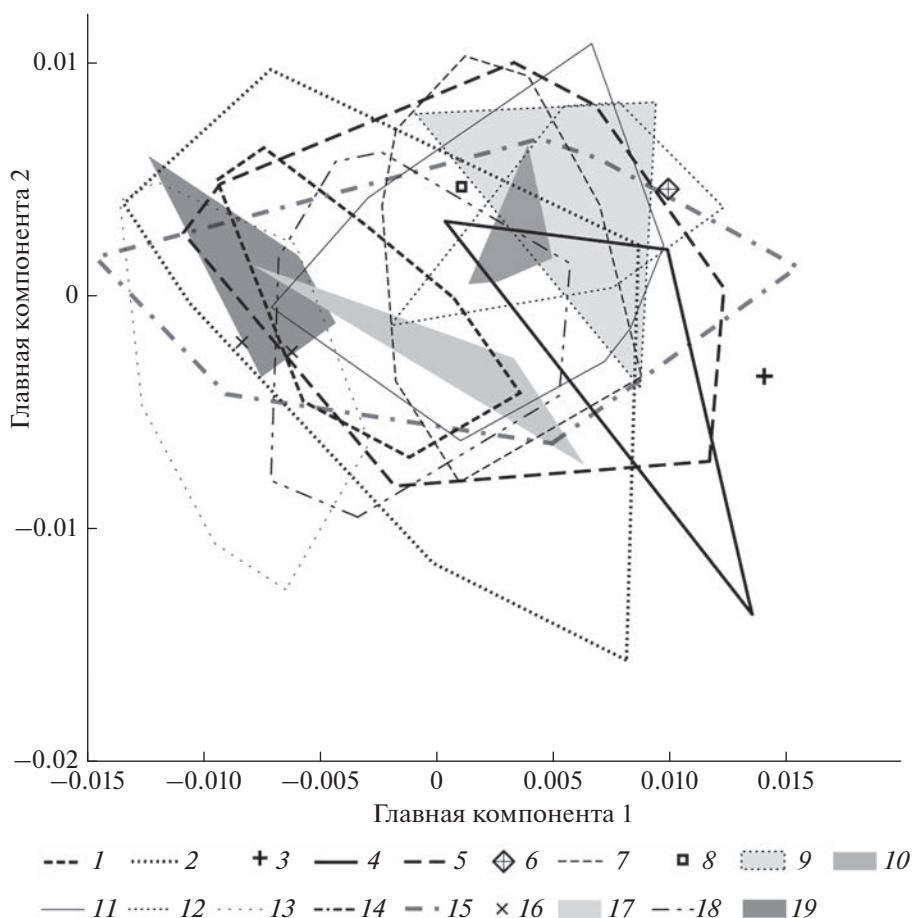


Рис. 6. Распределение групп особей песцов из 19 локалитетов в пространстве первых двух главных компонент асимметричной составляющей изменчивости конфигурации зубных рядов. Контуры проведены по крайним положениям точек, соответствующих особям (номера обозначений см. в подписи к рис. 3).

выми каноническими переменными. Первая переменная вбирает треть изменчивости (табл. 5). В пространстве двух первых канонических переменных контуры различных групп снова значительно совмещены, но благодаря максимизации межгрупповой изменчивости разобщенных контуров гораздо больше, чем в случае главных компонент (рис. 7).

Так, от общего скопления оказался изолированным полигон малой группы особей с о-ва Шпицбергена (19), абсолютно разобщены группы особей с Баффиновой Земли (13) и о-вов Элсмита и Девона (12), группы особей с Баффиновой Земли (13) и Уткиагвика (11), группы о-ва Беринга (1) и Уткиагвика (11), группы о-ва Беринга (1) и о-вов Элсмита и Девона (12).

Попарные дистанции между группами ($n > 4$) и значимость их величин приведены в виде матрицы (табл. 6).

Как и в случае с симметричной составляющей, вновь достоверно отличаются группы особей с о-вов Беринга (1), Медного (2), Св. Павла (5) от

остальных групп. Различия групп между собой также достоверны. Группа особей с о-ва Св. Георгия (4) по-прежнему занимает неопределенное положение (табл. 6).

Дисперсионный анализ провели в отношении набора групп, сокращенного путем частичного объединения. На основании результатов анализа главных компонент и канонического анализа данные по особям из материковых локалитетов Северной Америки и Евразии объединены в две соответствующие группы (табл. 7). Сравнение дисперсий показало, что самый большой уровень флуктуирующей асимметрии — на о-ве Медном, следующий за ним — на о-ве Св. Георгия. При этом самый низкий уровень индивидуальной изменчивости наблюдается у песцов о-ва Медного (2) и о-ва Беринга (1).

Многомерный анализ регрессии формы на кондлобазальную длину черепа по симметричной составляющей показал небольшую роль аллометрии: ею значимо ($p < 0.0001$) объяснено 18.5% дисперсии ($S_{\text{общ}} = 0.288$). Из распределения групп

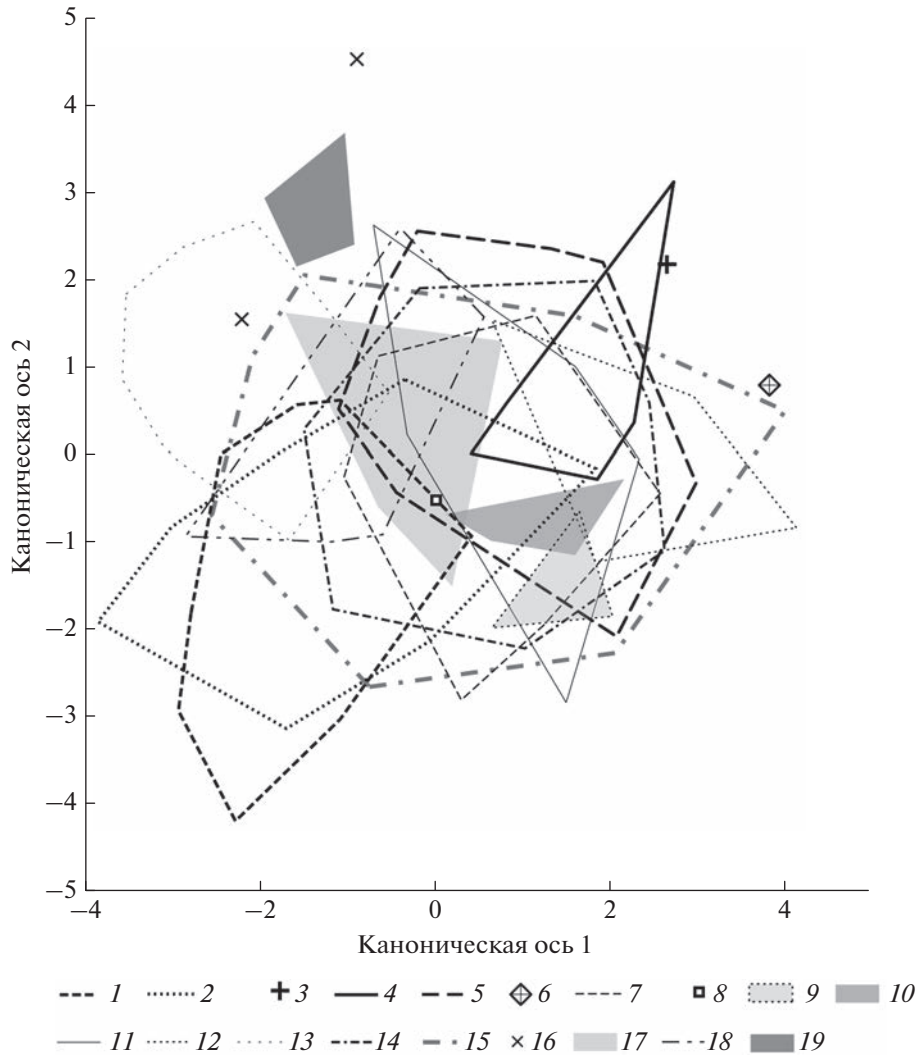


Рис. 7. Распределение групп особей песцов из 19 локалитетов в пространстве первых двух канонических переменных по асимметричной составляющей изменчивости конфигурации зубных рядов. Контуры проведены по крайним положениям точек, соответствующих особям (номера обозначений см. в подписи к рис. 3).

(рис. 8) следует, что своеобразие конфигураций щечных зубов песцов с о-вов Беринга (1), Медного (2), Св. Георгия (4), Св. Павла (5) в небольшой мере связано с общими, более крупными, чем у других песцов, размерами черепов.

Многомерный анализ регрессии формы на кондилобазальную длину черепа по асимметричной составляющей показал отсутствие влияния аллометрии – на нее приходится лишь 0.48% дисперсии.

ОБСУЖДЕНИЕ

По форме щечных рядов зубов можно выделить следующие группы песцов: материковые песцы, включающие в себя локалитеты из Евразии и Северной Америки, песцы о-вов Прибылова и песцы Командорских о-вов, при этом последние – песцы о-ва Медного и о-ва Беринга –

также заметно различаются между собой. Особи из Исландии и о-ва Сегуам наиболее близки в морфопространстве популяциям зверей с о-вов Св. Павла и Беринга. Песцы о-ва Св. Павла и двух Командорских о-вов отличаются от других песцов более широким костным небом. Особи с Командорских о-вов отличаются от всех других песцов расположением второго моляра кпереди относительно переднего края хоан. Песец о-ва Медного отличается от песца о-ва Беринга редкостью наличия диастем между премолярами. Коронки премоляров песца о-ва Медного выделяются массивностью, расположены более плотно, чаще повернуты по отношению к оси коронки соседнего зуба, скученны. Диастемы между премолярами у песца о-вов Прибылова, напротив, более выражены, т.к. коронки зубов мельче при относительно крупном черепе. Песцы о-ва Шпицбергена, Европы, Север-

Таблица 6. Прокрустовы дистанции между центроидами групп (под диагональю) по асимметричной составляющей изменчивости и их *p*-значимость по перестановочному тесту (10000 перестановок)

	1	2	4	5	7	11	12	13	14	15	17	18
1		<0.0001	0.0005	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001
2	0.0224		<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001
4	0.0231	0.0369		0.0099	<0.0001	<0.0001	0.0003	<0.0001	<0.0001	<0.0001	0.0027	<0.0001
5	0.0177	0.0357	0.0195		<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001
7	0.0517	0.0617	0.0681	0.0544		0.0959	0.1472	<0.0001	0.0007	0.3406	0.0581	0.0412
11	0.066	0.0725	0.083	0.0691	0.0191		0.1157	<0.0001	0.0545	0.3288	0.0637	0.2271
12	0.0599	0.0224	0.0231	0.0177	0.0517	0.02		0.0559	0.0135	0.435	0.4816	0.0262
13	0.0417	0.0525	0.0577	0.0446	0.0134	0.0112	0.0232		<0.0001	0.0077	0.2413	0.2271
14	0.0456	0.0289	0.0324	0.0358	0.0764	0.013	0.0229	0.0242		0.0238	0.0178	0.0071
15	0.0527	0.0347	0.0262	0.0261	0.0585	0.01	0.014	0.0152	0.0152		0.2278	0.1107
17	0.0638	0.0725	0.0791	0.0664	0.0205	0.0255	0.0198	0.0161	0.0247	0.0203		0.0141
18	0.0417	0.0525	0.0577	0.0446	0.0134	0.0112	0.0232	0.027	0.016	0.014	0.0269	

Номера выборок см. в табл. 1.

Таблица 7. Оценка дисперсии для флуктуирующей асимметрии и индивидуальной изменчивости песцов в различных локалитетах

Локалитеты/дисперсия	Флуктуирующая асимметрия	Индивидуальная изменчивость
Северная Америка	1.26E-05	9.25E-05
Евразия	1.10E-05	7.34E-05
о-в Гренландия	9.40E-06	6.84E-05
о-в Св. Лаврентия	6.55E-06	6.83E-05
о-в Медный	1.78E-05	5.78E-05
о-в Беринга	8.49E-06	5.55E-05
о-в Св. Георгия	1.49E-05	6.70E-05
о-в Св. Павла	1.21E-05	7.54E-05

ной Америки, о-вов Св. Лаврентия и Св. Михаила имеют относительно более узкое нёбо и стройные ряды некрупных премоляров с диастемами, в результате чего задний край альвеолы второго моляра оказывается отнесенным кзади от переднего края хоан.

Изменчивость размеров черепа песца слабо влияет на форму зубных рядов и, как видно из наших результатов, не связана с изменчивостью размеров зубов. Так, крупный медновский песец имеет очень крупные зубы, при этом такой же крупный прибыловский песец имеет мелкие зубы. Роль аллометрии в формировании рядов щечных зубов незначительна, что можно объяснить особенностью онтогенеза млекопитающих, которая заключается в том, что развитие костей черепа и развитие зубной системы регулируются по независимым механизмам (Nanken, Hall, 1993; Salazar-Ciudad, Jernvall, 2002). Кроме того, у хищных млекопитающих зубы прекращают рост после прорезывания. Тем не менее, благодаря объединению этих раз-

ных модулей в одной функциональной системе и позиционной связи, некоторую согласованность в структуре изменчивости зубной системы и костей черепа все же можно заметить. Например, песец о-ва Медного наиболее своеобразен среди всех изученных популяций, как по форме черепа, так и по форме зубных рядов. Помимо специфического увеличения зубов, форма зубных рядов также связана с расширением и укорочением рострума (Martin-Serra et al., 2019; Нанова, 2022), что означает более широко расставленные зубные ряды, особенно на уровне хищнических зубов. Географическая изменчивость зубной системы у материковых песцов также слабо выражена, как и изменчивость размера и формы черепа (Пузаченко, Загребельный, 2008; Нанова, 2022). Общая асимметрия, оцениваемая методами ординации по асимметричной составляющей, приняла сходные уровни в большинстве групп. В то же время уровень флуктуирующей асимметрии, рассчитываемый как отклонение симметрии каждого индивидуума от популя-

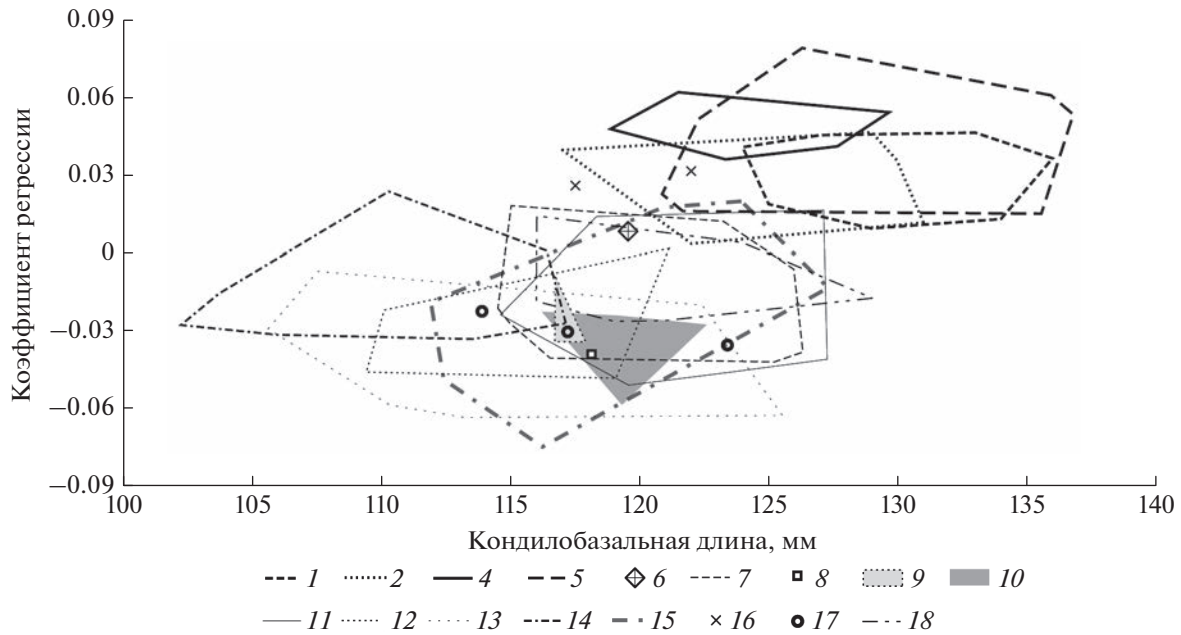


Рис. 8. Регрессия конфигураций зубных рядов в прокрустовых координатах на абсолютные кондилобазальные длины черепов песцов по симметричной составляющей с перекрестной проверкой (10000 перестановок). Номера обозначений см. в подписи к рис. 3.

ционного среднего, оказался самым высоким для песка о-ва Медного. Асимметрия в рядах зубов песка о-ва Медного настолько выражена, что ее можно наблюдать невооруженным глазом. Уровень флуктуирующей асимметрии многие авторы рассматривают как показатель стабильности онтогенеза животных в популяции (Van Valen, 1962; Palmer, Strobeck, 1986; Захаров, 1987; Van Dongen, 2006). Идея в том, что у билатерально-симметричных животных правые и левые гомологичные структуры регулируются одними и теми же генами и находятся в одинаковой среде (Klingenberg, 2003). В идеальном случае правые и левые части структуры должны быть полностью симметричны. Флуктуирующая асимметрия возникает в результате мельчайших случайных ошибок развития структур, и чем более нестабилен этот путь, тем выше уровень асимметрии. Иногда флуктуирующая асимметрия рассматривается как индикатор благополучия популяции. Как правило, в высокоинбредных популяциях или в популяциях, среда обитания которых находится под воздействием сильных загрязнений, уровень флуктуирующей асимметрии повышается (Захаров, 1987; Palmer, Strobeck, 1992; Thornhill, Møller, 1997; Van Dongen, Gangestad, 2011; Васильев и др., 2018). Полученный для песка о-ва Медного более высокий по сравнению с остальными песцами уровень флуктуирующей асимметрии вполне укладывается в эту теорию. Население песка о-ва Медного испытало крайне резкое падение численности — до нескольких репродуктивных пар особей — в ре-

зультате эпизоотии и сейчас представляет высокоинбредную популяцию (Goltsman et al., 2005; Ploshnitsa et al., 2012; Ploshnitsa et al., 2013). Кроме того, обнаружено, что песцы, чей рацион связан с продуктами моря — они представляют так называемый береговой экотип, к которому относятся и Командорские популяции, — более чем другие песцы подвержены влиянию ртути (Vocharova et al., 2013). Возможно, оба фактора повлияли на стабильность онтогенеза популяции. Наряду с этим флуктуирующая асимметрия у песка о-ва Беринга и материковых популяций находится на одном уровне. Песцы о-ва Беринга и о-ва Медного обитают в одних экологических условиях, а это уже позволяет полагать, что в наблюдаемых процессах ведущая роль принадлежит высокому уровню инбредности и низкому уровню генетического разнообразия. Важный вопрос, который предстоит еще исследовать, не был ли уровень флуктуирующей асимметрии также высок у песка о-ва Медного до резкого снижения численности? Ответ на него даст возможность оценить, насколько стабильность развития животных в этой популяции связана с быстрым формированием специфичной морфологии черепа и зубов. Примечательно, что уровень флуктуирующей асимметрии формы зубных рядов также достаточно высок у песка с о-ва Св. Георгия по сравнению с этим уровнем у материковых песцов и песка соседнего о-ва Св. Павла. Наши результаты позволяют предположить сходные популяционные процессы для о-ва Св. Георгия и о-ва

Медного, но этот вопрос требует дальнейшего исследования.

Низкий уровень изменчивости формы щечных зубных рядов у песцов на материке и островах, соединенных с ним ледовым покровом, вновь отражает единство циркумполярной популяции животного. Изоляция от нее песцов Командорских о-вов и о-вов Прибылова заметно сказалась на их морфологии, в частности, и на форме зубных рядов.

Совокупность особенностей черепа песцов Командорских о-вов свидетельствует о тенденции к гиперкарнивории: общее увеличение размеров (Цалкин, 1944; Нанова, 2022), укорочение рострума (Martin-Serra et al., 2019), увеличение угла зевка (Nanova, Proa, 2017), устойчивость черепа к биомеханическим нагрузкам и увеличение силы укуса (Nanova et al., 2017). Наиболее гипертрофированы эти особенности у песца о-ва Медного. Укрупнение зубов песцов Командорских о-вов хорошо укладывается в эту общую морфологическую тенденцию и согласуется с характером рациона песцов на Командорских о-вах (Загребельный, 2000; Нанова, 2006¹). В историческое время здесь отсутствовали грызуны — основная добыча песцов на материке, а на о-ве Медном их нет и сейчас. Основным кормовым ресурсом на Командорских о-вах для песцов служат летом морские птицы (преимущественно, глупыш *Fulmarus glacialis*), а в зимнее время — выбросы моря, т.е. трупы морских млекопитающих, преимущественно каланов *Enhydra lutris*, а также китов. Мы предполагаем, что крупный размер (морские птицы) и жесткость (шкуры морских млекопитающих) добычи обусловили особенности морфологии черепа и зубов песцов на Командорских о-вах. На о-вах Прибылова, где рацион песца более схож с рационом песцов Командорских о-вов, чем с рационом песца на материке, мы также наблюдаем увеличение общих размеров тела и черепа особей (Vibe, 1967; Нанова, 2022). С другой стороны, форма черепа прибыловского песца ближе к таковой материкового песца, а зубы не массивны. На данном этапе трудно сказать, с чем связана мелкозубость песцов о-вов Прибылова: со специфической адаптацией или со случайными причинами (как, например, генетический дрейф), не позволившими увеличить размер зубов согласованно с размером черепа. Несмотря на то, что кости черепа и зубы позиционно связаны, они являются разными онтогенетическими модулями. Зачастую изменчивость размеров черепа и размеров зубов слабо коррелированы (Dayanet al., 2002; Meiri et al., 2005; Нанова, 2009). Это дает возможность черепу и зубам изменяться и эволюционировать разнонаправлен-

но, что мы и наблюдаем на примере песцов Командорских о-вов и о-вов Прибылова.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФ (23-24-00013).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Васильев А.Г., Васильева И.А., Шкурихин А.О., 2018. Геометрическая морфометрия: от теории к практике. М.: Товарищество научных изданий КМК. 471 с.
- Гентнер В.Г., Наумов Н.П., 1967. Млекопитающие СССР. Т. 2. Ч. 1. М.: Высшая школа. 1003 с.
- Загребельный С.В., 2000. Командорские подвиды песца (*Alopex lagopus beringensis* Merriam, 1902 и *Alopex lagopus semenovi* Ognev, 1931): особенности островных популяций. Дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ им. Ломоносова. 166 с.
- Загребельный С.В., Пузаченко А.Ю., 2006. Изменчивость черепа песцов беринговского *Alopex lagopus beringensis*, медновского *A. l. semenovi* и материкового *A. l. lagopus* подвидов (Carnivora, Canidae) // Зоологический журнал. Т. 85. № 8. С. 1007–1023.
- Захаров В.М., 1987. Асимметрия животных. М.: Наука. 216 с.
- Нанова О.Г., 2009. Структура морфологического разнообразия признаков черепа и зубов трех видов хищных млекопитающих (Mammalia: Carnivora). Дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ им. М.В. Ломоносова. 222 с.
- Нанова О.Г., 2022. Циркумполярная изменчивость черепа песца *Vulpes lagopus* с уточнением таксономического положения островных популяций // Зоологический журнал. Т. 101. № 3. С. 336–348.
- Пузаченко А.Ю., Загребельный С.В., 2008. Изменчивость черепа песцов (*Alopex lagopus*, Carnivora, Canidae) Евразии // Зоологический журнал. Т. 87. № 9. С. 1106–1123.
- Сдобников В.М., 1940. Опыт массового мечения песцов // Проблемы Арктики. № 12. С. 106–110.
- Цалкин В.И., 1944. Географическая изменчивость в строении черепа песцов Евразии // Зоологический журнал. Т. 23. № 4. С. 156–169.
- Bocharova N., Treu G., Czjirák G.Á., Krone O., Stefanski V., Wibbelt G., Unnsteinsdóttir E.R., Hersteinsson P., Schares G., Doronina L., Goltzman M., Greenwood A.D., 2013. Correlates between feeding ecology and mercury levels in historical and modern Arctic foxes (*Vulpes lagopus*) // PLoS One. Vol. 8. [Электронный ресурс] Режим доступа: <https://doi.org/10.1371/annotation/bc347abe-8d03-4553-8754-83f41a9d51ae.t0023.cn>
- Daitch D.J., Guralnick R.P., 2007. Geographic variation in tooth morphology of the Arctic fox, *Vulpes (Alopex) lagopus* // Journal of Mammalogy. Vol. 88. P. 384–393.
- Dalén L., Fuglei E., Hersteinsson P., Kapel C.M.O., Roth J.D., Samelius G., Tannerfeldt M., Angerbjörn A., 2005. Population history and genetic structure of a circumpolar species: the Arctic fox // The Biological Journal of the Linnean Society. Vol. 84. P. 79–89.

¹ Нанова О.Г., 2006. Использование песцом (*Alopex lagopus semenovi* Огнеv, 1931) кормовых ресурсов на острове Медный (Командорские острова). Дипломная работа. М.: МГУ им. М.В. Ломоносова. 68 с.

- Dayan T., Wool D., Simberloff D., 2002. Variation and co-variation of skulls and teeth: modern carnivores and the interpretation of fossil mammals // *Paleobiology*. Vol. 28. № 4. P. 508–526.
- Frafford K., 1993. Circumpolar size variation in the skull of the arctic fox *Alopex lagopus* // *Polar Biology*. Vol. 13. P. 235–238.
- Fuglei E., Tarroux A., 2019. Arctic fox dispersal from Svalbard to Canada: one female's long run across sea ice // *Polar Research*. Vol. 38. [Электронный ресурс] Режим доступа: <https://doi.org/10.33265/polar.v38.3512>
- Geffen E., Waidyaratne S., Dalen L., Angerbjorn A., Vila C., Hersteinsson P., Fuglei E., White P.A., Goltsman M., Kapel C.M., et al., 2007. Sea ice occurrence predicts genetic isolation in the Arctic fox // *Molecular Ecology*. Vol. 16. P. 4241–4255.
- Goltsman M., Kruchenkova E.P., Sergeev S., Volodin I., Macdonald D.W., 2005. “Island syndrome” in a population of Arctic foxes (*Alopex lagopus*) from Mednyi Island // *Journal of zoology*. Vol. 267. P. 405–418.
- Goswami A., Polly P.D., 2010. The influence of character correlations on phylogenetic analyses: a case study of the carnivoran cranium // *Carnivoran evolution. New views on phylogeny, form, and function*. A. Goswami, A. Friscia (Eds). Cambridge: Cambridge University Press. P. 141–164.
- Hanken J., Hall B.K., 1993. *The Skull*. Vol. 1. Development. University of Chicago Press. 602 p.
- Klingenberg C.P., 2003. Fluctuating asymmetry and animal welfare: how far are we, how far should we go? (Invited guest editorial) // *The Veterinary Journal*. Vol. 166. P. 5–6.
- Klingenberg C.P., 2011. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics // *Molecular Ecology Resources*. Vol. 11. P. 353–357.
- Klingenberg C.P., 2015. Analyzing fluctuating asymmetry with geometric morphometrics: concepts, methods, and applications // *Symmetry*. Vol. 7. P. 843–934.
- Klingenberg C.P., Barluenga M., Meyer A., 2002. Shape analysis of symmetric structures: quantifying variation among individuals and asymmetry // *Evolution*. Vol. 56. P. 1909–1920.
- Klingenberg C. P., Monteiro L.R., 2005. Distances and directions in multidimensional shape spaces: implications for morphometric applications // *Systematic Biology*. Vol. 54. P. 678–688.
- Martín-Serra A., Nanova O., Varón-González C., Ortega G., Figueirido B., 2019. Phenotypic integration and modularity drives skull shape divergence in the Arctic fox (*Vulpes lagopus*) from the Commander Islands // *Biology Letters*. Vol. 15. [Электронный ресурс] Режим доступа: <https://doi.org/10.1098/rsbl.2019.0406>
- Meiri S., Dayan T., Simberloff D., 2005. Variability and Correlations in Carnivore Crania and Dentition // *Functional Ecology*. Vol. 19. № 2. P. 337–343.
- Nanova O., Proa M., 2017. Cranial features of mainland and Commander Islands Arctic foxes *Vulpes lagopus* reflect their diverging foraging strategies // *Polar Research. Special issue on the Arctic fox biology*. Vol. 36 (S1). P. 68–72.
- Nanova O., Proa M., Fitton L., Evteev A., O'Higgins P., 2017. Comparison of cranial performance between mainland and two island subspecies of the Arctic fox *Vulpes lagopus* (Carnivora: Canidae) during simulated biting // *The Biological Journal of the Linnean Society*. Vol. 121. № 4. P. 923–935.
- Palmer A.R., Strobeck C., 1986. Fluctuating asymmetry: Measurement, analysis, patterns // *Annual Review of Ecology and Systematics*. Vol. 17. P. 391–421.
- Palmer A.R., Strobeck C., 1992. Fluctuating asymmetry as a measure of developmental stability: Implications of non-normal distributions and power of statistical tests // *Acta Zoologica Fennica*. Vol. 191. P. 57–72.
- Pengilly D., 1981. Variation in skull measurements of north American Arctic foxes, *Alopex lagopus* L., and the taxonomic status of *A. l. hallensis* Merriam and *A. l. pribilofensis* Merriam. MSc Thesis. Fairbanks: University of Alaska. 206 p.
- Ploshnitsa A.I., Goltsman M.E., Macdonald D.W., Kennedy L.J., Sommer S., 2012. Impact of historical founder effects and a recent bottleneck on MHC variability in Commander Arctic foxes (*Vulpes lagopus*) // *Ecology and Evolution*. Vol. 2. P. 165–180.
- Ploshnitsa A.I., Goltsman M.E., Happ G.M., Macdonald D.W., Kennedy L.J., 2013. Historical and modern neutral genetic variability in Mednyi Arctic foxes passed through a severe bottleneck // *Journal of Zoology*. Vol. 289. P. 68–76.
- Salazar-Ciudad I., Jernvall J., 2002. A gene network model accounting for development and evolution of mammalian teeth // *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*. Vol. 99. P. 8116–8120.
- Thornhill R., Møller A.P., 1997. Developmental stability, disease and medicine // *Biological Reviews*. Vol. 72. P. 497–548.
- Van Dongen S., 2006. Fluctuating asymmetry and developmental instability in evolutionary biology: past, present and future // *Journal of Evolutionary Biology*. Vol. 19. P. 1727–1743.
- Van Dongen S., Gangestad S.W., 2011. Human fluctuating asymmetry in relation to health and quality: A meta-analysis // *Evolution and Human Behavior*. Vol. 32. P. 380–398.
- Van Valen L., 1962. A study of fluctuating asymmetry // *Evolution*. Vol. 16. P. 125–142.
- Vibe C., 1967. Arctic animals in relation to climatic fluctuations // *Meddelelser om Grønland*. Vol. 170. № 5. Copenhagen: C. A. Reitzel. P. 103–117.
- Viscosi V., Cardini A., 2012. Correction: Leaf Morphology, Taxonomy and Geometric Morphometrics: A Simplified Protocol for Beginners // *PLoS One*. Vol. 7 (3). [Электронный ресурс] Режим доступа: <https://doi.org/10.1371/annotation/bc347abe-8d03-4553-8754-83f41a9d51ae>
- Zelditch M., Swiderski D., Sheets H., 2012. *Geometric Morphometrics for Biologists. A Primer*. 2nd Edition. Cambridge: Academic Press. 488 p.

GEOGRAPHIC VARIATIONS IN THE SHAPE OF THE UPPER TOOTHROW OF THE ARCTIC FOX (*VULPES LAGOPUS* L. 1758): EFFECTS OF ASYMMETRY AND ALLOMETRY

V. V. Gasilin^{1, *}, O. G. Nanova^{2, **}

¹*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, 620144 Russian Federation*

²*Zoological Museum, M.V. Lomonosov Moscow State University, Moscow, 125009 Russian Federation*

*e-mail: GasilinV@yandex.ru

**e-mail: nanova@mail.ru

Geographic variations in the shape of the upper cheek toothrow were studied using geometric morphometrics. For this, 288 specimens from 19 localities (North America, Eurasia, and Pacific and Arctic islands) were employed. Monomorphism of the toothrow for mainland foxes, both from North America and Eurasia, as well as the foxes from Greenland and St. Lawrence Island was found. The Arctic foxes of four Pacific island populations, i.e. two from the Commander Islands and two from the Pribilof Islands, differ significantly from the mainland counterparts in toothrow shape. The Arctic foxes from the Mednyi Island, the Bering Island and the Pribilof Islands differ from each other by toothrow shape as well. The Mednyi Island Arctic foxes show the shortest toothrow, a wide hard palate, and the most massive teeth. On the contrary, the Pribilof Islands Arctic foxes are the most small-toothed. Allometry does not affect geographic variations in the shape of the Arctic fox toothrow. High-level fluctuating asymmetry is found in the Mednyi Island and St. George Island Arctic foxes. Most probably the high level of fluctuating asymmetry is conditioned by both the extremely low genetic diversity as the result of a dramatic numbers decline in the recent past and the strong impact of heavy metals as the result of a coastal diet. We suppose that the same reasons, i.e. low genetic diversity and coastal diet, could have determined the high level of fluctuating asymmetry of the Arctic fox toothrow on the St. George Island.

Keywords: mammals, cheek toothrow, morphology, geometric morphometrics, circumpolar range, island isolation

ВОСПОМИНАНИЯ ОБ УЧИТЕЛЕ (К 110-ЛЕТИЮ ИГОРЯ МИХАЙЛОВИЧА ГРОМОВА)

© 2023 г. М. А. Ербаева*

Геологический институт имени Н.Л. Добрецова СО РАН, Улан-Удэ, 670047 Россия

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

DOI: 10.31857/S0044513423050112, EDN: RITRWW

13 июля 2023 г. исполняется 110 лет со дня рождения выдающегося российского ученого с мировым именем, лауреата Государственной премии СССР, заслуженного деятеля науки Российской Федерации, специалиста в области систематики, палеонтологии и зоогеографии грызунов, профессора Игоря Михайловича Громова.

Игорь Михайлович Громов родился в г. Оренбург 13 июля 1913 г. В 1922 г. его семья переехала в Ленинград, где в 1930 г. он закончил 41-ю Единую трудовую школу (бывший Петришуле) с немецким языком, в 1939 г. окончил биологический факультет Ленинградского Госуниверситета. Осенью этого года был мобилизован на военную службу и принимал участие в Финской войне до получения ранения.

В 1943 г. И.М. Громов был принят в аспирантуру Палеонтологического института АН СССР. Определяющее влияние на выбор профессии палеонтолога оказала его мама, крупный отечественный палеонтолог, профессор Вера Исааковна Громова. В 1922 г. она проводила раскопки палеолитических стоянок Киик-Коба и Сюрень в Крыму, в которых принимал участие и ее сын. С той поры Игорь Михайлович посвятил себя изучению мелких млекопитающих прошлого.

В 1945 г. он защитил диссертацию, посвященную фауне грызунов плейстоцена Бинагадинского местонахождения в Азербайджане. Эта работа была опубликована в виде монографии в 1952 г.

В 1946 г. И.М. Громов поступил на работу в Зоологический институт РАН. В тот период в Лаборатории наземных позвоночных ЗИНа успешно развивались исследования по систематике мелких млекопитающих под руководством одного из ведущих в мире специалистов по систематике грызунов профессора Бориса Степановича Виноградова, возглавлявшего Лабораторию с 1928 по 1958 г. В этих исследованиях принимал активное участие и Игорь Михайлович, и в 1952 г. была опубликована монография “Грызуны фауны СССР, Определители по фауне СССР” (Виноградов Б.С., Громов И.М.).

И.М. Громов принимал участие в зоологических экспедициях в Среднюю Азию под руководством академика Е.Н. Павловского и профессора К.К. Флерова. Позднее им проводились планомерные исследования фауны четвертичных грызунов европейской части России: в Ставрополье, Поволжье, на южном Урале и в низовьях Дона, на территории Волжско-Донского водораздела и Прикаспия и в других регионах. Результатом этих исследований явилась докторская диссертация “Грызуны антропогена европейской части СССР.



Рис. 1. Фото И.М. Громов (из архива ЗИН РАН).

(Итоги изучения ископаемых остатков)”, которую он защитил в 1966 г.

В тот период Игорь Михайлович также проводил фундаментальные исследования по систематике наземных беличьих. Эти данные были опубликованы в серии “Фауна СССР” в 1965 г. с коллегами, которые предоставили для монографии некоторые биологические очерки по отдельным видам.

С 1968 г. Лаборатория млекопитающих становится самостоятельным подразделением ЗИНа, которую до 1974 г. возглавлял широко известный исследователь мамонтов и мамонтовой фауны профессор Николай Кузьмич Верещагин. В 1974 г. заведующим Лабораторией становится И.М. Громов и руководит ею до 1980 г.

В 70-х годах И.М. Громов проводил фундаментальные морфолого-систематические исследования полевок (*Microtinae*), и очередной том в серии “Фауна СССР” увидел свет в 1977 г. Соавтором этой монографии был известный русский эколог, профессор И.Я. Поляков, написавший отдельный раздел по экологии и практическому значению грызунов. Обе монографии И.М. Громова (по наземным беличьим и полевым) внесли огромный вклад не только в советскую и российскую науку, но и в мировую зоологию и палеонтологию.

Значительным вкладом И.М. Громова как ученого является основанная им Российская школа микропалеотериологов. Объединив вокруг себя не только своих учеников, но и исследователей из многочисленных научных подразделений практически всей России и республик бывшего СССР, он раз в два года проводил научные семинары в ЗИНе, где мы, его ученики, докладывали о своих исследованиях, о полученных новых результатах с демонстрацией новых собранных палеонтологических материалов и представляли планы будущих работ. Мы все были очень дружны, советовались друг с другом и были всегда в курсе исследований каждого участника громовского семинара — палеотериолога, и поэтому обсуждения проходили активно, а порой и бурно, но доброжелательно. Атмосфера на семинаре была деловая, выступали все, как опытные, так и начинающие. Игорь Михайлович никогда не навязывал свое мнение, одинаково прислушивался ко всем высказываниям. В конце семинара он делал обобщение всех выступлений и работ, поддерживал интересные начинания и давал советы для дальнейших исследований. Спорные вопросы он предлагал решать только на основе достоверных данных и анализе уже известных.

Многочисленные ученики Игоря Михайловича и ученики учеников успешно продолжают в настоящее время исследования по истории становления фауны, по систематике, филогении,

зоогеографии и биостратиграфии мелких млекопитающих в Санкт-Петербурге, Москве, Уфе, Екатеринбурге, Новосибирске, Улан-Удэ и других городах России и ближнего Зарубежья.

Игорь Михайлович был чрезвычайно взыскательным к себе и требовал такого же отношения к исследованиям от своих учеников и окружающих. Он обладал широчайшим кругозором, целеустремленностью, большой эрудицией и умением находить новый подход к интересующей проблеме.

Игорь Михайлович был в курсе всех новых научных публикаций, регулярно посещая по понедельникам еженедельные выставки новинок в библиотеках ЗИН и БАН и приучил к этому меня с первых дней аспирантуры.

По настоятельному совету Игоря Михайловича, считавшего, что изучение палеонтологии без английского языка невозможно, я освоила английский язык в период аспирантуры, немецким я владела.

Игорь Михайлович был очень строгим, но справедливым и доброжелательным. Меня удивляла его выдержка и терпеливость в обучении начинающих, которые познавали азы в классификации мелких млекопитающих, в строении скелетов грызунов и деталей в структуре зубов. Это обучение проходило “за перегородкой” (на 3-м этаже Зоологического института в хранилище коллекций млекопитающих), где было мое рабочее место. Иногда меня удивляла “тупость” обучающихся, не знавших элементарных вещей, но Игорь Михайлович терпеливо объяснял им, что есть что. Он мне говорил, что это пробелы в первоначальном обучении начинающих палеотериологов, не надо судить их строго. Позднее практически все, кто проходил обучение у Игоря Михайловича или получал консультации у него, могли достойно проводить исследования в своих регионах, собирать палеонтологический материал и, изучив его, завершить исследования защитой кандидатских диссертаций.

В каждый свой приезд в Ленинград я приходила в его кабинет и, будучи уже д.б.н., садилась на старый с красивой спинкой стул, и он спрашивал “что можете сказать в свое оправдание”, и мне приходилось давать полный отчет о работе с коллекционным материалом, о прочитанных трудах, особенно на иностранных языках. Он, прослушав мой отчет, говорил “рад, вы заслужили троечку”.

Игорь Михайлович внешне был строгим, некоторым казался суровым, но обладал большой деликатностью и юмором. В первые дни моей аспирантуры в 1962 г., до того, как я приступила к работе с материалом, он много беседовал со мной на разные темы, в т.ч. политические, пытаясь узнать, как я понимаю теперь, чем живет молодежь. Обсуждали злободневные тогда вопросы “догнать и перегнать Америку” и “построение

коммунизма в СССР к 1980 г.”. И вот в 1978 г. во время полевой экскурсии 2 Териологического Конгресса в Брно он склонился ко мне в автобусе и сказал: “Риточка, а вы знаете, что в 1980 г. вместо коммунизма будут Олимпийские игры в Москве”.

Следует отметить, что практически все опубликованные в тот период микропалеотериологические работы были подготовлены и завершены под руководством или при научной консультации И.М. Громова. Однако ни в одной из этих работ вы не обнаружите среди соавторов фамилии Игоря Михайловича. Только однажды А.И. Шевченко, не спросив его разрешения, включила его в качестве соавтора своих двух статей, чем И.М. Громов был сильно огорчен и возмущен.

Все мои публикации, большие и маленькие, “рождались” при значительном участии Игоря Михайловича, но когда я просила разрешить включить его в соавторы, он отказывался и говорил: “Это — мой долг учителя. Когда мы с вами сделаем совместную работу, тогда будем соавторами”. К счастью для меня, это случилось. В конце 80-х—начале 90-х мы работали над подготовкой Определителя по зайцеобразным и грызунам. Предыдущий определитель был издан в 1963 г., и руководство ЗИНа предложило Игорю Михайловичу обобщить накопленные за почти 30-летний период знания. Игорь Михайлович пригласил меня выступить его соавтором и подготовить раздел по зайцеобразным. Высокое качество этого определителя обусловлено, прежде всего, титаническим трудом Игоря Михайловича по синтезу современных на тот момент знаний. В огромной степени публикация определителя стала возможной и благодаря нашему великолепному редактору выпуска тома Алексею Александровичу Аристову, незаурядному человеку, истинному ученому-зоологу с широкой эрудицией, которого, кстати, Игорь Михайлович любил как родного. Я очень горжусь, что моя фамилия стоит на обложке данного труда рядом с именем моего учителя.

В 1999 г. я подарила Определитель крупнейшему немецкому палеонтологу из Мюнхена профессору Ф. Фальбушу, когда была на его юбилейных торжествах, и в 2000 г. подарила выдающемуся американскому ученому-палеонтологу профессору М. МакКенна из AMNH, когда посетила Нью-Йорк по гранту Фонда Картера. Они оба выражали свое восхищение Игорем Михайловичем, что он, будучи уже в почтенном возрасте, сумел подготовить и опубликовать такой труд.

Я очень рада, что к 100-летию со дня рождения Игоря Михайловича Громова нам удалось успешно провести в 2013 г. Международную Конференцию “Advances in the Quaternary of Interior Asia” под эгидой Международных стратиграфических комиссий ИНКВА (INQUA) и АСКВА (ASQUA)

в г. Улан-Удэ. Материалы Конференции были опубликованы в спецвыпуске журнала *Quaternary International* в 2015 г.

И.М. Громов — автор более 130 публикаций, в том числе 9 монографий.

Виноградов Б.С., Громов И.М., 1952. Грызуны фауны СССР. Определители по фауне СССР. Т. 48. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 298 с.

Громов И.М., 1952. Грызуны Бинагадинского плейстоцена и его природа. Труды ест.-ист. Музея им. Зардаби. Баку, вып. 5, ч. 2, 146 с.

Громов И.М., 1961. Ископаемые верхнечетвертичные грызуны предгорного Крыма. М.: Изд-во АН СССР, Труды комиссии по изучению четвертичного периода, Т. 17, 190 с.

Громов И.М., Бибииков Д.И., Калабухов Н.И., Мейер М.Н., 1965. Наземные беличьи (*Marmotinae*). М.-Л.: Наука, Тр. ЗИН, нов. сер., № 92. Фауна СССР. Млекопитающие, Т. 3, Вып. 2, 467 с.

Громов И.М., Поляков И.Я., 1977. Полевки (*Microtinae*). Л.: Наука, Тр. ЗИН, нов. сер. № 116. Фауна СССР. Млекопитающие. Т. 3. Вып. 8. 504 с.

Барышников Г.Ф., Гарутт В.Е., Громов И.М. и др., 1981. Каталог млекопитающих СССР (плиоцен—современность) / под ред. И.М. Громова, Г.И. Барановой. Л.: Наука. 456 с.

Виноградов Б.С., Громов И.М., 1985. Краткий определитель грызунов фауны СССР, Изд. 2-е, дополненное и исправленное. Л.: Наука. 139 с.

Громов И.М., Ербаева М.А., 1995. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. СПб., 522 с.

Громов И.М., Баранова Г.И., 2003. Каталог типовых экземпляров коллекции Зоологического института РАН. Млекопитающие. Вып. 4. Грызуны (*Rodentia*). Санкт-Петербург. 99 с.

В честь профессора Игоря Михайловича Громова назван ряд таксонов различного ранга — род, виды и подвиды. (Составлено по: Аверьянов А.О., 2003, *Russian J. Theriol.* 2 (1) 7, с включением нового рода *Gromovia*.)

Род: *Gromovia* Erbajeva, Alexeeva et Khenzykhenova 2003 (*Cricetidae*)

Gromovia daamsi Erbajeva, Alexeeva et Khenzykhenova 2003

Виды и подвиды:

Allactaga gromovi Terzea 1974 (*Dipodidae*)

Citellus (Urocitellus) undulatus gromovi Erbajeva 1966 (*Marmotinae*)

[*Urocitellus gromovi*]

Dolomys gromovororum Aleksandrova 1966 (*Arvicolidae*)

Hypolagus igromovi Gureev 1963 (*Leporidae*)

Lagurus (Eolagurus) gromovi Topachevsky 1963 (*Arvicolidae*)

- [*Eolagurus luteus gromovi*]
Microtus ilaeus igromovi Meyer et al. 1966 (Arvicolidae)
Microtus maximowichi gromovi Vorontsov et al. 1988 (Arvicolidae)
Meriones erythrourus gromovi Tropin 1975 (Gerbilinae)
 [*Meriones libycus gromovi*]
Ochotona gromovi Erbajeva in Bazarov et al. 1976 (Ochotonidae)
- [*Ochotona gromovororum* nom. emend. Averianov 1998]
Pliorhombomys gromovi Fokanov 1976 (Gerbilinae)
 [*Rhombomys gromovi*]
Plioselvinia gromovi Sulimski 1962 (Seleviniidae)
Sciurotamias (Csakvaromys) gromovi Topachevsky 1971 (Sciuridae)
Stachomys igrom Agadjanian 1993 (Arvicolidae)
Zaissanolagus gromovi Erbajeva 1999 (Lagomorpha)

**REMEMBERING THE SCIENTIFIC ADVISOR
 (TOWARDS THE 110TH BIRTHDAY OF IGOR MIKHAILOVICH GROMOV)**

M. A. Erbajeva*

Dobretsov Geological Institute, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Ulan-Ude, 670047 Russia

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