

Том 103, Номер 8

ISSN 0044-5134
Август 2024



ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



НАУКА
— 1727 —

СОДЕРЖАНИЕ

Том 103, Номер 8, 2024

Гельминтофауна чистиковых птиц (Charadriiformes, Alcidae) Баренцева моря: состав, структура, пути формирования <i>В. В. Куклин, М. М. Кукулина, А. В. Ежов</i>	3
First records of Stigmaeidae (Acari, Prostigmata) from the Dominican Republic <i>A. A. Khaustov, S. G. Ermilov</i>	25
A new species of <i>Mesiotelus</i> Simon 1897 (Aranei, Liocranidae) from the Republic of Uzbekistan <i>S. V. Vlasov, V. E. Efimik</i>	45
Two new spider species (Aranei) from the Cis-Urals steppe, Russia <i>S. L. Esysunin, S. V. Vlasov, A. L. Ustinova</i>	51
Ревизия группы <i>vernalis-robustus</i> рода <i>Acanthocyclops</i> (Cyclopinae, Cyclopoida, Соперода) из континентальных водоемов Палеарктики с описанием нового вида <i>В. Р. Алексеев, О. А. Чабан</i>	59
Широтные температурные характеристики прилета, гнездования, отлета воробьеобразных птиц (Passeriformes, Aves) севера Западной Сибири <i>В. Н. Рыжановский, В. К. Рябицев, А. В. Гилев</i>	79
Pancreas Aselli, центральное жировое включение или большой брыжеечный лимфатический узел землероек (Soricidae, Eulipotyphla) <i>Ю. А. Давыдова, Д. В. Нестеркова, Л. И. Дроздова</i>	87
Морфотипическая характеристика второго верхнего моляра (M2) бурого (<i>Ursus arctos</i>) и белого (<i>Ursus maritimus</i>) медведей (Carnivora, Ursidae) <i>Д. О. Гимранов</i>	99
Перемещения белух (<i>Delphinapterus leucas</i> , Cetacea, Monodontidae) у западного побережья полуострова Камчатка <i>Д. М. Глазов, Д. М. Кузнецова, В. В. Рожнов</i>	119

Contents

Volume 103, № 8, 2024

Helminth fauna of auks (Charadriiformes, Alcidae) in the Barents Sea: composition, structure, ways of formation	
<i>V. V. Kuklin, M. M. Kuklina, A. V. Ezhov</i>	3
First records of Stigmaeidae (Acari, Prostigmata) from the Dominican Republic	
<i>A. A. Khaustov, S. G. Ermilov</i>	25
A new species of <i>Mesiotelus</i> Simon 1897 (Aranei, Liocranidae) from the Republic of Uzbekistan	
<i>S. V. Vlasov, V. E. Efimik</i>	45
Two new spider species (Aranei) from the Cis-Urals steppe, Russia	
<i>S. L. Esysunin, S. V. Vlasov, A. L. Ustinova</i>	51
Revision of the <i>Acanthocyclops vernalis-robustus</i> group (Cyclopinae, Cyclopoida, Copepoda) from continental water bodies of the Palaearctic with description of a new species	
<i>V. R. Alekseev, O. A. Chaban</i>	59
Latitudinal temperature characteristics of the arrival, nesting and departure of passerine birds (Passeriformes, Aves) in the North of western Siberia	
<i>V. N. Ryzhanovskiy, V. K. Ryabitsev, A. V. Gilev</i>	79
The Pancreas Aselli, central fatty inclusion or large mesenteric lymph node of shrews (Soricidae, Eulipotyphla)	
<i>Yu. A. Davydova, D. V. Nesterkova, L. I. Drozdova</i>	87
Morphotypic characteristics of the second upper molar (M2) of the brown (<i>Ursus arctos</i>) and polar (<i>Ursus maritimus</i>) bears (Carnivora, Ursidae)	
<i>D. O. Gimranov</i>	99
Movements of beluga whales (<i>Delphinapterus leucas</i> , Cetacea, Monodontidae) off the western coast of Kamchatka Peninsula	
<i>D. M. Glazov, D. M. Kuznetsova, V. V. Rozhnov</i>	119

УДК 576.895.1: 598.2

ГЕЛЬМИНТОФАУНА ЧИСТИКОВЫХ ПТИЦ (CHARADRIIFORMES, ALCIDAE) БАРЕНЦЕВА МОРЯ: СОСТАВ, СТРУКТУРА, ПУТИ ФОРМИРОВАНИЯ

© 2024 г. В. В. Куклин*, М. М. Куклина, А. В. Ежов

Мурманский морской биологический институт РАН,

Мурманск, 183010 Россия

*e-mail: VV_Kuklin@mail.ru

Поступила в редакцию 27.03.2024 г.

После доработки 28.05.2024 г.

Принята к публикации 30.05.2024 г.

Обобщены результаты многолетних исследований авторов и данные научной литературы по изучению гельминтофауны шести видов птиц семейства Alcidae (чистиковые), обитающих в Баренцевоморском регионе, — люрика (*Alle alle*), гагарки (*Alca torda*), тупика (*Fratercula arctica*), атлантического чистика (*Cerpphus grylle*), тонкоклювой (*Uria aalge*) и толстоклювой (*U. lomvia*) кайр. У чистиковых на Баренцевом море обнаружен 31 вид паразитических червей (4 вида трематод, 11 — цестод, 12 — нематод, 4 — скребней). Некоторые из них циркулируют в прибрежных экосистемах, но реализация жизненных циклов большинства видов происходит в пелагиали при участии планктонных беспозвоночных и рыб в качестве промежуточных и паратенических хозяев. Из общего числа 24 вида гельминтов не достигают в чистиковых половозрелого состояния и используют в качестве облигатных окончательных хозяев либо других птиц, либо морских млекопитающих. Установлено, что структура фауны паразитов и особенности географического и межвидового распределения гельминтов связаны с относительным эволюционным возрастом паразито-хозяинных систем, экологией хозяев и специфичностью паразитов. Сравнительный анализ состава гельминтофауны чистиковых в Северной Атлантике и в Баренцевом море показал, что у баренцевоморских птиц ниже разнообразие трематод и цестод, различия в составе фауны нематод незначительные, а находки скребней чаще отмечались на Баренцевом море. Очевидно, это обусловлено тем, что у различных видов паразитов чистиковых разные требования к условиям среды и разная степень специфичности и к промежуточным, и к окончательным хозяевам.

Ключевые слова: паразитические черви, фауна, морские птицы, Северная Атлантика

DOI: 10.31857/S0044513424080014, **EDN:** txecwm

Гельминтофауна морских птиц в любом регионе — это результат сложного взаимодействия эволюционной истории, экологии и физико-географических условий. И чем теснее птицы связаны с морскими экосистемами, тем больше важной информации о состоянии и динамике экосистем можно получить при изучении паразитов птиц. В этом плане представители семейства чистиковых (Alcidae) особенно интересны, поскольку в ходе эволюции они почти полностью утратили трофические связи с пресноводными и наземными биоценозами (Козлова, 1957; Карташев, 1974).

Из всех морских птиц Северного полушария чистиковые лучше других приспособлены к поиску и захвату подвижной добычи в воде и в наибольшей степени используют именно эти пищевые ресурсы. Способность к “подводному полету”, то есть к движению в воде с помощью крыльев, была базовой адаптацией, которая предопределила многие особенности

биологии и экологии этих птиц (Козлова, 1957; Птицы СССР..., 1989). В то же время в условиях все более изменчивого гидрологического режима и климатических флуктуаций в морях Северного полушария спектр кормовых объектов птиц также меняется и в пространстве, и во времени (Gaston, Woo, 2008; Barrett, 2015). Это неизбежно будет влиять на динамику трансмиссии, встречаемость и количественные параметры инвазии морских птиц гельминтами. Поэтому следует ожидать, что перестройки в структуре морских экосистем, многие последствия которых еще не вполне понятны, вызовут изменения в разнообразии и распределении хозяев и паразитов.

Исследования гельминтофауны чистиковых в Голарктике имеют более чем вековую историю и охватывают практически все крупные гнездовые территории птиц и в Северной Атлантике (Ditlevsen, 1917; Nicoll, 1923; Dawes, 1946; Baer, 1956, 1962; Threlfall, 1971; Hoberg, 1991; Nolsø, 2002; Muzaffar, 2009),

и в Северной Пацифике (Кротов, Делямуре, 1952; Белопольская, 1963; Ошмарин, 1963; Цимбалюк, 1965; Алексеев, Сметанина, 1968; Белогуров и др., 1968; Сметанина, 1978; Сметанина, Леонов, 1984; Хоберг, 1992; Yamaguti, 1939; Hoberg, 1979, 1981, 1982, 1984, 1984a, 1984b, 1984c). Согласно обобщенным данным исследований, у представителей семейства Alcidae обнаружено 88 видов гельминтов (34 вида трематод, 23 вида цестод, 22 вида нематод и 9 видов скребней) (Muzaffar, Jones, 2004).

Из 23 современных видов семейства Alcidae в Баренцевом море, как и в Северной Атлантике, обитают 6 видов — люрик (*Alle alle* (L. 1758)), гагарка (*Alca torda* (L. 1758)), тупик (*Fratercula arctica* (L. 1758)), атлантический чистик (*Cephus grylle* (L. 1758)), тонкокловая кайра (*Uria aalge* (Pontopiddan 1763)) и толстокловая кайра (*U. lomvia* (L. 1758)). Повсеместное распространение характерно для атлантического чистика и толстокловой кайры. Тупики, гагарки и тонкокловые кайры в основном приурочены к районам, находящимся под влиянием ветвей Гольфстрима, а люрики обитают в северной части (Состояние популяций..., 2003). При этом многие птицы почти не покидают акваторию Баренцева моря в течение круглого года (SEATRACK Seabirds Tracking, 22.03.2024), и это снижает возможность заноса ими гельминтов из других районов во время кочевок и миграций.

Исследования гельминтофауны чистиковых в Баренцевом море также начались в первые годы XX столетия и к настоящему времени охватывают практически все крупные гнездовые территории птиц (Марков, 1937, 1941; Белопольская, 1952; Галактионов и др., 1997; Куклин, 2001, 2017; Куклин, Куклина, 2013; Куклин и др., 2004, 2020; Baylis, 1919; Galaktionov, 1996). Результаты работ позволяют получить достаточно полное представление о составе и структуре фауны паразитов у птиц-хозяев в различных районах моря. Установлено, что гельминтофауна чистиковых является своеобразным итогом сбора кормов в неритических и пелагических экосистемах в разные периоды годового цикла птиц.

Цель исследования — обобщение материалов по гельминтофауне птиц семейства Alcidae, обитающих в баренцевоморском регионе, определение основных экологических и эволюционно-исторических механизмов, повлиявших на формирование и структуру фауны паразитических червей птиц, а также на межвидовые и географические различия в зараженности чистиковых.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

При составлении обзора были использованы данные авторов по гельминтофауне птиц семейства Alcidae в южном побережье Баренцева моря (тонкокловая кайра 57 экз., толстокловая кайра 53 экз.,

атлантический чистик 21 экз., тупик 20 экз., гагарка 13 экз.), на Южном (толстокловая кайра 10 экз.) и Северном (толстокловая кайра 26 экз., люрик 5 экз.) островах Новой Земли, архипелагах Земля Франца-Иосифа (толстокловая кайра 4 экз.) и Шпицберген (толстокловая кайра 3 экз., люрик 5 экз.). Кроме того, при проведении анализа были привлечены результаты исследований Маркова (1937, 1941) на Южном острове Новой Земли (толстокловая кайра 52 экз., атлантический чистик 7 экз.), Белопольской (1952) на архипелаге Семь островов у северного побережья Кольского п-ова (тонкокловая кайра 54 экз., толстокловая кайра 17 экз., атлантический чистик 27 экз., тупик 26 экз., гагарка 22 экз.), а также Галактионова и соавторов (Галактионов, Атрашкевич, 2015; Galaktionov, 1996) на Земле Франца-Иосифа (толстокловая кайра 18 экз., атлантический чистик 11 экз., люрик 15 экз.) и на архипелаге Шпицберген (люрик 3 экз.).

Помимо таксономического состава гельминтофауны, определены количественные показатели заражения птиц — экстенсивность инвазии (ЭИ) (отношение числа птиц, зараженных паразитом данного вида, к общему числу птиц в выборке) и индекс обилия (ИО) (отношение общего количества экземпляров каждого вида гельминтов в каждом виде хозяев к общему количеству обследованных особей птиц данного вида). При статистической обработке результатов исследований использовались методы расчета и сравнения границ доверительных интервалов ЭИ и ИО при 5% уровне значимости, достоверность обнаруженных различий проверяли, используя точный критерий Фишера (F). Для расчетов использовали компьютерную программу Quantitative Parasitology 3.0 (Rozsa et al., 2000).

При обработке материала анализировали содержание желудков птиц и устанавливали относительную встречаемость разных групп кормов. При расчете относительной встречаемости кормов определяли отношение количества встреч данной группы кормов к сумме встреч всех групп кормов:

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

где n — количество встреч данной группы кормов, N — общее количество встреч всех групп кормов.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Согласно результатам проведенного нами обследования 217 экземпляров птиц семейства Alcidae, относящихся к 6 видам, в Баренцевоморском регионе у них обнаружено 20 видов паразитических червей (2 вида трематод, 8 видов цестод, 8 видов нематод и 2 вида скребней). Данные о видовом составе гельминтофауны птиц и значения количественных показателей инвазии представлены в табл. 1.

Таблица 1. Состав гельминтофауны чистиковых (семейство Alcidae) Баренцева моря (1991–2021 гг., наши данные)

Виды гельминтов	Люрик (<i>Alle alle</i>) (n = 10)		Гагарка (<i>Alca torda</i>) (n = 13)		Тупик (<i>Fratercula arctica</i>) (n = 20)		Атлантический чистик (<i>Cerphus grylle</i>) (n = 21)		Тонкокловая кайра (<i>Uria aalge</i>) (n = 57)		Толстокловая кайра (<i>Uria lomvia</i>) (n = 96)	
	ЭИ, %	ИО, экз.	ЭИ, %	ИО, экз.	ЭИ, %	ИО, экз.	ЭИ, %	ИО, экз.	ЭИ, %	ИО, экз.	ЭИ, %	ИО, экз.
<u>Trematoda</u>												
<i>Cryptocotyle lingua</i> (Lühe 1899)	–	–	–	–	5.00 (0.12– 24.88)	0.05 (0.00– 0.15)	19.05 (5.44– 41.91)	0.95 (0.14– 3.71)	1.75 (0.04– 9.40)	0.04 (0.00– 0.11)	6.25 (2.32– 13.11)	0.33 (0.07– 1.19)
<i>Microphallus</i> sp.	–	–	–	–	–	–	4.76 (0.12– 23.82)	15.14 (0.00– 45.43)	–	–	–	–
<u>Cestoda</u>												
<i>Alcataenia armillaris</i> (Rudolphi 1810)	–	–	–	–	–	–	–	–	22.81 (12.73– 35.84)	1.60 (0.77– 3.32)	53.13 (42.6– 63.39)	5.58 (3.67– 8.82)
<i>Alcataenia campylacantha</i> (Krabbe 1869)	–	–	–	–	5.00 (0.12– 24.88)	0.05 (0.00– 0.15)	47.62 (25.71– 70.22)	5.95 (2.76– 11.00)	–	–	–	–
<i>Alcataenia dominicana</i> (Raillet et Henry 1912)	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1.04 (0.02– 5.67)	0.01 (0.00– 0.03)
<i>Alcataenia larina</i> (Krabbe 1869)	–	–	–	–	15.00 (3.20– 37.90)	2.60 (0.15– 8.50)	9.52 (1.17– 30.38)	0.24 (0.00– 0.81)	–	–	–	–
<i>Neovalipora</i> sp.	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	5.21 (1.71– 11.74)	0.23 (0.07– 0.53)
<i>Microsomacanthus</i> sp.	–	–	–	–	–	–	–	–	1.75 (0.04– 9.40)	0.02 (0.00– 0.05)	–	–
<i>Tetrabothrius erosiris</i> (Loennberg 1889)	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	4.17 (1.14– 10.33)	0.05 (0.01– 0.11)
<i>Tetrabothrius jaegerskioeldi</i> (Nybelin 1916)	–	–	–	–	–	–	9.52 (1.17– 30.38)	0.14 (0.00– 0.43)	3.51 (0.42– 12.11)	0.05 (0.00– 0.16)	1.05 (0.02– 5.67)	0.03 (0.00– 0.09)
<u>Nematoda</u>												
<i>Anisakis</i> sp. l. 3	–	–	7.69 (0.19– 36.03)	0.08 (0.00– 0.08)	–	–	4.76 (0.12– 23.82)	0.10 (0.00– 0.29)	10.53 (3.96– 21.52)	0.39 (0.11– 1.21)	28.13 (19.42– 38.23)	0.90 (0.51– 1.82)

Окончание таблицы 1

Виды гельминтов	Люрлик (<i>Alle alle</i>) (n = 10)		Гагарка (<i>Alca torda</i>) (n = 13)		Тупик (<i>Fratercula arctica</i>) (n = 20)		Атлантический чистик (<i>Cerphus grylle</i>) (n = 21)		Тонкокловая кайра (<i>Uria aalge</i>) (n = 57)		Толстокловая кайра (<i>Uria lomvia</i>) (n = 96)	
	ЭИ, %	ИО, экз.	ЭИ, %	ИО, экз.	ЭИ, %	ИО, экз.	ЭИ, %	ИО, экз.	ЭИ, %	ИО, экз.	ЭИ, %	ИО, экз.
Nematoda												
<i>Contracaecum</i> sp. 1. 3	–	–	15.38 (1.92– 45.45)	0.23 (0.00– 1.31)	–	–	9.52 (1.17– 30.38)	0.14 (0.00– 0.43)	1.75 (0.04– 9.40)	0.02 (0.00– 0.05)	4.17 (1.14– 10.33)	0.13 (0.02– 0.48)
<i>Stegophorus stellaeopolaris</i> (Parona 1901)	–	–	–	–	–	–	19.05 (5.44– 41.91)	0.67 (0.10– 2.24)	5.26 (1.09– 14.62)	0.05 (0.00– 0.11)	42.71 (32.66– 53.22)	4.54 (3.00– 7.19)
<i>Stegophorus stercorarii</i> (Leonov, Sergeeva et Zimbaluk 1966)	–	–	–	–	–	–	38.10 (18.10– 61.57)	1.05 (0.43– 2.00)	1.75 (0.04– 9.40)	0.02 (0.00– 0.05)	–	–
<i>Streptocara crassicauda</i> (Creplin 1829) Skrjabin 1916	–	–	–	–	–	–	14.29 (3.04– 36.35)	0.33 (0.05– 0.95)	1.75 (0.04– 9.40)	0.02 (0.00– 0.05)	5.21 (1.71– 11.74)	0.05 (0.01– 0.09)
<i>Paracuariaria adunca</i> (Creplin 1846) Anderson et Wong 1981	–	–	–	–	–	–	–	–	1.75 (0.04– 9.40)	0.02 (0.00– 0.05)	–	–
<i>Cosmocephalus obelatus</i> (Creplin 1825) Seurat 1919	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1.04 (0.02– 5.67)	0.01 (0.00– 0.03)
<i>Hysterothylacium aduncum</i> (Rudolphi 1802) Deardorff, Overstreet 1981	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1.04 (0.02– 5.67)	0.07 (0.00– 0.22)
Acanthocephala												
<i>Polymorphus minutus</i> (Zeder 1800) Lühe 1911	–	–	–	–	–	–	19.05 (5.44– 41.91)	0.29 (0.05– 0.62)	–	–	–	–
<i>Corynosoma strumosum</i> (Rudolphi 1802) Lühe 1904	–	–	–	–	–	–	9.52 (1.17– 30.38)	0.14 (0.00– 0.43)	–	–	1.05 (0.02– 5.73)	0.09 (0.00– 0.28)

Примечания. Здесь и в табл. 2 для экстенсивности инвазии и индекса обилия в скобках приведены значения нижней и верхней границ точного 95% доверительного интервала; 1. 3 – здесь и в табл. 2, 3 и 7 личинки третьей стадии развития.

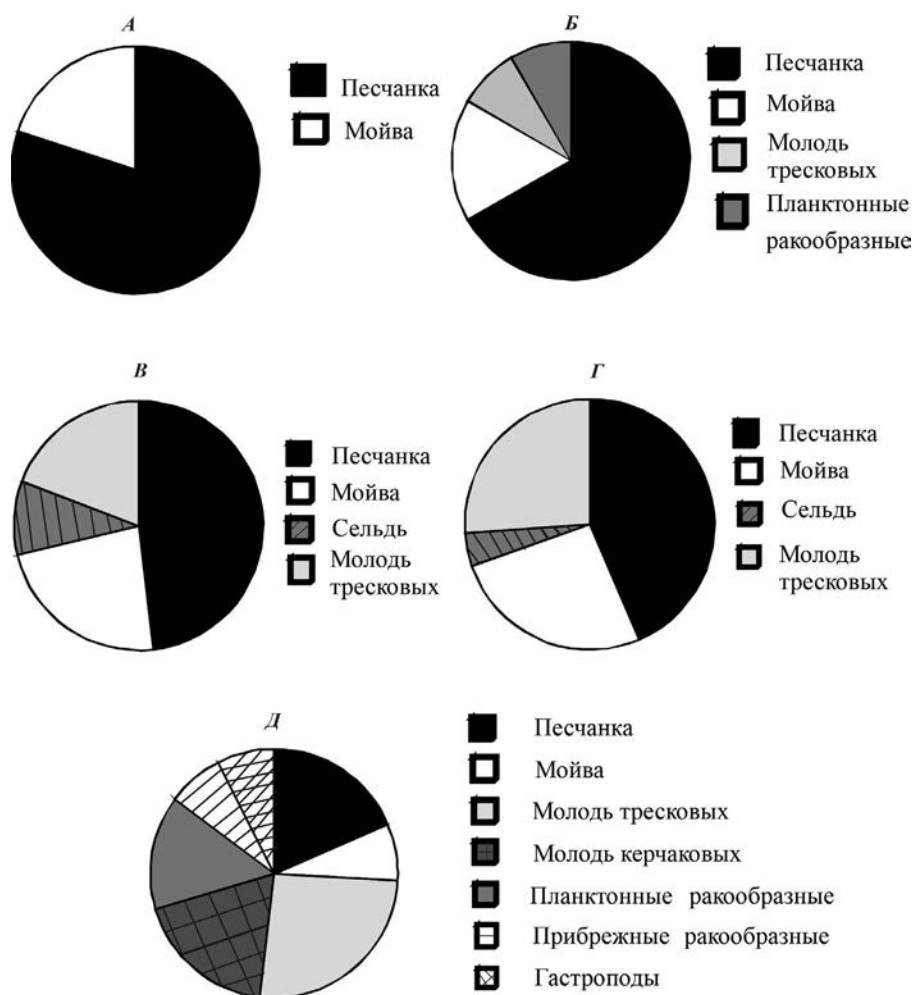


Рис. 1. Состав и относительная встречаемость кормов в желудках чистиковых в южном побережье Баренцева моря (1991–2020 гг.): А – гагарка, Б – тулик, В – тонкоклювая кайра, Г – толстоклювая кайра, Д – атлантический чистик.

Из 217 обследованных особей заражение гельминтами зарегистрировано у 126 (ЭИ = 58.06%). Трематоды найдены у 12 птиц (ЭИ = 5.53%), цестоды – у 86 (ЭИ = 39.63%), нематоды – у 90 (ЭИ = 41.47%), скребни – у 7 птиц (ЭИ = 3.23%). При этом представители всех основных таксонов гельминтов отмечены только у атлантического чистика и толстоклювой кайры.

Наивысшие значения ЭИ трематодами и скребнями зарегистрированы у атлантических чистиков (19.05 и 28.57%, соответственно), цестодами и нематодами – у толстоклювых кайр (58.33 и 66.67%, соответственно).

Моноинвазии обнаружены у 57 особей птиц. 46 экз. птиц были заражены 2 видами гельминтов, 16 экз. – 3 видами, 5 экз. – 4 видами, 1 экз. – 5 видами и 1 экз. – 8 видами. При этом инвазия 3 и 4 видами паразитических червей была характерна только для атлантических чистиков

и толстоклювых кайр, а 5 и 8 видов найдены только у атлантических чистиков.

У птиц южного побережья Баренцева моря зарегистрировано 19 видов гельминтов, на Южном острове Новой Земли – 4 вида, на Северном острове Новой Земли – 6 видов, на Земле Франца-Иосифа – 3 вида, на Шпицбергене – 4 вида. Повсеместно встречались 2 вида гельминтов – цестоды *Alcataenia armillaris* и нематоды *Stegophorus stellaepolaris*. Цестоды *Neovalipora* sp. обнаружены на южном побережье Баренцева моря, на Земле Франца-Иосифа и Шпицбергене, нематоды *Anisakis* sp. – на южном побережье Баренцева моря и двух островах Новой Земли. На южном побережье Баренцева моря и на Северном острове Новой Земли найдены цестоды *Tetrabothrius erostris*, нематоды *Contracaecum* sp. и скребни *Corynosoma strumosum*, а ленточные черви *Tetrabothrius jaegerskioeldi* – на южном

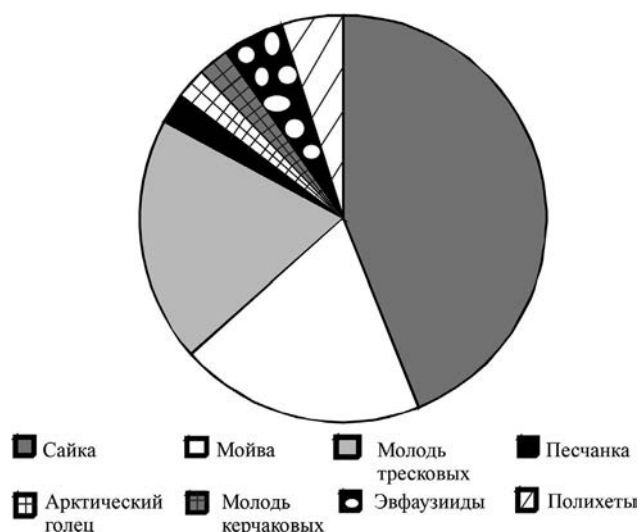


Рис. 2. Состав и относительная встречаемость кормов в желудках толстоклювых кайр на арктических архипелагах (Новая Земля, Земля Франца-Иосифа, Шпицберген) Баренцева моря (1996–2022 гг.).

прибрежье Баренцева моря и на Шпицбергене. Другие виды гельминтов отмечены только в одном из районов проведения исследований (цестоды *Alcataenia dominicana* — на Южном острове Новой Земли, остальные — на южном прибрежье Баренцева моря). Находки 5 видов гельминтов (цестод *A. dominicana* и *Microsomacanthus* sp., а также нематод *Paracuaria adunca*, *Cosmocephalus obvelatus* и *Hyterothylacium aduncum*) оказались единичными.

Люрики были свободны от инвазии гельминтами. В составе паразитофауны у гагарок отмечено 2 вида паразитических червей (оба — нематоды), у тупиков — 3 вида (1 вид трематод, 2 вида цестод), у атлантических чистиков — 12 видов (2 вида трематод, 3 вида цестод, 5 видов нематод, 2 вида скребней), у тонкоклювой кайры — 10 видов (1 вид трематод, 3 вида цестод, 6 видов нематод), у толстоклювой кайры — 12 видов (1 вид трематод, 5 видов цестод, 5 видов нематод, 1 вид скребней).

Четыре вида гельминтов (трематоды *Cryptocotyle lingua*, цестоды *T. jaegerskioeldi*, а также нематоды *Anisakis* sp. и *Contracaecum* sp.) оказались общими для паразитофауны 4 видов птиц. Исключительно у атлантических чистиков зарегистрированы 2 вида гельминтов (трематоды *Microphallus* sp. и скребни *Polymorphus minutus*), у тонкоклювых кайр — также 2 вида (цестоды *Microsomacanthus* sp. и нематоды *P. adunca*), а у толстоклювых кайр — 5 видов (цестоды *A. dominicana*, *Neovalipora* sp. и *T. erostris*, нематоды *C. obvelatus* и *H. aduncum*).

Согласно результатам изучения питания птиц, у 9 из 10 обследованных люриков желудки

оказались пустыми, у одной особи обнаружены остатки планктонных ракообразных. Отсутствие содержимого в желудках также было отмечено у 4 гагарок, 4 тупиков, 7 чистиков, 18 тонкоклювых кайр и 28 толстоклювых кайр. Данные по относительной встречаемости кормов у птиц на южном прибрежье Баренцева моря представлены на рис. 1, а у толстоклювых кайр на высокоширотных архипелагах — на рис. 2. На южном прибрежье Баренцева моря в рационе всех птиц доминируют рыбные корма (прежде всего песчанка, мойва и молодь тресковых рыб), а беспозвоночные обнаружены лишь у тупиков и атлантических чистиков. В арктической зоне основу питания толстоклювых кайр составляют сайка, мойва и молодь тресковых рыб.

ОБСУЖДЕНИЕ

Для более корректного анализа состава и структуры гельминтофауны чистиковых Баренцева моря в дополнение к результатам собственных исследований нами были систематизированы материалы научной литературы (см. Введение) (табл. 2). Эти данные не всегда позволяют детально оценить количественные показатели заражения из-за отсутствия многих параметров в первоисточниках, но их использование дает возможность уточнить таксономическое разнообразие паразитофауны у разных видов птиц и особенности географического распространения гельминтов (табл. 3).

С учетом наших данных и результатов ранее проведенных исследований можно констатировать, что к настоящему времени у птиц семейства Alcidae в Баренцевоморском регионе обнаружен 31 вид паразитических червей (4 вида трематод, 11 — цестод, 12 — нематод, 4 — скребней). В действительности их может быть меньше (с учетом находок таких форм, как *Alcataenia* sp., *Tetraphothrius* sp. и *Polymorphus* sp. — каждая из них может относиться к представителям этих родов, также найденным у чистиковых и определенным до уровня вида) или больше (с учетом того, что среди обнаруженных форм *Anisakis* sp., *Contracaecum* sp. и *Neovalipora* sp. могут присутствовать и разные виды). При этом следует иметь в виду, что из общего числа гельминтов чистиковых половозрелого состояния достигают паразиты лишь 7 видов (исключая гельминтов, использующих в качестве окончательных хозяев рыб и попадающих к птицам с пищей уже в половозрелом состоянии) (табл. 4). Для всех остальных чистиковых играют роль либо факультативных, либо элиминативных окончательных хозяев.

В целом, всех гельминтов, найденных у чистиковых Баренцева моря, можно разделить на 6 экологических групп:

1. Паразиты рыб — *H. aduncum*;

Таблица 2. Состав гельминтофауны чистиковых (семейство Alcidae) Баренцева моря по данным научной литературы (Марков, 1937, 1941; Белопольская, 1952; Галактионов, Атрашкевич, 2015; Baylis, 1919; Galaktionov, 1996)

Виды гельминтов	Люрик (n = 18)		Гагарка (n = 22)		Тупик (n = 26)		Атлантический чистик (n = 45)		Тонкоклювая кайра (n = 54)		Толстоклювая кайра (n = 87)	
	ЭИ, %	ИО, экз.	ЭИ, %	ИО, экз.	ЭИ, %	ИО, экз.	ЭИ, %	ИО, экз.	ЭИ, %	ИО, экз.	ЭИ, %	ИО, экз.
Trematoda												
<i>Cryptocotyle lingua</i> (Lühe 1899)	—	—	—	—	7.69 (0.94– 25.14)	?	8.89 (2.47– 21.23)	?	1.85 (0.04– 9.90)	0.07 (0.00– 0.22)	1.15 (0.00– 6.24)	0.01 (0.00– 0.03)
<i>Gymnophallus deliciosus</i> (Olsson 1893)	—	—	—	—	3.85 (0.09– 19.64)	?	—	—	—	—	—	—
<i>Apatemon gracilis</i> (Rudolphi 1819) Szidat 1928	—	—	—	—	—	—	2.22 (0.05– 11.78)	0.02 (0.00– 0.07)	—	—	—	—
Cestoda												
<i>Alcataenia armillaris</i> (Rudolphi 1810)	—	—	9.09 (1.12– 29.17)	?	—	—	4.44 (0.54– 15.15)	0.22 (0.00– 0.80)	33.33 (21.09– 47.48)	?	41.38 (30.91– 52.45)	?
<i>Alcataenia campylacantha</i> (Krabbe 1869)	—	—	—	—	—	—	37.78 (23.76– 53.46)	?	—	—	—	—
<i>Alcataenia larina</i> (Krabbe 1869)	—	—	—	—	19.23 (6.55– 39.36)	0.19 (0.04– 0.35)	2.22 (0.05– 11.78)	0.33 (0.00– 1.00)	—	—	—	—
<i>Alcataenia</i> sp.	5.56 (0.14– 27.30)	0.06 (0.00– 0.17)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Anomotaenia m. micracantha</i> (Krabbe 1869)	—	—	—	—	—	—	+	?	—	—	—	—
<i>Microsomacanthus ductilus</i> (Linton 1927)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3.45 (0.71– 9.75)	0.24 (0.00– 0.61)
<i>Tetrabothrius jaegerskioldi</i> (Nybelin 1916)	—	—	9.09 (1.12– 29.17)	?	3.85 (0.09– 19.64)	0.04 (0.00– 0.12)	4.44 (0.54– 15.15)	0.07 (0.00– 0.22)	3.70 (0.45– 12.75)	0.04 (0.00– 0.09)	—	—
<i>Tetrabothrius</i> sp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3.45 (0.71– 9.75)	0.37 (0.00– 0.90)

Окончание таблицы 2

Виды гельминтов	Люрик (n = 18)		Гагарка (n = 22)		Тупик (n = 26)		Атлантический чистик (n = 45)		Тонкоклювая кайра (n = 54)		Толстоклювая кайра (n = 87)	
	ЭИ, %	ИО, экз.	ЭИ, %	ИО, экз.	ЭИ, %	ИО, экз.	ЭИ, %	ИО, экз.	ЭИ, %	ИО, экз.	ЭИ, %	ИО, экз.
Nematoda												
<i>Anisakis</i> sp. l. 3	—	—	—	—	—	—	2.22 (0.05– 11.78)	?	1.85 (0.04– 9.90)	?	—	—
<i>Contracaecum rudolphii</i> (Rudolphi 1819) Hartwich 1964	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	27.58 (18.54– 38.22)	?
<i>Contracaecum</i> sp. l. 3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4.60 (1.26– 11.36)	0.05 (0.01– 0.09)
<i>Stegophorus stellaepolaris</i> (Parona 1901)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2.30 (0.27– 8.06)	0.02 (0.00– 0.06)
<i>Streptocara crassicauda</i> (Creplin 1829) Skrjabin 1916	—	—	—	—	—	—	+	?	1.85 (0.04– 9.90)	0.02 (0.00– 0.06)	—	—
<i>Eulimdana lari</i> (Yamaguti 1935)	—	—	—	—	—	—	—	—	12.96 (5.37– 24.91)	?	2.30 (0.27– 8.06)	?
<i>Eustrongylides mergorum</i> (Rudolphi 1809)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5.75 (1.89– 12.91)	0.06 (0.01– 0.10)
<i>Seuratia</i> sp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	14.94 (8.20– 24.20)	1.34 (0.74– 2.10)
Acanthocephala												
<i>Polymorphus minutus</i> (Zeder 1800) Lühe 1911	—	—	—	—	—	—	11.11 (3.70– 24.06)	0.22 (0.04– 0.40)	—	—	—	—
<i>Polymorphus phippisi</i> (Kostylew 1922)	11.11 (1.37– 34.72)	0.78 (0.00– 2.89)	—	—	—	—	4.44 (0.54– 15.15)	0.04 (0.00– 0.11)	—	—	—	—
<i>Polymorphus</i> sp.	—	—	—	—	—	—	4.44 (0.54– 15.15)	0.04 (0.00– 0.11)	—	—	—	—

Примечания. * Установлен только факт обнаружения гельминтов, поскольку в первоисточнике (Baylis, 1919) не приведены значения количественных показателей инвазии.

Таблица 3. Встречаемость гельминтов у разных видов чистиковых (семейство Alcidae) в различных районах Баренцева моря

Виды гельминтов	Люрик	Гагарка	Тупик	Атлантический чистик	Тонкоклювая кайра	Толстоклювая кайра
<i>Cryptocotyle lingua</i>	—	—	+ (южное побережье)	<u>Trematoda</u> + (южное побережье)	+ (южное побережье)	+ (южное побережье)
<i>Gymnophallus deliciosus</i>	—	—	+ (южное побережье)	—	—	—
<i>Apatemon minor</i>	—	—	—	+ (южное побережье)	—	—
<i>Microphallus sp.</i>	—	—	—	+ (южное побережье)	—	—
<i>Alcataenia armillaris</i>	—	+ (южное побережье)	—	<u>Cestoda</u> + (Южный остров Новой Земли)	+ (южное побережье)	+ (южное побережье, Южный остров Новой Земли, Северный остров Новой Земли, Земля Франца—Иосифа, Шпицберген)
<i>Alcataenia caprylacantha</i>	—	—	+ (южное побережье)	+ (южное побережье, Южный остров Новой Земли, Земля Франца—Иосифа)	—	—
<i>Alcataenia dominicana</i>	—	—	—	—	—	+ (Южный остров Новой Земли)
<i>Alcataenia larina</i>	—	—	+ (южное побережье)	+ (южное побережье)	—	—
<i>Alcataenia sp.</i>	+ (Земля Франца—Иосифа)	—	—	—	—	—
<i>Anomotaenia m. micracantha</i>	—	—	—	+ (южное побережье)	—	—
<i>Neovalipora sp.</i>	—	—	—	—	—	+ (южное побережье, Земля Франца—Иосифа, Шпицберген)
<i>Microsomacanthus sp.</i>	—	—	—	—	+ (южное побережье)	+ (Земля Франца—Иосифа)
<i>Tetrabothrius erosiris</i>	—	—	—	—	—	+ (южное побережье, Северный остров Новой Земли, Шпицберген)
<i>Tetrabothrius jaegerskioeldi</i>	—	+ (южное побережье)	+ (южное побережье)	+ (южное побережье)	+ (южное побережье)	+ (Шпицберген)
<i>Tetrabothrius sp.</i>	—	—	—	—	—	+ (Земля Франца—Иосифа)

Окончание таблицы 3

Виды гельминтов	Люрик	Гагарка	Тупик	Атлантический чистик	Тонкокловая кайра	Толстокловая кайра
<i>Anisakis</i> sp. l. 3	–	+ (южное прибре- жье)	–	<u>Nematoda</u> + (южное прибрежье)	+ (южное прибрежье)	+ (южное побережье, Южный остров Новой Земли, Северный остров Новой Земли)
<i>Contracaecum</i> sp. l. 3	–	+ (южное прибре- жье)	–	+ (южное прибрежье)	+ (южное прибрежье)	+ (южное побережье, Северный остров Новой Земли)
<i>Stegophorus stellaeppoi- laris</i>	–	–	–	+ (южное прибрежье)	+ (южное прибрежье)	+ (южное побережье, Южный остров Новой Земли, Северный остров Новой Земли, Земля Франца–Иосифа, Шпицберген)
<i>Stegophorus stercorarii</i>	–	–	–	+ (южное прибрежье)	+ (южное прибрежье)	–
<i>Streptocara crassicauda</i>	–	–	–	+ (южное прибрежье)	+ (южное прибрежье)	+ (южное побережье)
<i>Parascaris adunca</i>	–	–	–	–	+ (южное прибрежье)	–
<i>Cosmosephalus obelatus</i>	–	–	–	–	–	+ (южное побережье)
<i>Hysterothylacium aduncum</i>	–	–	–	–	–	+ (южное побережье)
<i>Seuraitia</i> sp.	–	–	–	–	–	+ (южное побережье)
<i>Eustrongylides mergorum</i>	–	–	–	–	–	+ (Южный остров Новой Земли) + (Южный остров Новой Земли)
<i>Eulimdana lari</i>	–	–	–	–	+ (южное прибрежье)	+ (южное побережье)
<i>Polymorphus minutus</i>	–	–	–	<i>Acanthocephala</i> + (южное прибрежье)	–	–
<i>Polymorphus phippii</i>	+ (Шпиц- берген)	–	–	+ (Земля Франца- Иосифа)	–	–
<i>Polymorphus</i> sp.	–	–	–	+ (Южный остров Новой Земли)	–	–
<i>Corynosoma strumosum</i>	–	–	–	+ (южное прибрежье)	–	+ (Северный остров Новой Земли)

Таблица 4. Гельминты, достигающие половозрелого состояния в желудочно-кишечном тракте птиц семейства Alcidae Баренцева моря

Виды гельминтов	Виды хозяев
Trematoda	
<i>Cryptocotyle lingua</i>	Тупик, атлантический чистик, тонкоклювая и толстоклювая кайры
Cestoda	
<i>Alcataenia armillaris</i>	Тонкоклювая и толстоклювая кайры
<i>Alcataenia campylacantha</i>	Атлантический чистик
<i>Tetrabothrius jaegerskioeldi</i>	Атлантический чистик, тонкоклювая и толстоклювая кайры
Nematoda	
<i>Stegophorus stellaepolaris</i>	Атлантический чистик, тонкоклювая и толстоклювая кайры
<i>Streptocara crassicauda</i>	Атлантический чистик, тонкоклювая и толстоклювая кайры
Acanthocephala	
<i>Polymorphus phippsi</i>	Люрик

2. Паразиты морских млекопитающих — *Anisakis* sp., *Contracaecum* sp., *C. strumosum*;

3. Специфичные паразиты других морских птиц (чаек, гагар, утиных, трубконосых) — *G. deliciosus*, *A. gracilis*, *Microphallus* sp., *A. larina*, *A. dominicana*, *A. m. micracantha*, *Neovalipora* sp., *Microsomacanthus* sp., *T. erostris*, *S. stercorarii*, *P. adunca*, *C. obvelatus*, *E. lari*, *E. mergorum*, *P. phippsi*, *P. minutus*.

4. Формы с неясным статусом — *Alcataenia* sp., *Tetrabothrius* sp., *Seurattia* sp., *Polymorphus* sp.

5. Широкоспецифичные паразиты птиц — *C. lingua*, *S. stellaepolaris*, *S. crassicauda*.

6. Специфичные паразиты чистиковых — *A. armillaris* (на уровне рода *Uria*), *A. campylacantha* (на уровне рода *Cephus*), *T. jaegerskioeldi* (на уровне семейства Alcidae).

Наименьшее видовое разнообразие паразитов предсказуемо было характерно для специализированных планктофагов (люриков), а также для гагарок и тупиков, использующих в пищу в основном пелагических рыб. К тому же у люриков, гагарок и тупиков не найдено специфичных гельминтов, хотя некоторые из них могут достигать в этих хозяевах половозрелого состояния — например, *C. lingua* в тупиках (наши данные) и *P. phippsi* в люриках (Галактионов, Атрашкевич, 2015). В этой связи остаются вопросы относительно находок Белопольской (1952) трематод *A. gracilis* у атлантических чистиков и *G. deliciosus* у тупиков — в указанной публикации степень зрелости обнаруженных гельминтов не уточняется.

У тонкоклювых кайр отмечено 11 видов гельминтов, но в своем большинстве это неспецифичные паразиты, причем находки 5 видов были единичными. Намного богаче оказалась гельминтофауна атлантических чистиков и толстоклювых кайр — птиц,

гораздо более пластичных в кормовом отношении (рис. 1, 2) и имеющих наиболее широкое распространение. У этой пары видов обнаружено большинство видов гельминтов, суммарно найденных во всех чистиковых Баренцева моря (за исключением *G. deliciosus*, *Alcataenia* sp. и *P. adunca*).

При анализе данных необходимо принять во внимание, что Баренцево море освободилось от ледникового покрова относительно недавно (Гросвальд, 1970; Иванова и др., 2016). Поэтому к настоящему времени в этом регионе не могли сформироваться эндемичные паразито-хозяинные системы, появившиеся в результате самостоятельной эволюции. В своем подавляющем большинстве они представляют собой следствие экспансии паразитов с окончательными и промежуточными хозяевами из Северной Атлантики в последний постледниковый период (Куклин, 2022). При этом происхождение чистиковых (как самостоятельной таксономической группы) связано с северной частью Тихого океана (Козлова, 1957; Olson, 1985), а переселение отдельных представителей семейства Alcidae в Северную Атлантику и видовая радиация происходили в несколько этапов и, возможно, по нескольким направлениям (Bedard, 1985; Konyukhov, 2002; Moum et al., 2002; Smith, Clarke, 2015). Соответственно, в качестве основных механизмов, повлиявших на формирование гельминтофауны птиц, следует рассматривать две взаимосвязанные группы факторов — эволюционно-исторические и экологические.

Многие исследователи признают, что в большей степени на состав и структуру паразитарных сообществ влияют не филогения окончательных хозяев, а условия обитания в конкретных регионах (особенности питания, разнообразие доступных кормовых объектов, наличие необходимых для

циркуляции гельминтов промежуточных хозяев и абиотических условий) (Bush et al., 1990; Hoberg, 1996; Hoberg, Brooks, 2008). Однако сформировавшаяся в ходе совместной эволюции специфичность многих паразитов к конкретным хозяевам в этом контексте может иметь не меньшее значение (Hoberg, 1986). Стабильная адаптированность гельминтов к физиологии представителей определенных видов или родов окончательных хозяев в случаях географической экспансии последних способствует более широкому распространению паразитов и формированию устойчивых паразито-хозяинных комплексов на новых территориях.

Экологические факторы играли первостепенное значение в тех случаях, когда гельминты, имеющие атлантическое происхождение, стали использовать переселившихся из Северной Пацифики чистиковых в качестве окончательных хозяев благодаря особенностям питания птиц и широкой специфичности паразитов. Наиболее вероятно, что основным механизмом перехода гельминтов на новых хозяев было “перекрестное заражение” — рассеивание инвазионного начала облигатными окончательными хозяевами приводило к заражению промежуточных хозяев, которые, в свою очередь, использовались в качестве кормовых объектов новыми, факультативными окончательными хозяевами. В пользу такого развития событий говорит, в частности, тот факт, что и в настоящее время инвазия чистиковых трематодами *C. lingua* на Баренцевом море всегда приурочена к районам их совместного гнездования с чайками. Поддержание очагов инвазии в таких местах происходит за счет массового рассеивания чайками яиц трематод, а заражение чистиковых — из-за частичного “перекрывания” кормовых спектров обеих групп птиц и потребления рыб, содержащих метацеркарии паразитов. Однако этот фактор перестает работать, если в районе гнездования нет всего комплекса условий, необходимых для успешной циркуляции гельминтов. Например, на архипелаге Земля Франца-Иосифа и на Северном острове Новой Земли смешанные гнездовые колонии моевок и толстоклювых кайр весьма многочисленны, однако оба вида птиц свободны от инвазии *C. lingua*. Основная причина этого — отсутствие первых промежуточных хозяев, роль которых играют литоральные моллюски рода *Littorina* (Stunkard, 1930).

Схожими причинами (“перекрестным заражением”), вероятнее всего, объясняются и находки у баренцевоморских чистиковых неполовозрелых экземпляров специфичных паразитов других птиц (см. выше). Не будучи “ресурсными генералистами” как *C. lingua*, эти гельминты не могут полноценно развиваться и реализовывать жизненные циклы в ассоциации с новыми хозяевами. Единственным исключением можно считать скребней *P. phippisi* (специфичных паразитов гаг), половозрелые экземпляры которых

были найдены в кишечниках люриков на Шпицбергене (Галактионов, Атрашкевич, 2015). Однако в целом смена филогенетически удаленных окончательных хозяев, использующих схожие пищевые ресурсы в пределах одного региона, в рамках непродолжительного эволюционного периода практически не бывает успешной для гельминтов.

Эволюционно-исторические аспекты играли ключевую роль для паразитов, которые имеют северо-тихоокеанское происхождение, проникли в Атлантику вместе с окончательными хозяевами во время их расселения в межледниковые периоды и смогли успешно циркулировать в новых регионах благодаря наличию подходящих промежуточных хозяев. Влияние этих факторов показательно в отношении инвазии чистиковых цестодами рода *Alcataenia* (прежде всего, *A. armillaris* и *A. campylacantha*), для которых характерно Голарктическое распространение (Куклин, 2022; Muzaffar, Jones, 2004), а промежуточными хозяевами служат планктонные раки — эвфаузииды (Shimazu, 1975). На Баренцевом море специфичные представители этой группы не найдены у люриков, гагарок и тупиков, но обнаружены у чистиков и обоих видов кайр. Видимо, предковые формы трех первых видов покинули район своего происхождения до того, как в той же Северной Пацифике произошла видовая радиация цестод рода *Alcataenia* (Hoberg, 1986, 1992). Переселение же в Северную Атлантику чистиков и кайр состоялось уже после возникновения этого рода и после его первичной диверсификации. Это подтверждается, в частности, тем, что в до-Плейстоценовых отложениях в Атлантике отсутствуют ископаемые формы родов *Uria* и *Cephus* (Olson, 1985).

При этом видовое разнообразие цестод рода *Alcataenia* у чистиковых Баренцева моря ниже по сравнению с их сородичами в Северной Атлантике. Помимо всех видов, найденных на Баренцевом море, у кайр на побережье Гренландии, Лабрадора и Ньюфаундленда, начиная с 50-х годов прошлого века, регулярно отмечался вид *A. meinertzhageni* (Baer, 1956, 1962; Threlfall, 1971; Muzaffar, 2009), а с начала нынешнего — *A. longicervica* (Muzaffar et al., 2005), которого ранее считали эндемиком Северной Пацифики. У гагарок, зимующих в Северном море, в начале 90-х годов прошлого столетия описан вид *A. atlantiensis* (Hoberg, 1991). Время и пути появления каждого из этих видов в Северной Атлантике различны (Hoberg, 1986, 1991; Muzaffar, 2009), а механизмы циркуляции пока неизвестны. Возможно, в качестве промежуточных хозяев указанные цестоды используют бореальные формы зоопланктона, которые не встречаются в Баренцевом море.

В целом же сравнение видового разнообразия гельминтофауны чистиковых в Северной Атлантике и Баренцевом море не позволяет выявить однозначные закономерности в распределении паразитов

Таблица 5. Встречаемость трематод у чистиковых (семейство Alcidae) в Баренцевом море и Северной Атлантике

Виды гельминтов	Баренцево море (наличие, хозяева)	Северная Атлантика (наличие, хозяева, источники)
<i>Cryptocotyle lingua</i>	+ (тупик, чистик, тонкоклювая кайра, толстоклювая кайра)	+ (гагарка, тупик, тонкоклювая кайра, толстоклювая кайра) (Nicoll, 1923; Cole, 1959; Threlfall, 1971; Muzaffar, 2009)
<i>Cryptocotyle concava</i>	—	+ (гагарка) (Nicoll, 1923)
<i>Gymnophallus deliciosus</i>	+ (тупик)	—
<i>Gymnophallus</i> sp.	—	+ (тупик) (Nolsø, 2002)
<i>Diplostomum pileatum</i>	—	+ (гагарка) (Baylis, 1939)
<i>Diplostomum mahonaе</i>	—	+ (тонкоклювая кайра) (Dubois, 1953)
<i>Apatemon gracilis</i>	+ (чистик)	—
<i>Ichthyocotylurus erraticus</i>	—	+ (гагарка, тонкоклювая кайра) (Nicoll, 1923)
<i>Ichthyocotylurus pileatus</i>	—	+ (гагарка) (Nicoll, 1923)
<i>Ichthyocotylurus platycephalus</i>	—	+ (гагарка) (Baylis, 1939)
<i>Ichthyocotylurus variegatus</i>	—	+ (гагарка, тонкоклювая кайра) (Nicoll, 1923; Dubois, 1978)
<i>Stephanoprora denticulata</i>	—	+ (гагарка) (Nicoll, 1923)
<i>Echinostoma</i> sp.	—	+ (чистик) (Nicoll, 1923)
<i>Prosthogonimus ovatus</i>	—	+ (чистик) (Nicoll, 1923)
<i>Sphaeridiotrema globulus</i>	—	+ (гагарка) (Odhner, 1913; Nicoll, 1923)
<i>Metorchis xantostomus</i>	—	+ (гагарка) (Nicoll, 1923; Baylis, 1939)
<i>Ornithobilharzia lari</i>	—	+ (тонкоклювая кайра) (Threlfall, 1971)
<i>Microphallus</i> sp.	+ (чистик)	—
<i>Renicola sloanei</i>	—	+ (тонкоклювая кайра) (Wright, 1956; Cole, 1959)
<i>Renicola</i> sp.	—	+ (тупик, тонкоклювая кайра) (Wright, 1956; Muzaffar, 2009)

из разных таксономических групп. Что касается фауны трематод чистиковых Баренцева моря, то она соответствует классическим постулатам для птиц, добывающих пищу в пелагиали, — видовое разнообразие гельминтов невелико, заражение характерно для небольшого числа особей, в которых, как правило, обнаруживается лишь несколько экземпляров паразитов (Hoberg, 1996). Однако анализ данных литературы по инвазии чистиковых в Северной Атлантике показал, что структура их трематодофауны сложнее и многообразнее (табл. 5). К числу видов, зарегистрированных в обоих регионах, относятся лишь *C. lingua* и, возможно, *G. deliciosus* (в желчных пузырях тупиков на Фарерских островах была найдена форма, определенная до уровня *Gymnophallus* sp.). Кроме того, вид *Cryptocotyle concava* не обнаружен на Баренцевом море у чистиковых, но достаточно часто встречается у чаек (Куклин, 2017). Для трематод рода *Microphallus* характерна зеркальная ситуация — в Северной Атлантике они не найдены у чистиковых, но обычны у других

морских птиц, прежде всего у гаг (Bishop, Threlfall, 1974; Galaktionov et al., 2012; Skirnisson, 2015).

Вместе с тем, помимо видов, циркулирующих в морских экосистемах и не обнаруженных у баренцевоморских птиц (*Renicola* spp.), в гельминтофауне чистиковых в Северной Атлантике широко представлены формы с пресноводными жизненными циклами (*Diplostomum* spp., *Ichthyocotylurus* spp., *Prosthogonimus ovatus*, *Sphaeridiotrema globulus*, *Stephanoprora denticulata*, *Echinostoma* sp., *Metorchis xantostomus*, *Ornithobilharzia lari*). Ситуация с рениколидами, скорее всего, объясняется тем, что в Баренцевоморском регионе отсутствуют промежуточные хозяева, необходимые для успешной циркуляции ряда североатлантических видов. В частности, у *Renicola sloanei* роль первых промежуточных хозяев играют гастроподы рода *Turritella*, а метацеркарии были найдены в европейских анчоусах *Engraulis encrasicolus* (Wright, 1956; Mackenzie, 1975). Объяснить находки трематод с пресноводными

жизненными циклами значительно сложнее, поскольку чистиковые добывают пищу исключительно в море (Белопольский, 1957; Птицы СССР..., 1989). Возможно, некоторыми трематодами, использующими рыб в качестве вторых промежуточных хозяев (прежде всего, *Diplostomum* spp. и *Ichthyocotylurus* spp.), птицы заражаются при потреблении проходных рыб при их выходе в море или морских рыб, заходящих в эстуарии рек в период нереста. Но нет никакой ясности относительно способов заражения видами, в жизненном цикле которых участвуют только пресноводные беспозвоночные, — например видом *S. globulus*, у которого роль первых и вторых промежуточных хозяев играют моллюски *Bithynia tentaculata* (Szidat, 1937), или видом *P. ovatus*, циркуляция которого происходит с участием пресноводных гастропод и личинок стрекоз (Boddeke, 1961). Возможно, в периоды высокой штормовой активности в Северной Атлантике поиск пищи в море сильно затруднен, и ослабленные птицы (прежде всего, молодые) совершают вынужденные миграции на реки, озера и водохранилища (Lowe, 1934; Vickery, 1979; Underwood, Stowe, 1984; Isaksen, Bredeesen, 2007; Heubeck et al., 2011). Питание нетрадиционными объектами в этих стациях может приводить к заражению неспецифичными паразитами. В таких случаях высокая интенсивность инвазии может быть причиной гибели птиц (Lowe, 1934; Baylis, 1934). В Баренцевоморском регионе случаи питания чистиковых на пресных водоемах единичны (Anker-Nilssen, Bangjord, 2021).

В цестодофауне чистиковых Баренцева моря и Северной Атлантики зарегистрировано 8 общих видов, 3 вида найдены только у баренцевоморских птиц, 7 видов — только у североатлантических (табл. 6). Причины отсутствия у чистиковых на Баренцевом море ряда видов рода *Alcataenia* и гельминтов с пресноводными жизненными циклами (*Schistocephalus solidus* и *Ligula intestinalis*), вероятнее всего, аналогичны тем, которые были указаны при анализе фауны трематод, — отсутствие подходящих промежуточных хозяев и редкие залеты баренцевоморских птиц на пресные водоемы. В остальных случаях имели место находки неспецифичных и неполовозрелых гельминтов, которые у облигатных окончательных хозяев встречаются в обоих регионах. В качестве единственного исключения можно выделить цестод *Neovalipora* sp., которые к настоящему времени на Баренцевом море обнаружены только у толстоклювой кайры. Но необходимо отметить, что эти ленточные черви, по всей видимости, являются специфичными паразитами гагар (Baer, 1962; Kinsella, Forrester, 1999; Naukisalmi, 2015), паразитологическое обследование которых в баренцевоморском регионе проводилось лишь однажды (Белопольская, 1952).

В фауне нематод у североатлантических и баренцевоморских чистиковых специфичных видов

не выявлено и принципиальных отличий в составе не обнаружено (табл. 7). Если исключить формы с неясным (*Streptocara* sp.) или с не подтвержденным (*E. lari*) статусом, а также паразитов морских млекопитающих (*Anisakis* sp., *Contracaecum* spp.), то закономерности географического распределения будут аналогичны тем, что были выявлены для цестод. Например, отсутствующий у чистиковых на Баренцевом море вид *Streptocara californica* в этом регионе обнаружен у обыкновенных гаг и гаг-гребенушек (Белопольская, 1952), *Seurattia shipleyi* — у обыкновенных гаг (наши данные), *Capillaria contorta* — у обыкновенных гаг (Белопольская, 1952) и у моевок (Куклин, 2017). В Северной Атлантике у птиц не зарегистрирован *S. stercorarii*, однако эти нематоды были обнаружены в Исландии у песцов, поедавших мертвых глупышей (Skirnisson et al., 1993). Высокая степень сходства нематодофауны чистиковых в двух регионах, видимо, связана с тем, что для многих гельминтов характерны широкая специфичность к окончательным хозяевам и способность реализовывать жизненные циклы и в морских, и в пресноводных биоценозах (Anderson, Wong, 1982; Jackson et al., 1997).

Находки скребней у чистиковых в обоих регионах были редкими (табл. 8), а найденные гельминты, как правило, немногочисленными и неполовозрелыми. Циркуляция большинства видов скребней осуществляется в прибрежных экосистемах, а в качестве промежуточных хозяев эти гельминты используют литоральных и сублиторальных ракообразных (Успенская, 1963; Марасаева, 1990; Атрашкевич, 2009). С учетом особенностей пищевого поведения и кормового спектра чистиковых шансы их заражения скребнями незначительны. Определенная вероятность трофических контактов с промежуточными хозяевами скребней есть у атлантических чистиков, которые отличаются от других представителей семейства Alcidae более высокой степенью полифагии и обычно ловят добычу в пределах узкой прибрежной зоны и на небольших глубинах у дна (Bergman, 1971; Masden et al., 2013; Shoji et al., 2015). Во многих районах Баренцева моря значительную долю в рационе чистиков составляют ракообразные (Белопольский, 1957; Lønne, Gabrielsen, 1992; Weslawski et al., 1994; Barrett et al., 2016), причем в северных широтах удельная доля ракообразных, включая прибрежных амфипод, может заметно увеличиваться (Hartley, Fisher, 1936; Mehlum, Gabrielsen, 1993). Поэтому периодические находки скребней у чистиков на Баренцевом море вполне объяснимы. В этом плане скорее удивительно отсутствие инвазии скребнями у чистиков в Северной Атлантике, поскольку во многих регионах в составе их кормов отмечено наличие амфипод (Petersen, 1981; Cairns, 1987; Ewins, 1990), а для многих видов скребней характерно широкое распространение (Skirnisson, 2015; Leidenberger et al., 2020).

Таблица 6. Встречаемость цестод у чистиковых (семейство Alcidae) в Баренцевом море и в Северной Атлантике

Виды гельминтов	Баренцево море (наличие, хозяева)	Северная Атлантика (наличие, хозяева, источники)
<i>Alcataenia armillaris</i>	+ (гагарка, чистик, тонкокловая кайра, толстокловая кайра)	+ (гагарка, тонкокловая кайра, толстокловая кайра) (Joyex, Baer, 1936; Baer, 1956, 1962; Threlfall, 1971; Muzaffar, 2009)
<i>Alcataenia atlantiensis</i>	—	+ (гагарка) (Hoberg, 1991)
<i>Alcataenia campylacantha</i>	+ (тупик, чистик)	+ (тупик, тонкокловая кайра) (Joyex, Baer, 1936; Baer, 1956, 1962; Threlfall, 1971)
<i>Alcataenia dominicana</i>	+ (толстокловая кайра)	—
<i>Alcataenia larina</i>	+ (тупик, чистик)	+ (тупик) (Muzaffar et al., 2007)
<i>Alcataenia longicervica</i>	—	+ (тонкокловая кайра, толстокловая кайра) (Muzaffar, 2009)
<i>Alcataenia meinertzhageni</i>	—	+ (тонкокловая кайра, толстокловая кайра) (Baer, 1956, 1962; Threlfall, 1971; Muzaffar, 2009)
<i>Alcataenia</i> sp.	+ (люрик)	+ (люрик, тупик, тонкокловая кайра, толстокловая кайра) (Threlfall, 1971; Nolsø, 2002; Muzaffar, 2009)
<i>Anomotaenia m. micracantha</i>	+ (чистик)	+ (чистик, тонкокловая кайра) (Joyex, Baer, 1936; Threlfall, 1971)
<i>Neovalipora</i> sp.	+ (толстокловая кайра)	—
<i>Microsomacanthus</i> sp.	+ (тонкокловая кайра, толстокловая кайра)	—
Нymenolepididae (не идент.)	—	+ (тупик) (Nolsø, 2002)
<i>Schistocephalus solidus</i>	—	+ (гагарка, чистик, тонкокловая кайра) (Joyex, Baer, 1936)
<i>Ligula intestinalis</i>	—	+ (гагарка) (Baylis, 1934)
<i>Tetrabothrius cylindraceus</i>	—	+ (тонкокловая кайра) (Joyex, Baer, 1936; Threlfall, 1971)
<i>Tetrabothrius erostris</i>	+ (толстокловая кайра)	+ (тонкокловая кайра) (Threlfall, 1971)
<i>Tetrabothrius jaegerskioeldi</i>	+ (гагарка, тупик, чистик, тонкокловая кайра, толстокловая кайра)	+ (гагарка, тупик, чистик, тонкокловая кайра, толстокловая кайра) (Nybelin, 1916; Joyex, Baer, 1936; Baer, 1956; Threlfall, 1971; Hoberg, Soudachanh, 2020)
<i>Tetrabothrius</i> sp.	+ (толстокловая кайра)	+ (люрик, тонкокловая кайра, толстокловая кайра) (Threlfall, 1971; Muzaffar, 2009)

Обнаружение половозрелых экземпляров скребней *P. phippsi* у люриков на Шпицбергене — факт, примечательный во многих отношениях. Роль промежуточных хозяев этих гельминтов в умеренных широтах играют прибрежные амфиподы *Gammarus oceanicus* (Успенская, 1963; Марасаева, 1990), а в арктических — *G. setosus* (Куклин, 2001; Галактионов, Атрашкевич, 2015). В питании же люриков и на Баренцевом море, и в Северной Атлантике доминируют пелагические копеподы (прежде всего представители рода *Calanus*) (Lønne, Gabrielsen, 1992; Weslawski et al., 1999, 1999a; Fort et al., 2010; Rosing-Asvid et al., 2013).

Однако в районе Шпицбергена были отмечены случаи увеличения в рационе люриков относительной доли амфипод в конце лета — начале осени (Mehlum, Gabrielsen, 1993). Соответственно, в определенные периоды инвазия птиц в этом районе возможна, а ослабленная в пост-гнездовой период резистентность организма отдельных особей неспецифических хозяев позволяет паразитам достигать в них половозрелого состояния. Роль люриков в циркуляции скребней в северной части Баренцева моря может быть достаточно значима, но единичность и локальный характер находки пока не позволяют сделать далеко идущие

Таблица 7. Встречаемость нематод у чистиковых (семейство Alcidae) в Баренцевом море и в Северной Атлантике

Виды гельминтов	Баренцево море (наличие, хозяева)	Северная Атлантика (наличие, хозяева, источники)
<i>Anisakis</i> sp. 1. 3	+ (гагарка, чистик, тонкокловая кайра, толстокловая кайра)	+ (тупик, тонкокловая кайра, толстокловая кайра) (Threlfall, 1971; Olafsdottir et al., 1996)
<i>Contracaecum rudolphii</i>	+ (толстокловая кайра)	+ (гагарка, чистик, тонкокловая кайра, толстокловая кайра) (Cram, 1927; Threlfall, 1971; Muzaffar, 2009)
<i>Contracaecum variegatum</i>	—	+ (гагарка) (Olafsdottir et al., 1996)
<i>Contracaecum</i> sp. 1. 3	+ (гагарка, чистик, тонкокловая кайра, толстокловая кайра)	+ (тупик, тонкокловая кайра) (Threlfall, 1971; Nolsø, 2002)
<i>Stegophorus stellaepolaris</i>	+ (чистик, тонкокловая кайра, толстокловая кайра)	+ (люрик, гагарка, тупик, тонкокловая кайра, толстокловая кайра) (Threlfall, 1971; Olafsdottir et al., 1996; Muzaffar, 2009)
<i>Stegophorus stercorarii</i>	+ (чистик, тонкокловая кайра)	—
<i>Streptocara crassicauda</i>	+ (чистик, тонкокловая кайра, толстокловая кайра)	+ (гагарка, тонкокловая кайра) (Cram, 1927; Threlfall, 1971; Olafsdottir et al., 1996)
<i>Streptocara californica</i>	—	+ (гагарка, тупик, тонкокловая кайра, толстокловая кайра) (Olafsdottir et al., 1996)
<i>Streptocara</i> sp.	—	+ (тупик, чистик) (Cram, 1927; Nolsø, 2002)
<i>Paracuaria adunca</i>	+ (тонкокловая кайра)	+ (тонкокловая кайра, толстокловая кайра) (Olafsdottir et al., 1996)
<i>Cosmocephalus obvelatus</i>	+ (тонкокловая кайра)	+ (гагарка, чистик, тонкокловая кайра) (Cram, 1927; Threlfall, 1971)
<i>Eustrongylides mergorum</i>	+ (толстокловая кайра)	+ (гагарка, тонкокловая кайра, толстокловая кайра) (Cram, 1927; Threlfall, 1971)
<i>Seuratia shipleyi</i>	—	+ (гагарка, тупик) (Threlfall, 1971; Olafsdottir et al., 1996)
<i>Seuratia</i> sp.	+ (толстокловая кайра)	+ (тупик) (Nolsø, 2002)
<i>Capillaria contorta</i>	—	+ (люрик, чистик) (Cram, 1936)
<i>Eulimdana lari</i>	+ (тонкокловая кайра, толстокловая кайра)	—

Примечания. В таблицу не включены данные о находках у птиц нематод *Hysterothylacium aduncum*, завершающих развитие в рыбах.

выводы. Вероятно, в данном случае также имеет место вариант “перекрестного заражения”, поскольку облигатным дефинитивным хозяином *P. phippsi* в северных районах Баренцева моря, включая Шпицберген, служит обыкновенная гага (*Somateria mollissima*) (Галактионов, Атрашкевич, 2015).

Инвазия толстокловых кайр на Новой Земле молодыми скребнями *C. strumosum*, вероятнее всего, объясняется тем, что в качестве паратенических хозяев в циркуляции этих гельминтов участвуют рыбы (Leidenberger et al., 2020). На Баренцевом море личинки *C. strumosum* обнаружены у 10 видов рыб

(Карасев, 2003). В их число входит и сайка (*Boreogadus saida*) — основной кормовой объект новоземельских кайр (Горбунов, 1925; Красовский, 1937; Успенский, 1956; наши данные). Но нельзя полностью исключать и возможность заражения птиц при потреблении промежуточных хозяев (ракообразных), которые на Баренцевом море пока не установлены.

Трактовка многих материалов по составу и распространению гельминтов чистиковых Баренцева моря на сегодняшний день затруднена из-за недостатка точной информации о промежуточных хозяевах паразитов в регионе и о сроках жизни их

Таблица 8. Встречаемость скребней у чистиковых (семейство Alcidae) в Баренцевом море и в Северной Атлантике

Виды гельминтов	Баренцево море (наличие, хозяева)	Северная Атлантика (наличие, хозяева, источники)
<i>Polymorphus minutus</i>	+ (чистик)	—
<i>Polymorphus phippii</i>	+ (люрик, чистик)	—
<i>Polymorphus</i> sp.	+ (чистик)	—
<i>Corynosoma strumosum</i>	+ (чистик, толстоклювая кайра)	—
<i>Acanthocephala</i> (не идент.)	+ (чистик)	+ (тонкоклювая кайра, толстоклювая кайра) (Muzaffar, 2009)

половозрелых стадий в окончательных хозяевах. Без этих данных сложно дать корректную оценку распределения гельминтов, циркулирующих в пелагических экосистемах (цестод *Alcataenia* spp. и *Tetraphothrius* spp., нематод *Stegophorus* spp.), а также возможности экспансии паразитов в новые географические районы при миграциях и кочевках птиц во внегнездовой период. Вместе с тем большое количество неспецифичных видов гельминтов у баренцевоморских чистиковых свидетельствует о том, что в нестабильных условиях “новообразованного” региона паразиты стремятся прежде всего осуществить сам процесс трансмиссии, а не сохранять связи с определенными группами хозяев. В целом по отношению к этим паразитам чистиковые выступают в роли элиминаторов, однако при определенных условиях (например, в случаях ослабления иммунного статуса при голодании) могут служить факультативными окончательными хозяевами и участвовать в их циркуляции и расселении.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ данных по гельминтофауне чистиковых Баренцева моря показал, что она имеет сложную таксономическую и экологическую структуру. При видимом высоком разнообразии эта фауна состоит преимущественно из форм, использующих в качестве окончательных хозяев либо других птиц, либо морских млекопитающих. Непосредственно в чистиковых половозрелого состояния достигают лишь 7 видов из 31 обнаруженного, а к числу специфичных представителей семейства Alcidae относятся только 3 вида цестод.

В прибрежных экосистемах циркулируют трематоды *C. lingua* и скребни *P. phippii*, для которых чистиковые играют роль факультативных окончательных хозяев. Заражение этими гельминтами возможно на ограниченных участках кормовых территорий птиц, прилегающих к их гнездовым колониям, а расселение инвазионного начала производится облигатными окончательными

хозяевами, гнездящимися поблизости (в случае с *C. lingua* — чайками, в случае с *P. phippii* — гагами).

Реализация жизненных циклов большинства других гельминтов, найденных в баренцевоморских чистиковых, происходит в пелагиали при участии планктонных беспозвоночных и рыб в качестве промежуточных и паратенических хозяев. Благодаря этому, некоторые виды паразитов чистиковых (в первую очередь, толстоклювых кайр) имеют широкое распространение в регионе, например цестоды *A. armillaris* и нематоды *S. stellaepolaris*. Однако точных данных о промежуточных хозяевах гельминтов с пелагическими жизненными циклами для Баренцева моря пока недостаточно.

В качестве основного фактора, повлиявшего на состав и структуру гельминтофауны чистиковых в Баренцевом море, следует выделить экспансию окончательных и промежуточных хозяев в указанный регион из Северной Атлантики в постледниковый период. В дальнейшем географическое распределение гельминтов определялось совокупностью условий, необходимых для успешной циркуляции, в том или ином районе. При этом следует отметить, что в составе гельминтофауны чистиковых Баренцева моря обнаружены виды, имеющие как атлантическое, так и тихоокеанское происхождение. Поэтому при проведении исследований необходимо учитывать не только экологические, но и эволюционно-исторические аспекты формирования паразито-хозяинных систем.

Сравнительный анализ гельминтофауны чистиковых в Баренцевом море и Северной Атлантике позволяет выделить некоторые закономерности. У баренцевоморских птиц значительно ниже разнообразие трематод и общее количество видов, циркулирующих в пресноводных биоценозах. Уменьшение богатства цестодофауны у чистиковых Баренцева моря не столь заметно, но оно касается прежде всего специфичных паразитов птиц семейства Alcidae — ленточных червей рода *Alcataenia*. Принципиальных отличий в составе фауны нематод обнаружено не было, а находки

скребней у чистиковых чаще отмечались на Баренцевом море. Очевидно, условия среды в Баренцевом море ограничивают распространение промежуточных хозяев ряда узкоспецифичных гельминтов, но вполне удовлетворительны для видов-“генералистов”. Вместе с тем экстремальная экологическая обстановка (особенно в северных районах), ограниченный круг пищевых объектов и невысокая численность облигатных дефинитивных хозяев могут способствовать вовлечению чистиковых в циркуляцию не специфичных для них гельминтов.

По отношению к большинству найденных гельминтов баренцевоморские чистиковые выступают в роли хозяев-элиминаторов — паразиты не достигают в них половой зрелости и обычно погибают. Однако и элиминативные хозяева могут играть важную роль в функционировании паразитарных систем. С одной стороны, они регулируют поток инвазионного начала и трансмиссию паразитов, с другой — могут служить для них определенным “испытательным полигоном” и, в случае перехода отношений к факультативному паразитизму, повысить шансы на выживание паразитов при изменении трофической структуры экосистем.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

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

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Все процедуры, выполненные в исследованиях с участием животных, соответствовали этическим стандартам, утвержденным правовыми актами РФ, принципам Базельской декларации и рекомендациям Комиссии по биоэтике Мурманского морского биологического института Российской академии наук (Протокол № 5 от 25 марта 2024 г).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеев В.М., Сметанина З.Б., 1968. Нематоды рыбоядных птиц островов Римского-Корсакова // Гельминты животных Тихого океана. М.: Наука. С. 97–104.

- Атрашкевич Г.И., 2009. Скребни (Acanthocephala) в бассейне Охотского моря: таксономическое и экологическое разнообразие // Труды Зоологического института РАН. Т. 313. № 3. С. 350–358.
- Белогуров О.И., Леонов В.А., Зуева Л.С., 1968. Гельминтофауна рыбоядных птиц (чаек и чистиков) побережья Охотского моря // Гельминты животных Тихого океана. М.: Наука. С. 105–124.
- Белопольская М.М., 1952. Паразитофауна морских водоплавающих птиц // Ученые записки ЛГУ. № 141, серия биологическая. Вып. 28. С. 127–180.
- Белопольская М.М., 1963. Паразитофауна птиц Судзужинского заповедника (Приморье). IV. Ленточные черви // Труды ГЕЛАН. Т. XIII. М.: Наука. С. 144–163.
- Белопольский Л.О., 1957. Экология морских колонизальных птиц Баренцева моря. М.—Л.: Изд-во АН СССР. 460 с.
- Галактионов К.В., Атрашкевич Г.И., 2015. Специфика циркуляции паразитов морских птиц в высокой Арктике на примере паразитарной системы скребня *Polymorphus phippii* (Palaecanthocephala, Polymorphidae) // Паразитология. Т. 49. № 6. С. 393–411.
- Галактионов К.В., Куклин В.В., Ишкулов Д.Г., Галкин А.К., Марсаев С.Ф. и др., 1997. К гельминтофауне птиц побережья и островов Восточного Мурман (Баренцево море) // Экология птиц и тюленей в морях северо-запада России. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН. С. 67–153.
- Горбунов Г.П., 1925. Птичьи базары Новой Земли // Труды Научно-исследовательского Института по изучению Севера. Т. 26. С. 1–47.
- Гросвальд М.Г., 1970. Некоторые особенности оледенений материковых шельфов (на примере Европейской Арктики) // Материалы гляциологических исследований. Хроника обсуждения. № 16. С. 196–207.
- Иванова Е.В., Мурдмаа И.О., Емельянов Е.М., Сейткалиева Э.А., Радионова Э.П. и др., 2016. Последниковые палеоокеанологические условия в Баренцевом и Балтийском морях // Океанология. Т. 56. № 1. С. 125–138.
- Карасев А.Б., 2003. Каталог паразитов рыб Баренцева моря. Мурманск: Изд-во ПИНРО. 150 с.
- Карташев Н.Н., 1974. Систематика птиц. М.: Изд-во Высшая школа. 362 с.
- Козлова Е.В., 1957. Фауна СССР. Птицы. Т. 2. Вып. 3. Ржанкообразные. Подотряд чистиковые. М. — Л.: Изд-во АН СССР. 144 с.
- Красовский С.К., 1937. Биологические основы промыслового использования птичьих базаров. Этюды по биологии толстоклювой кайры // Труды Арктического Института. Т. 77. С. 33–92.
- Кротов А.И., Делямуре С.А., 1952. К фауне паразитических червей млекопитающих и птиц СССР // Труды ГЕЛАН. Т. VI. М.: Наука. С. 278–292.

- Куклин В. В., 2001. К гельминтофауне морских птиц губы Архангельской (Северный остров Новой Земли) // Паразитология. Т. 35. № 2. С. 124–134.
- Куклин В. В., 2017. Комплексный и сравнительный анализ гельминтофауны массовых видов колоннальных морских птиц Мурманского побережья // Зоологический журнал. Т. 96. № 1. С. 3–20.
- Куклин В. В., 2022. Аспекты биогеографии гельминтов, паразитирующих у птиц Баренцева моря: особенности распространения и гостального распределения // Зоологический журнал. Т. 101. № 5. С. 492–517.
- Куклин В. В., Куклина М. М., 2013. Гельминтофауна птиц Баренцева и Карского морей и взаимоотношения в системе гельминты–морские птицы // Птицы северных и южных морей России: фауна, экология. Отв. ред. Макаревич П. Р. Мурманский морской биологический институт КНЦ РАН. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН. С. 159–177.
- Куклин В. В., Куклина М. М., Ежов А. В., 2020. Гельминты моевок (*Rissa tridactyla* Linneus, 1758) и толстоклювых кайр (*Uria lomvia* Linnaeus, 1758) залива Русская Гавань (Северный остров Новой Земли) // Биология моря. Т. 46. № 6. С. 392–401.
- Куклин В. В., Галкин А. К., Марасаев С. Ф., Марасаева Е. Ф., 2004. Особенности гельминтофауны морских птиц архипелага Шпицберген // Доклады Академии наук. Т. 395. № 2. С. 280–282.
- Марасаева Е. Ф., 1990. Экологический анализ паразитофауны бокоплава *Gammarus oceanicus* на литорали Восточного Мурмана // Морфология и экология паразитов морских животных. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН. С. 76–88.
- Марков Г. С., 1937. Возрастные изменения паразитофауны Новоземельской кайры // Труды Ленинградского общества естествоиспытателей. Т. 66. Вып. 3. С. 456–465.
- Марков Г. С., 1941. Паразитические черви птиц губы Безымянной (Новая Земля) // Доклады АН СССР. Т. 30. № 6. С. 573–576.
- Ошмарин П. Г., 1963. Паразитические черви млекопитающих и птиц Приморского края. М.: Изд-во АН СССР. 323 с.
- Птицы СССР. Чистиковые., 1989. Отв. ред. Флинт В. Е., Головкин А. Н. М.: Наука. 207 с.
- Сметанина З. Б., 1978. Гельминты рыбоядных птиц Приморского края // Свободноживущие и паразитические черви. Владивосток: Изд-во ВИНТИ. С. 71–81.
- Сметанина З. Б., Леонов В. А., 1984. Гельминты рыбоядных птиц Курильских островов // Материалы научной конференции Всесоюзного общества гельминтологов «Биология и таксономия гельминтов животных и человека». Вып. 34. М.: Изд-во АН СССР. С. 59.
- Состояние популяций морских птиц, гнездящихся в регионе Баренцева моря, 2003. Отв. ред. Анкер-Нильсен Т., Бакен В., Стрем Х., Головкин А. Н., Бианки В. В., Татаринкова И. П. Тромсе: Изд-во Норвежского полярного института. 216 с.
- Успенская А. В., 1963. Паразитофауна бентических ракообразных Баренцева моря. М. – Л.: Изд-во АН СССР. 128 с.
- Успенский С. М., 1956. Птичьи базары Новой Земли. М. – Изд-во АН СССР. 178 с.
- Хоберг Э. П., 1992. Экология гельминтов морских птиц острова Талан (предварительный обзор) // Прибрежные экосистемы северного Охотоморья. Остров Талан. Магадан: Изд-во СВКНИИ ДВО РАН. С. 116–136.
- Цимбалюк А. К., 1965. Гельминты позвоночных животных Берингова моря (фауна, экология, география). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток. 23 с.
- Anderson R. C., Wong P. L., 1982. The transmission and development of *Paracuaria adunca* (Creplin, 1846) (Nematoda: Acuariioidea) of gulls (Laridae) // Canadian Journal of Zoology. V. 60. P. 3092–3104.
- Anker-Nilssen T., Bangjord G., 2021. Atlantic Puffin *Fratercula arctica* fishing in freshwater lake to feeds its chicks // Seabirds. V. 33. P. 107–114.
- Baer J. G., 1956. Parasitic helminths collected in West Greenland // Meddelelser om Grønland. Bd. 124. № 10. P. 5–55.
- Baer J. G., 1962. Cestoda // The Zoology of Iceland. V. 2. Pt. 12. P. 1–63.
- Barrett R. T., 2015. The diet and survival of razorbill *Alca torda* chicks in the southern Barents Sea // Ornis Norvegica. V. 38. P. 25–31.
- Barrett R. T., Christensen-Dalsgaard S., Anker-Nilssen T., Langset M., Fangel K., 2016. Diet of adult and immature North Norwegian Black Guillemots *Cephus grylle* // Seabirds. V. 29. P. 1–14.
- Baylis H. A., 1919. A collection of Entozoa, chiefly from birds, from the Murman coast. Cestoda // Annals and Magazine of Natural History. Series 9. № 3. P. 501–513.
- Baylis H. A., 1934. Fatal parasitic enteritis among razor-bills // Veterinary Records. V. 15. P. 1472–1473.
- Baylis H. A., 1939. Further records of parasitic worms from British vertebrates // Annals and Magazine of Natural History. V. 4. I. 23. P. 473–498.
- Bergman G., 1971. Black Guillemot *Cephus grylle* in a peripheral area: food, breeding performance, diurnal rhythm and colonization // Commentationes Biologicae. V. 42. P. 1–26.
- Bedard J., 1985. Evolution and characteristics of the Atlantic Alcidae // The Atlantic Alcidae. New York: Academic. P. 1–51.

- Bishop C.A., Threlfall W., 1974. Helminths parasites of common eider duck, *Somateria mollissima* (L.), in the Newfoundland and Labrador // Proceeding of the Helminthological Society of Washington. V. 41. I. 1. P. 25–35.
- Boddeke R., 1961. The life history of *Prosthogonimus ova-tus*. Amsterdam: Elsevier Publishing Company. 59 p.
- Bush A.O., Aho J.M., Kennedy C.R., 1990. Ecological versus phylogenetic determinants of helminth parasite community richness // Evolutionary Ecology. V. 4. P. 1–20.
- Cairns D.K., 1987. Diet and foraging ecology of Black Guillemots in northeastern Hudson Bay // Canadian Journal of Zoology. V. 65. I. 5. P. 1257–1263.
- Cole B., 1959. A report on the endoparasites found on Lundy // Annual Reports of the Lundy Field Station. № 12. P. 31–34.
- Cram E.B., 1927. Bird parasites of the Nematode suborders Strongylata, Ascaridata, and Spirurata // Bulletin of the United States National Museum. V. 140. P. 1–465.
- Cram E.B., 1936. Species of *Capillaria* parasitic in the upper digestive tract of birds // Technical Bulletin of US Department of Agriculture. V. 516. P. 1–28.
- Dawes B., 1946. The trematoda: with special reference to British and other European forms. Cambridge: Cambridge University Press. 644 p.
- Ditlevsen H., 1917. Cestoder // Meddelelser om Grønland. V. 23. P. 1119–1140.
- Dubois G., 1953. Un parasite du guillemot, *Diplostomum mahonae* n. sp. // Bulletin de la Societe Neuchateloise des Sciences Naturelles. V. 3. I. 76. P. 59–61.
- Dubois G., 1978. A propos des materiels originaux de *Cotylurus platycephalus* et de *Cotylurus variegatus* (Creplin, 1825) (Trematoda: Strigeidae) // Annales de Parasitologie Humaine et Comparee. V. 53. I. 1. P. 53–62.
- Ewins P.J., 1990. The diet of Black Guillemots *Cephus grylle* in Shetland // Holarctic Ecology. V. 13. I. 2. P. 90–97.
- Fort J., Cherel Y., Harding A.M.A., Egevang C., Steen H., Kuntz G., Porter W.P., Gremillet D., 2010. The feeding ecology of little auk raises questions about winter zooplankton stocks in North Atlantic surface waters // Biology Letters. V. 6. I. 5. P. 682–684.
- Galaktionov K.V., 1996. Life cycles and distribution of seabird helminths in arctic and sub-arctic regions // Bulletin of the Scandinavian Society for Parasitology. V. 6. № 2. P. 31–49.
- Galaktionov K.V., Blasco-Costa I., Olson P.D., 2012. Life cycles, molecular phylogeny and historical biogeography of the “pygmaeus” microphallids (Digenea: Microphallidae) // Parasitology. V. 139. I. 10. P. 1346–1360.
- Gaston A.J., Woo K., 2008. Razorbill (*Alca torda*) follow subarctic prey into the Canadian Arctic: colonization results from climate change? // The Auk. V. 125. I. 4. P. 939–942.
- Hartley C.H., Fisher J., 1936. The marine foods of birds in an inland fjord region in west Spitsbergen // Journal of Animal Ecology. V. 5. I. 2. P. 370–389.
- Haukisalmi V., 2015. Checklist of tapeworms (Plathelminthes, Cestoda) of vertebrates in Finland // Zoo Keys. V. 533. P. 1–61.
- Heubeck M., Aarvak T., Isaksen K., Johnsen A., Petersen K., 2011. Mass mortality of adult Razorbills *Alca torda* in the Skagerrak and North Sea area, autumn 2007 // Seabirds. V. 24. P. 11–32.
- Hoberg E.P., 1979. Helminth parasites of marine birds (Charadriiformes: Alcidae and Laridae) occurring in the North Pacific Ocean and Gulf of Alaska. MSc Thesis. University of Saskatchewan, Saskatoon, Canada. 121 p.
- Hoberg E.P., 1981. *Pseudogymnophallus alcae* gen. n. et sp. n. (Trematoda: Gymnophallidae) from alcids (Charadriiformes) in subarctic seas // Proceedings of Helminthological Society of Washington. V. 48. I. 2. P. 190–194.
- Hoberg E.P., 1982. *Diorchis pelagicus* sp. nov. (Cestoda: Hymenolepididae) from the Whiskered Auklet, *Aethia pygmaea*, and the Crested Auklet, *Aethia cristatella*, in the Western Aleutian Islands, Alaska // Canadian Journal of Zoology. V. 60. I. 9. P. 2198–2201.
- Hoberg E.P., 1984. *Alcataenia longicervica* sp. n. from murres *Uria lomvia* (Linnaeus) and *Uria aalge* (Pontopidan) in the North Pacific basin, with redescription of *Alcataenia armillaris* (Rudolphi, 1810) and *Alcataenia meinertzhageni* (Baer, 1956) (Cestoda: Dilepididae) // Canadian Journal of Zoology. V. 62. I. 10. P. 2044–2052.
- Hoberg E.P., 1984a. *Alcataenia campylacantha* (Krabbe, 1869) from pigeon guillemots, *Cephus columba* Pallas, and black guillemots, *Cephus grylle* (Linnaeus), and *Alcataenia* sp. indet. (Cestoda: Dilepididae) from Kittlitz's murrelets, *Brachyramphus brevirostris* (Vigors) in Alaska // Canadian Journal of Zoology. V. 62. I. 11. P. 2297–2301.
- Hoberg E.P., 1984b. *Alcataenia fraterculae* sp. n. from the Horned Puffin *Fratercula corniculata* (Naumann), *Alcataenia cerorhincae* sp. n. from the Rhinoceros Auklet, *Cerorhinca monocerata* (Pallas), and *Alcataenia larina pacifica* ssp. n. (Cestoda: Dilepididae) in the North Pacific basin // Annales de Parasitologie Humaine et Comparee. V. 59. P. 335–351.
- Hoberg E.P., 1984c. Systematics, zoogeography and ecology platyhelminth parasites of the seabird family Alcidae (Charadriiformes: suborder Alcae). PhD thesis, University of Washington, Seattle, Washington. 324 p.
- Hoberg E.P., 1986. Evolution and historical biogeography of a parasite-host assemblage: *Alcataenia* spp. (Cyclophyllidae: Dilepididae) in Alcidae (Charadriiformes) // Canadian Journal of Zoology. V. 64. I. 11. P. 2576–2589.

- Hoberg E.P., 1991. *Alcataenia atlantiensis* sp. n. (Cestoda: Dilepididae) from the razorbill (*Alca torda* Linnaeus) in the eastern North Atlantic basin // Systematic Parasitology. V. 20. I. 2. P. 83–88.
- Hoberg E.P., 1992. Congruent and synchronic patterns in biogeography and speciation among seabirds, pinnipeds, and cestodes // Journal of Parasitology. V. 78. I. 4. P. 601–615.
- Hoberg E.P., 1996. Faunal diversity among avian parasite assemblages: the interaction of history, ecology and biogeography in marine systems // Bulletin of the Scandinavian Society for Parasitology. V. 6. № 2. P. 65–89.
- Hoberg E.P., Brooks D.R., 2008. A Macroevolutionary Mosaic: Episodic Host-Switching, Geographical Colonization and Diversification in Complex Host–Parasite Systems // Journal of Biogeography. V. 35. I. 9. P. 1533–1550.
- Hoberg E.P., Soudachanh K.M., 2020. Insights about Diversity of Tetrabothriidae (Eucestoda) among Holarctic Alcidae (Charadriiformes): What Is *Tetrabothrius jagerskioeldi*? // MANTER: Journal of Parasite Biodiversity. I. 1. P. 1–43.
- Isaksen K., Bredesen B., 2007. Invasjon og massedød av alke høsten // Toppydykker n. V. 30. P. 11–17.
- Jackson C.J., Marcogliese D.J., Burt M.D., 1997. Role of hyperbenthic crustaceans in the transmission of marine helminth parasites // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. V. 54. I. 4. P. 815–820.
- Joyex C., Baer J.G., 1936. Cestodes. Faune de France. V. 30. Paris: Paul Lechevalier et Fils. 613 p.
- Kinsella J.M., Forrester D.J., 1999. Parasitic helminthes of the Common Loon, *Gavia immer*, on its wintering grounds in Florida // Journal of the Helminthological Society of Washington. V. 66. I. 1. P. 1–6.
- Konyukhov N.B., 2002. Possible ways of spreading and evolution of Alcids // Biology Bulletin. V. 29. № 5. P. 447–454.
- Leidenberger S., Boström S., Wayland M.T., 2020. Host records and geographical distribution of *Corynosoma magdalenii*, *C. semerme* and *C. strumosum* (Acanthocephala: Polymorphidae) // Biodiversity Data Journal. V. 8. I. 5. e 50500.
- Lønne O.J., Gabrielsen G.W., 1992. Summer diet of seabirds feeding in sea-ice-covered waters near Svalbard // Polar Biology. V. 12. I. 8. P. 685–692.
- Lowe P.R., 1934. On a flock of Razorbills in Middlesex found to be infested with intestinal flukes // British Birds. V. 28. P. 188–190.
- Mackenzie K., 1975. *Renicola metacercariae* (Digenea: Renicolidae) in clupeoid fish: new host records // Journal of Fish Biology. V. 7. I. 3. P. 359–360.
- Masden E.A., Foster S., Jackson A.C., 2013. Diving behavior of Black Guillemots *Cephus grylle* in Pentland Firth, UK: potential for interactions with tidal stream energy development // Bird Study. V. 60. I. 4. P. 547–549.
- Mehlum F., Gabrielsen G.W., 1993. The diet of high-arctic seabirds in coastal and ice-covered pelagic areas near Svalbard archipelago // Polar Research. V. 12. I. 1. P. 1–20.
- Moum T., Arnason U., Arnason E., 2002. Mitochondrial DANN sequence evolution and phylogeny of the Atlantic Alcidae, including the extinct Great Auk (*Pin-guinus impennis*) // Molecular Biology and Evolution. V. 19. I. 9. P. 1434–1439.
- Muzaffar S.B., 2009. Helminths of murre (Alcida: *Uria* spp.): markers of ecological change in the marine environment // Journal of Wildlife Diseases. V. 45. I. 3. P. 672–683.
- Muzaffar S.B., Jones I.L., 2004. Parasites and diseases of the auks (Alcidae) of the world and their ecology – a review // Marine Ornithology. V. 32. I. 2. P. 121–146.
- Muzaffar S.B., Hoberg E.P., Jones I.L., 2005. Possible recent range expansion of *Alcataenia longicervica* (Eucestoda: Dilepididae) parasitic in murre *Uria* spp. (Alcidae) into the North Atlantic // Marine Ornithology. V. 33. I. 2. P. 189–191.
- Muzaffar S.B., Hoberg E.P., Jones I.L., 2007. First record of *Alcataenia larina larina* (Cestoda: Dilepididae) in Atlantic Puffins (Aves, Alcidae, *Fratercula arctica*) from Newfoundland, Canada // Comparative Parasitology. V. 74. I. 2. P. 380–382.
- Nicoll W., 1923. A reference list of the trematoda parasites of British birds // Parasitology. V. 15. I. 2. P. 151–202.
- Nolsø A., 2002. Ecology and endoparasites of the Atlantic Puffin (*Fratercula arctica grabae*) (Alcidae: Charadriiformes) // FRODSKAPARRIT. V. 50. P. 131–142.
- Nybelin O., 1916. Neue Tetrabothriiden aus Vogel // Zoologischen Anzeiger. V. 47. P. 297–301.
- Odhner T., 1913. Zum natürlichen System der digenean Trematoden. VI // Zoologischen Anzeiger. V. 42. I. 7. P. 289–317.
- Olafsdottir D., Lilliendahl K., Solmundsson J., 1996. Nematode infection in Icelandic seabirds // Bulletin of the Scandinavian Society for Parasitology. V. 6. № 2. P. 124–125.
- Olson S.L., 1985. The fossil records of birds // Avian Biology. V. 8. P. 80–238.
- Petersen A., 1981. Breeding biology and feeding ecology of Black Guillemot. PhD Thesis. Oxford University. 378 p.
- Rosing-Asvid A., Hedeholm R., Arendt K.E., Fort J., Robertson G.J., 2013. Winter diet of little auk (*Alle alle*) in the Northwest Atlantic // Polar Biology. V. 36. I. 11. P. 1601–1608.
- Rozsa L., Reiczigel J., Majoros G., 2000. Quantifying parasites in samples of hosts // Journal of Parasitology. V. 86. I. 2. P. 228–232.
- SEATRACK Seabirds Tracking. [Электронный ресурс]. Режим доступа – <http://seatrack.searop.no/map/>. Дата обновления – 22.03.2024.

- Shimazu T.*, 1975. Some cestodes and acanthocephalan larvae from euphasiid crustaceans collected in northern North Pacific Ocean // *Bulletin of the Japanese Society of Science and Fisheries*. V. 41. P. 813–821.
- Shoji A., Elliot K.H., Greenwood J.G., McClean L., Leonard K., Perrins C.M., Fayet A., Guilford T.*, 2015. Diving behavior of benthic feeding Black Guillemots // *Bird Study*. V. 62. I. 2. P. 1–5.
- Skirnisson K.*, 2015. Association of helminth infection and food consumption in common eider *Somateria mollissima* in Iceland // *Journal of Sea Research*. V. 104. P. 41–50.
- Skirnisson K., Eydal M., Gunnarson E., Hersteinsson P.*, 1993. Parasites of the Arctic Fox (*Alopex lagopus*) in Iceland // *Journal of Wildlife Diseases*. V. 29. I. 3. P. 440–446.
- Smith N.A., Clarke J.A.*, 2015. Systematics and evolution of the Pan-Alcidae (Aves, Charadriiformes) // *Journal of Avian Biology*. V. 46. I. 2. P. 125–140.
- Stunkard H.W.*, 1930. Life history of *Cryptocotyle lingua* (Creplin) with notes on the physiology of the metacercariae // *Journal of Morphology*. V. 50. P. 143–190.
- Szjdat L.*, 1937. Ueber die Entwicklungsgeschichte von *Sphaeridiotrema globulus* Rud, 1814 und die Stellung der Psilostomidae Oehner im natürlichen system // *Zeitschrift für Parasitenkunde*. V. 9. P. 529–542.
- Threlfall W.*, 1971. Helminths parasites of alcids in the north-western North Atlantic // *Canadian Journal of Zoology*. V. 49. I. 4. P. 461–466.
- Underwood L.A., Stowe T.J.*, 1984. Massive wreck of auks in eastern Britain, 1983 // *Bird Study*. V. 31. I. 2. P. 79–88.
- Vickery P.D.*, 1979. The winter season December 1, 1978 – February 28, 1979. Northeastern maritime region. Alcids // *American Birds*. V. 33. P. 263–265.
- Weslawski J.M., Stempniewicz L., Galaktionov K.V.*, 1994. Summer diet of seabirds from Franz Josef Land archipelago, Russian Arctic // *Polar Research*. V. 13. I. 2. P. 173–181.
- Weslawski J.M., Koszteyn J., Kwasniewski S., Stempniewicz L., Malinga M.*, 1999. Summer food resources of the Little Auk, *Alle alle* (L.), in the European Arctic seas // *Polish Polar Research*. V. 20. I. 4. P. 387–403.
- Weslawski J.M., Stempniewicz L., Mehlum F., Kwasniewski S.*, 1999a. Summer feeding strategy of the Little Auk (*Alle alle*) from Bjørnøya, Barents Sea // *Polar Biology*. V. 21. I. 3. P. 129–134.
- Wright C.A.*, 1956. Studies on the life-history and ecology of the trematode genus *Renicola* Cohn, 1904 // *Proceeding of the Zoological Society of London*. V. 126. I. 1. P. 1–50.
- Yamaguti S.*, 1939. Studies on the helminth fauna of Japan. Part 25. Trematodes of birds, IV // *Japanese Journal of Zoology*. V. 8. I. 2. P. 129–210.

HELMINTH FAUNA OF AUKS (CHARADRIIFORMES, ALCIDAE) IN THE BARENTS SEA: COMPOSITION, STRUCTURE, WAYS OF FORMATION

V. V. Kuklin*, M. M. Kuklina, A. V. Ezhov

Murmansk Marine Biological Institute, Russian Academy of Sciences,

Murmansk, 183010 Russia

*e-mail: VV_Kuklin@mail.ru

Based both on original and literary data, the results of long-term studies on the helminth fauna of alcids (the Little Auk, *Alle alle*, the Razorbill, *Alca torda*, the Atlantic Puffin, *Fratercula arctica*, the Black Guillemot, *Cephus grylle*, the Common Guillemot, *Uria aalge*, and Brünnich's Guillemot, *U. lomvia*, in the Barents Sea region are summarized. 31 species of helminthes (4 trematodes, 11 cestodes, 12 nematodes and 4 acanthocephalans) have been revealed. Some of them circulate in coastal ecosystems, but the realization of life cycles in most species occurs in the pelagial zone with the participation of planktonic invertebrates and fish as intermediate and transport hosts. 24 helminth species of 31 do not reach sexual maturity in alcids and use either other birds or marine mammals as obligate definitive hosts. The structure of the parasitic fauna and the peculiarities of geographic and interspecific distribution of helminthes are related to the evolutionary age of parasite-host systems, host ecology and parasite specificity. A comparative analysis of the helminth faunal composition of alcids in the North Atlantic and Barents Sea shows that Barents Sea birds have a lower diversity of trematodes and cestodes. Differences in the nematode faunal composition are insignificant, whereas records of acanthocephalans are more frequent in the Barents Sea. This seems to be accounted for by different species of parasites having different requirements for environmental conditions and varying degrees of specificity to both intermediate and definitive hosts.

Keywords: parasitic worms, fauna, seabirds, northern Atlantic

FIRST RECORDS OF STIGMAEIDAE (ACARI, PROSTIGMATA) FROM THE DOMINICAN REPUBLIC

© 2024 A. A. Khaustov*, S. G. Ermilov**

Tyumen State University, Tyumen, 625003 Russia

*e-mail: alkhaustov@mail.ru

**e-mail: ermilovacari@yandex.ru

Received April 04, 2024

Revised April 24, 2024

Accepted April 25, 2024

First data on the mite family Stigmaeidae (Acari, Prostigmata) of the Dominican Republic are provided. *Storchia cuneata* Fan et Chen 1997 is recorded and redescribed from the Neotropical Region for the first time. Three species are described as new: *Stigmaeus striatus* Khaustov et Ermilov sp. n., *Eustigmaeus dominicanensis* Khaustov et Ermilov sp. n., and *E. latisetosus* Khaustov et Ermilov sp. n. In addition, some unusual morphological character states of *Storchia cuneata* are discussed.

Keywords: mites, Raphignathoidea, *Storchia*, *Stigmaeus*, *Eustigmaeus*, morphology, taxonomy

DOI: 10.31857/S0044513424080027, **EDN:** twwzmo

The mite family Stigmaeidae (Acari, Prostigmata) is the largest in the superfamily Raphignathoidea and currently includes about 640 species of 33 valid genera (Fan et al., 2016, 2019; Beron, 2020). Most stigmaeid mites are free-living predators of various small arthropods. Some *Eustigmaeus* species feed on mosses, while several *Stigmaeus* and *Eustigmaeus* species are parasites of sand flies (Diptera, Psychodidae). Species of the genera *Zetzelia* and *Agistemus* are probably the second most important group of plant mite predators (after the Phytoseiidae) (Gerson et al., 2003). Prior to our study, nothing was known about the stigmaeid mites of the Dominican Republic.

During the study of forest litter samples collected in the Dominican Republic, we found three new species and recorded *Storchia cuneata* Fan et Chen 1997 for the first time from the Neotropical region. The primary aim of this paper is to describe these new species and redescribe *S. cuneata* based on the materials from the Dominican Republic.

METHODS

Mites mounted in Hoyer's medium. In the description below, the palpal, idiosomal and leg setations follow Grandjean (1939, 1944, 1946). The nomenclature of prodorsal setae follows Kethley (1990). All measurements for the holotype and the paratypes (in parentheses) and for the scale bars are given in micrometers

(µm). Mite morphology was studied using a Carl Zeiss AxioImager A2 compound microscope with a phase contrast and DIC illuminations. Photomicrographs were taken with an AxioCam ICc5 digital camera.

All materials are deposited in the acarological collection of the Tyumen State University Museum of Zoology, Tyumen, Russia.

TAXONOMY

Family *Stigmaeidae* Oudemans 1931

Genus *Storchia* Oudemans 1923

Type species: *Caligonus robustus* Berlese 1885, by original designation.

Storchia cuneata Fan et Chen 1997

Storchia cuneata Fan et Chen 1997: 164

(Figs 1–6)

Description. Female (Figs 1–3). Body elongate. Length of idiosoma 335, width 165.

Idiosomal dorsum (Fig. 1a). Prodorsal shield smooth, poorly sclerotized, with two pairs of setae (*vi*, *ve*). Ocelli absent. Hysterosomal dorsum with separated medially suranal shields with two pairs of setae (*h1*, *h2*); other dorsal setae located on tiny platelets. All dorsal setae barbed; setae *vi* and *ve* pointed, other dorsal setae weakly blunt-tipped. Right seta *c1* absent in female specimen. Cuticle anteriad and anterolaterad prodorsal

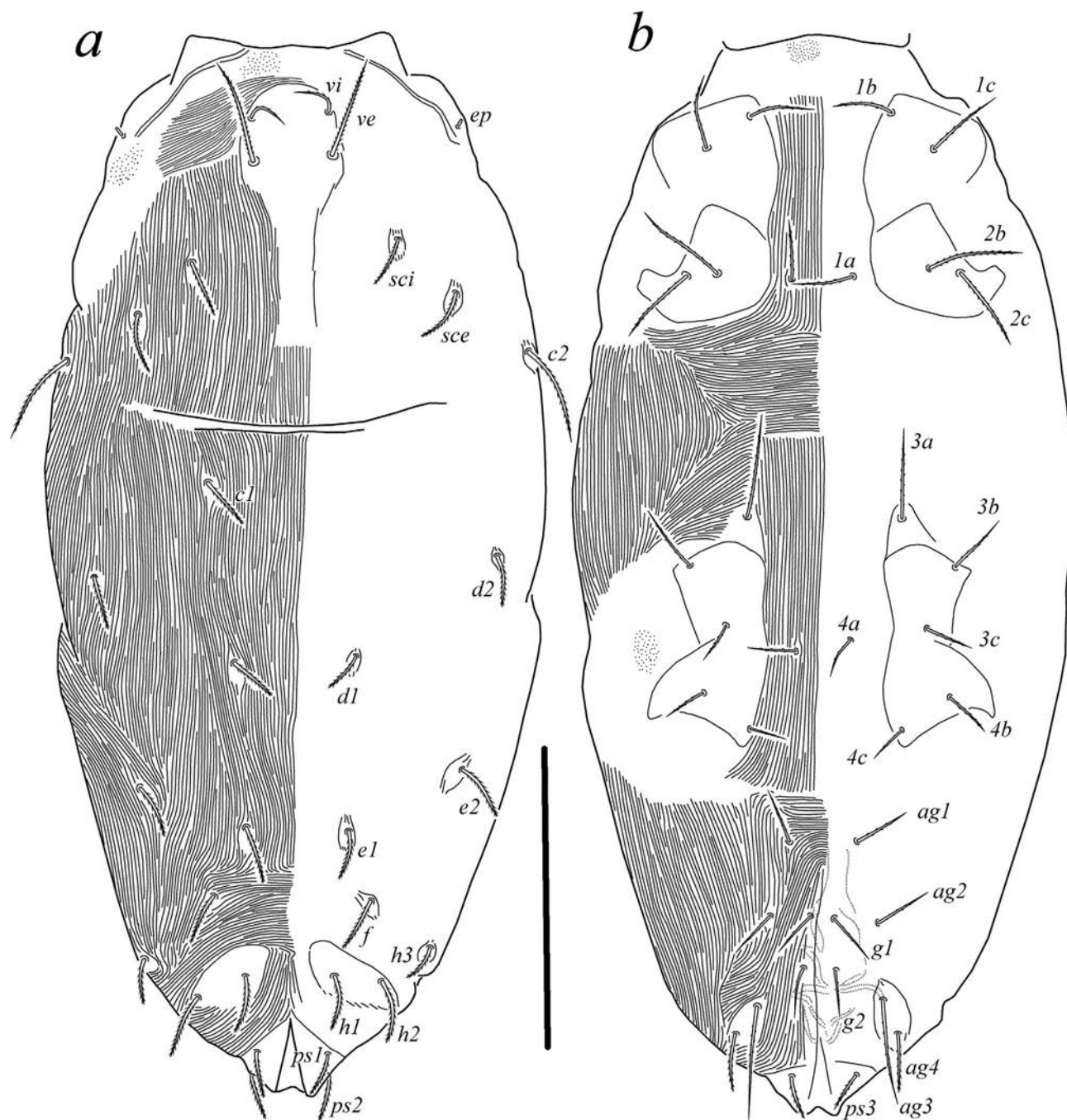


Fig. 1. *Storchia cuneata* Fan et Chen 1997, female: a — dorsum of idiosoma; b — venter of idiosoma. Scale bar 100 μ m.

shield with papillae, other dorsal surface covered with smooth striae. Cupules not evident. Lengths of dorsal setae: vi 18, ve 34, sci 20, sce 21, c1 20, c2 36, d1 18, d2 19, e1 20, e2 20, f 21, h1 19, h2 22, h3 20, ps1 16.

Idiosomal venter (Fig. 1b). All ventral plates smooth; four pairs of aggenital setae, setae ag3 and ag4 located on small plates; two pairs of genital setae. All ventral

setae weakly barbed, setae ps1–ps3 and ag4 weakly blunt-tipped, other ventral setae pointed. Setae 3a located on small endopodal plates; setae 4a situated on striated cuticle. Cuticle just posteriad gnathosoma and laterad bases of legs I–II and III–IV with tubercles. Lengths of ventral setae: 1a 21, 1b 22, 1c 27, 2b 32, 2c 29, 3a 33, 3b 22, 3c 17, 4a 17, 4b 15, 4c 14, ag1 21, ag2 21, ag3 42, ag4 20, g1 17, g2 17, ps1 16, ps2 16, ps3 15.

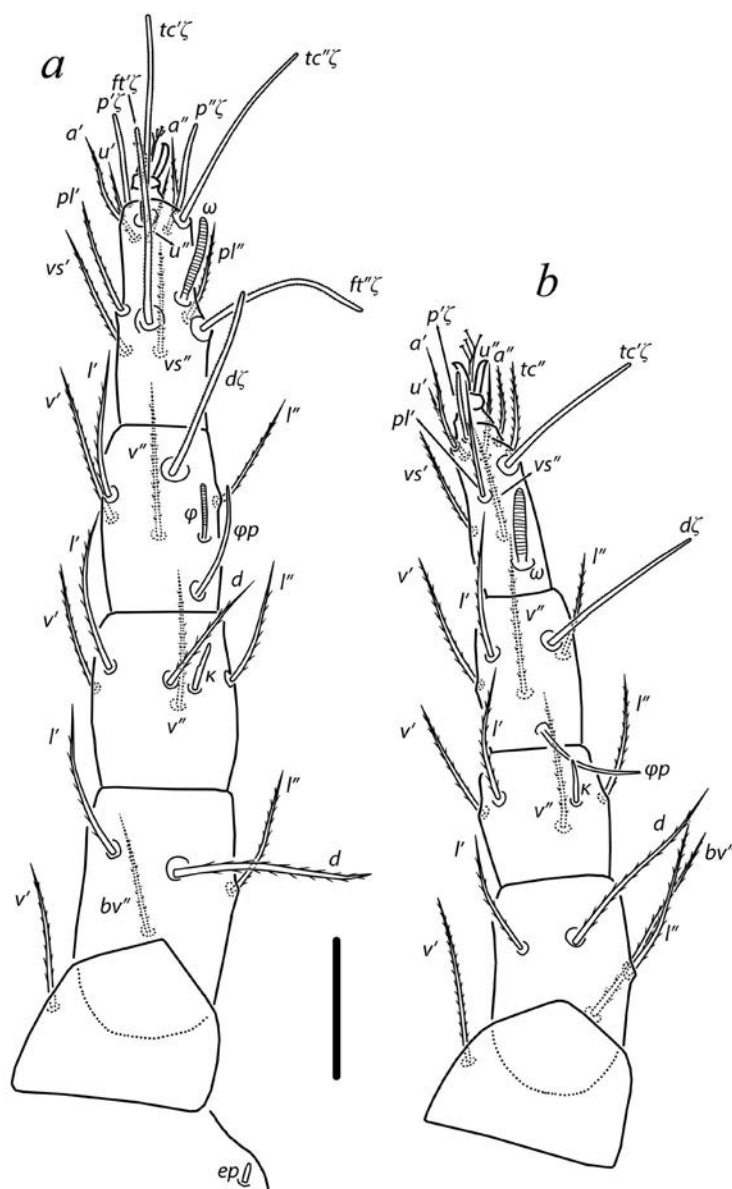


Fig. 2. *Storchia cuneata* Fan et Chen 1997, female: a – right leg I, dorsal aspect; b – right leg II, dorsal aspect. Scale bar 20 μ m.

Gnathosoma. Tibial claw well-developed, subequal in length with palptarsus. Seta l' on palpal tibia not modified. Seta d of femur weakly blunt-tipped and barbed; other palpal setae of femur, genu and tibia pointed and weakly barbed; all setae of palptarsus smooth. Number of setae on palpal segments: Tr 0, Fe 3 (d , l' , v''), Ge 2 (d , l''), Ti 3 (d , l' , l''), Ta 8 (1) eupathidia ul' , ul'' , sul , and acm , simple tactile setae ba , bp , lp , and 1 solenidion ω). Palpal supracoxal setae (ep) peg-like, located dorsally. Rostrum of subcapitulum elongate, with a pair of tiny papillae distally. Setae m and n barbed and weakly blunt-tipped, $or1$ and $or2$ smooth and pointed. Basal part of subcapitulum smooth. Length of subcapitular setae: m 20, n 24, $or1$ 12, $or2$ 12. Chelicerae dorsally

smooth, length of stylets 29; length of palps 67; length of palpal solenidion ω 4.

Legs (Figs 2, 3). Length of legs: I 135, II 110, III 110, IV 115. Empodial tenant hairs capitate. Eupathidia (d on tibiae I and II, (tc), (ft) on tarsus I and p' , tc' on tarsus II) unusually weakly pubescent. Leg I (Fig. 2a). Coxae I posterodorsally with peg-like leg supracoxal setae (ep). Leg setation: Tr 1 (v'), Fe 4 (d , l' , l'' , bv''), Ge 6 (d , l' , l'' , v' , v'' , k), Ti 5 (2) ($d\xi$, l' , l'' , v' , v'' , ϕ , $\phi\rho$), Ta 14 (1) ($p'\xi$, $p''\xi$, $tc'\xi$, $tc''\xi$, $ft'\xi$, $ft''\xi$, u' , u'' , a' , a'' , pl' , pl'' , vs' , vs'' , ω). Seta k 7 smooth, blunt-tipped, slightly asymmetric; seta d of femur weakly blunt-tipped and barbed; other setae (except eupathidia) pointed and weakly barbed. Solenidion ω 12 digitiform;

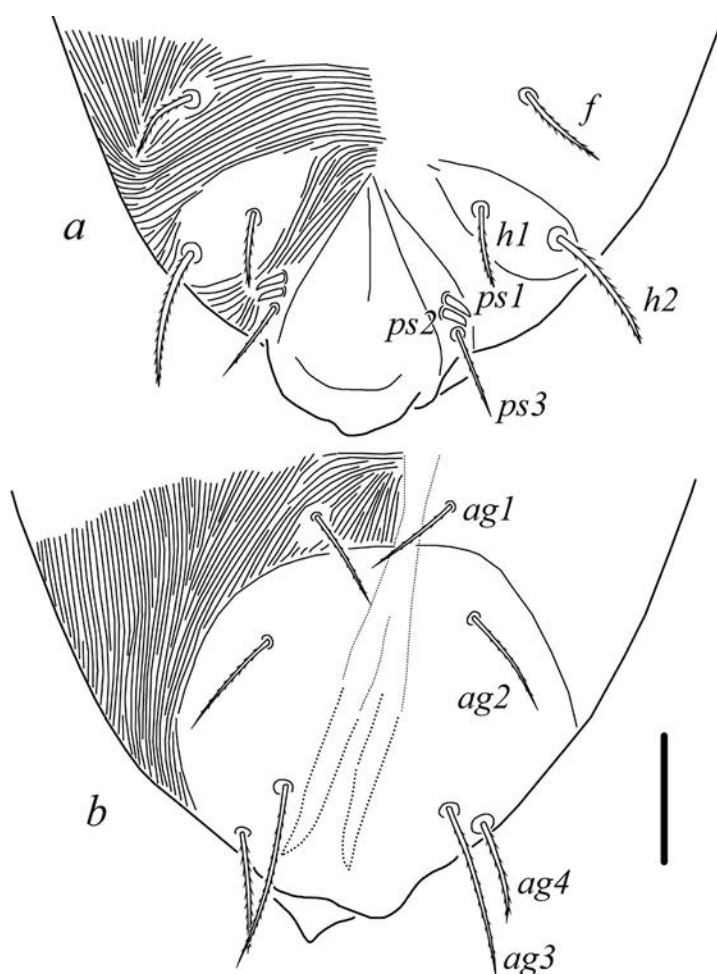


Fig. 4. *Storchia cuneata* Fan et Chen 1997, male: *a* – opisthosoma, dorsal aspect; *b* – opisthosoma, ventral aspect. Scale bar 20 μ m.

Idiosomal venter (Fig. 4b). Podosoma as in female. Opisthosoma with smooth, weakly sclerotized aggenital plate. Aggenital plate with three pairs of smooth or weakly barbed aggenital setae *ag2–ag4*; setae *ag1* located anteriorly on tiny platelets. Lengths of ventral setae: *1a* 19, *1b* 18, *1c* 27, *2b* 27, *2c* 26, *3a* 28, *3b* 21, *3c* 16, *4a* 17, *4b* 16, *4c* 15, *ag1* 17, *ag2* 18, *ag3* 35, *ag4* 18.

Gnathosoma (Fig. 5) as in female. Length of palp 63; length of stylets 29; length of palpal solenidium ω 4; length of subcapitular setae: *m* 18, *n* 22, *or1* 10, *or2* 11.

Legs in general similar to those of female, except presence of digitiform male solenidia on tarsi I–IV (Figs 6b–6d). Length of legs: I 125, II 100, III 105, IV 115. Lengths of solenidia and setae *k*: ω I 13, ω σ I 17, ϕ 7, ϕ pI 16, *k*I 6, ω II 9, ω σ II 18, ϕ pII 16, *k*II 6, ω III 6, ω σ III 15, ϕ pIII 13, ω IV 7, ω σ IV 16, ϕ pIV 13.

Larva and *nymphs* unknown.

Material examined. Two specimens (ϕ and σ): Dominican Republic, 19°02' N, 69°35' W, Samana Province, Los Haitises National Park, semidecayed leaves in the San Gabriel Limestone Cave (date and collector unknown; collection of the Tyumen State University Museum of Zoology, Tyumen, Russia).

Remarks. *Storchia cuneata* was described from China (Fan and Chen, 1997). Ours is the first record of this species from the Dominican Republic and the Neotropical region. The specimens from the Dominican Republic completely match the original description. However, the original description lacks detailed illustrations of legs and gnathosoma. That is why we decided to redescribe this species based on the specimens from the Dominican Republic.

Genus *Stigmaeus* Koch 1836

Type species: *Stigmaeus cruentus* Koch 1836, by subsequent designation by Berlese (1910).

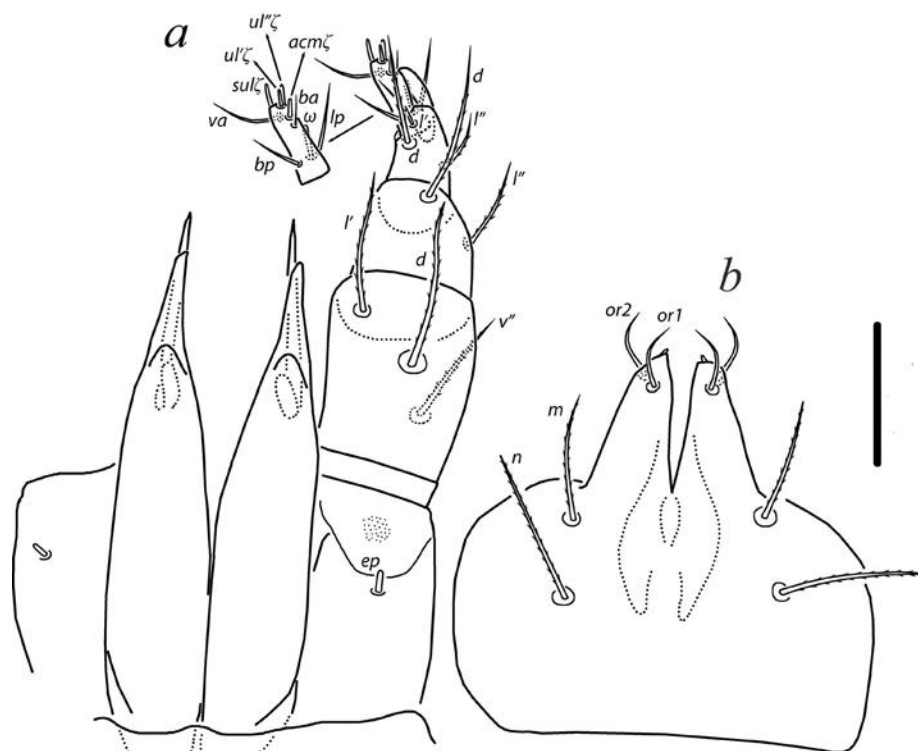


Fig. 5. *Storchia cuneata* Fan et Chen 1997, male: a — gnathosoma, dorsal aspect; b — subcapitulum. Scale bar 20 μ m.

***Stigmaeus striatus* Khaustov et Ermilov sp. n.**

(Figs 7–10)

Description. Female. Body elongate. Length of idiosoma 305 (300–310), width 160 (160–170).

Idiosomal dorsum (Fig. 7a). Ocelli and postocular bodies absent; prodorsal apodeme well-developed and situated between setae *ve*. Idiosomal dorsum almost completely striated; vestigial prodorsal shield only with one pair of setae *vi*; suranal shield divided medially and with three pairs of setae (*h1*, *h2*, *h3*); setae *c2* located ventrally on elongate poorly defined plate invaded with striae posteriorly. All dorsal setae weakly barbed and blunt-tipped. Cupules not evident. Cuticle anterior and anterolaterad central prodorsal shield with papillae. Setae *ps1* located dorsally. Lengths of dorsal setae: *vi* 8 (7–8), *ve* 16 (15–17), *sci* 10 (10–11), *sce* 16 (15–16), *c1* 10 (8–10), *c2* 27 (26–29), *d1* 9 (7–9), *d2* 9 (8–9), *e1* 9 (8–9), *e2* 9 (8–9), *f* 10 (10–11), *h1* 13 (12–13), *h2* 19 (19–21), *h3* 10 (10–12), *ps1* 19 (18–19).

Idiosomal venter (Fig. 7b). All ventral plates smooth; four pairs of aggenital setae; setae *ag2*–*ag4* situated on poorly defined aggenital plates; two pairs of genital setae. Setae *ps2* blunt-tipped, other ventral setae pointed; setae *ps2* and *ps3* barbed, other ventral setae smooth or with tiny hardly discernable barbs. Cuticle just posterior to gnathosoma and laterad bases of legs I–II and

III–IV with tubercles. Lengths of ventral setae: *1a* 19 (16–19), *1b* 20 (17–20), *1c* 45 (42–45), *2b* 82 (73–82), *2c* 29 (29–33), *3a* 21 (17–21), *3b* 16 (16–17), *3c* 15 (13–15), *4a* 11 (15–16), *4b* 12 (11–12), *4c* 11 (11–12), *ag1* 12 (11–12), *ag2* 11 (10–11), *ag3* 12 (11–12), *ag4* 17 (16–17), *g1* 13 (11–13), *g2* 14 (14–15), *ps2* 18 (16–19), *ps3* 16 (14–17).

Gnathosoma (Fig. 8). Tibial claw well-developed, longer than short palptarsus. Seta *l'* on palpal tibia not modified. All palpal setae of femur, genu and tibia (except smooth *l'Ti*) pointed and weakly barbed; all setae of palptarsus smooth. Number of setae on palpal segments: Tr 0, Fe 3 (*d*, *l'*, *v''*), Ge 1 (*d*), Ti 3 (*d*, *l'*, *l''*), Ta 8 (1) (fused eupathidia *ul'*, *ul''*, *sul*, eupathidium *acm*, simple tactile setae *ba*, *bp*, *lp*, and 1 solenidion ω). Palpal supracoxal setae (*ep*) peg-like, located dorsally. Rostrum of subcapitulum elongate. All subcapitular setae pointed and smooth. Basal part of subcapitulum smooth. Length of subcapitular setae: *m* 16 (16–18), *n* 22 (20–22), *or1* 8 (8–9), *or2* 8 (8). Chelicerae dorsally smooth, length of stylets 23 (23–25); length of palps 56 (56–59); length of palpal solenidion ω 4 (4).

Legs (Figs 9, 10). Length of legs: I 97 (97–100), II 78 (78–83), III 84 (84–88), IV 96 (96–100). Empodial raylets capitate. Leg I (Fig. 9a). Coxae I posterodorsally with peg-like leg supracoxal setae (*el*). Leg setation: Tr 1 (*v'*), Fe 4 (*d*, *l'*, *l''*, *bv''*), Ge 4 (*d*, *l'*, *l'*, *k*), Ti 5 (1) (*d*, *l''*, *l'*, *v''*, *v'*, $\phi\phi$), Ta 12 (1) (*p* ξ , *p''* ξ , *tc* ξ , *tc''* ξ , *ft* ξ , *ft''*, *u'*, *u''*, *a'*, *a''*,

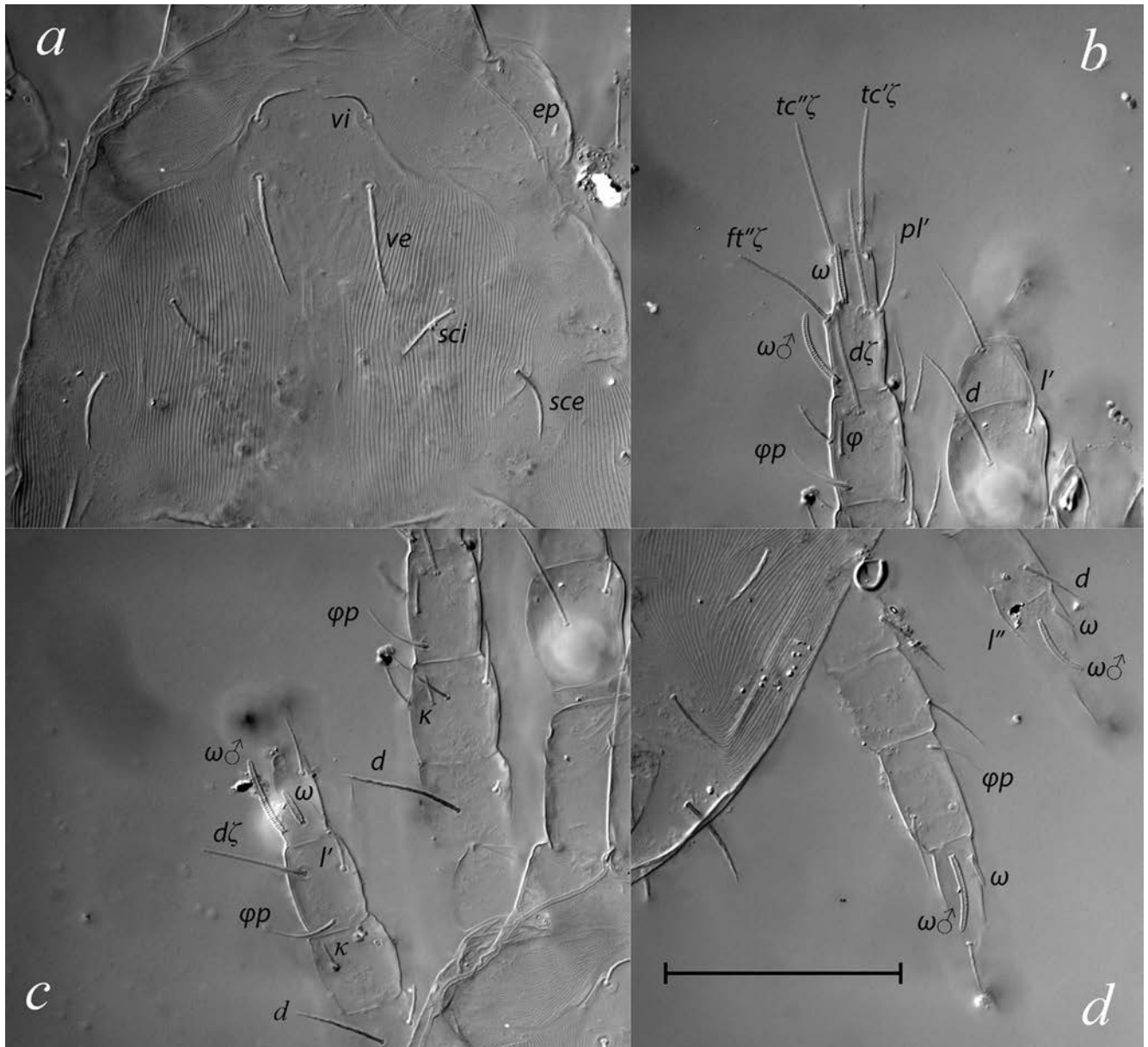


Fig. 6. DIC micrographs of *Storchia cuneata* Fan et Chen 1997, male: *a* – prodorsum, *b* – left leg I, *c* – left legs I and II, *d* – right legs III and IV. Scale bar 50 μ m.

pl', *vs*, ω). Setae (*p*), (*tc*) and *ft'* of tarsus eupathid-like; seta *k* 4 (4–5) smooth, blunt-tipped; seta *d* of femur blunt-tipped and barbed; other setae pointed and weakly barbed. Solenidion ω 8 (8) digitiform; solenidion ϕ absent, solenidion ϕp 12 (12) baculiform. Leg II (Fig. 9b). Leg setation: Tr 1 (*v'*), Fe 4 (*d*, *l'*, *l''*, *bv''*), Ge 2 (*l'*, *l''*), Ti 5 (1) (*d*, *l'*, *l''*, *v'*, *v''*, ϕp), Ta 8 (1) (*tc'*, *tc''*, *u'*, *u''*, *a'*, *a''*, *pl'*, *vs*, ω). Seta *d* of femur blunt-tipped and barbed; other setae pointed and weakly barbed. Solenidion ω 6 (6) digitiform; solenidion ϕp 8 (8–10) baculiform. Leg III (Fig. 10a). Leg setation: Tr 1 (*v'*), Fe 3 (*d*, *l'*, *ev'*), Ge 0, Ti 5 (1) (*d*, *l'*, *l''*, *v'*, *v''*, ϕp), Ta 7 (1) (*tc'*, *tc''*, *u'*, *u''*, *a'*, *a''*, *vs*, ω). Solenidia ω 4 (4) and ϕp 8 (8–9) baculiform.

Seta *d* of femur blunt-tipped and barbed, other setae pointed and barbed. Leg IV (Fig. 10b). Leg setation: Tr 0, Fe 2 (*d*, *ev'*), Ge 1 (*d*), Ti 5 (1) (*d*, *l'*, *l''*, *v'*, *v''*, ϕp), Ta 7 (*tc'*, *tc''*, *u'*, *u''*, *a'*, *a''*, *vs*). Solenidion ω absent; solenidion ϕp 8 (8–9) baculiform. Setae *d* of femur and genu blunt-tipped and barbed, other setae pointed and barbed.

Male and immatures unknown.

Type material. Holotype (♀), slide № T-St-014: Dominican Republic, 18°32' N, 68°22' W, La Altagracia Province, Monkey Land, leaf litter under trees and bushes (date and collector unknown; collection of the

Tyumen State University Museum of Zoology, Tyumen, Russia); three paratypes (♀♀): same data.

Differential diagnosis. The new species is most similar to *Stigmaeus caeculus* Barilo 1989, *S. canestrinii* Stathakis, Kapaxidi et Papadoulis 2019, *S. mollibus* Khaustov 2016, *S. nasrinae* Nazari, Khanjani et Kamali 2012, and *S. pseudoparmatus* Doğan, Doğan et Erman 2017 in that they all share the following character states in females: hysterosomal dorsum without distinct central and marginal shields, setae *h3* present, four pairs of aggenital and two pairs of genital setae, palpgenu without seta *l''*, femora I and II with four setae each, genu II with two setae (*l'*, *l''*), genu III without setae, and genu IV with one seta (*d*). The new species differs from all the aforementioned species by the absence of seta *pl''* on tarsus I, absence of seta *l'* on trochanter III, absence of seta *v'* on trochanter IV, and absence of solenidion ω on tarsus IV (vs. present in closely related species).

Etymology. The name of the new species is derived from Latin *striatus* meaning *striate* and refers to an almost completely striated idiosomal dorsum.

Genus *Eustigmaeus* Berlese 1910

Type species: *Stigmaeus kermesinus* Koch 1841, by original designation.

Eustigmaeus dominicanensis Khaustov et Ermilov sp. n.
(Figs 11–14; 19a, 19b)

Description. Female. Idiosoma almost round in outline. Length of idiosoma 245 (240–250), width 210 (210–215).

Idiosomal dorsum (Figs 11a, 19a). Ocelli present. Idiosoma completely covered by single holodorsal shield with large irregular in shape dimples and tiny puncta inside dimples (Fig. 19A); subcuticular reticulation not visible. All dorsal setae flattened, recurved, slightly foliate, distinctly bilaterally barbed and situated on well-developed protuberances; setae *f* characteristically bent distally. Hysterosomal setae with rounded apices. Major and minor callosities absent. Cupules not evident. Lengths of dorsal setae: *vi* 77 (73–78), *ve* 76 (74–82), *sci* 59 (55–60), *sce* 65 (61–65), *c1* 68 (65–70), *c2* 53 (50–53), *d1* 82 (75–82), *d2* 65 (65–68), *e1* 90 (86–92), *e2* 69 (62–74), *f* 86 (82–86), *h1* 48 (47–50), *h2* 40 (36–40).

Idiosomal venter (Figs 11b, 19b). Endopodal plates fused medially; posterior endopodal plate striated in posterior part (Fig. 19b); anterior and posterior endopodal plates with weak reticulation pattern. Humeral plate subtriangular, with distinct large dimples. All ventral setae pointed; pseudanal setae (*ps1*–*ps3*) weakly barbed, other ventral setae smooth. With one pair of aggenital setae. Aggenital plate smooth and fused with suranal shield. Coxisternal plates I–IV with hardly discernable puncta. Lengths of ventral setae: *la* 17 (15–17), *lb* 18

(17–18), *lc* 15 (13–16), *2b* 14 (13–15), *2c* 14 (14–15), *3a* 16 (14–16), *3b* 14 (14–16), *3c* 14 (14–15), *4a* 16 (14–16), *4b* 13 (13–14), *4c* 15 (13–15), *ag* 12 (12–13), *ps1* 16 (16–17), *ps2* 17 (16–19), *ps3* 15 (14–15).

Gnathosoma (Fig. 12). Tibial claw well-developed, subequal in length with palptarsus. Seta *l'* on palpal tibia short, distinctly asymmetric, axe-shaped. Seta *d* of palpfemur blunt-tipped and barbed, other palpal setae of femur, genu and tibia (except *l'Ti*) pointed and barbed; all tarsal setae smooth. Number of setae on palpal segments: Tr 0, Fe 3 (*d*, *l'*, *v''*), Ge 2 (*d*, *l''*), Ti 3 (*d*, *l'*, *l''*), Ta 8(1) (fused eupathidia *ul'*, *ul''*, *sul*, eupathidion *acm*, simple tactile setae *ba*, *bp*, *lp*, and 1 solenidion ω). Palpal supracoxal setae (*ep*) short, needle-like, located dorsolaterally. Rostrum of subcapitulum with distinct lateral lamellae and hardly discernable tiny projections distally; distal part of rostrum evenly rounded, not V-shaped. All subcapitular setae pointed; setae *m* and *or2* weakly barbed, other subcapitular setae smooth. Basal part of subcapitulum smooth. Length of subcapitular setae: *m* 16 (16–17), *n* 13 (13–14), *or1* 13 (13–14), *or2* 16 (14–16). Chelicerae smooth dorsally, length of stylets 36 (34–36); length of palps 78 (78–79); length of palpal solenidion ω 5 (5).

Legs (Figs 13, 14). Length of legs: I 135 (135), II 115 (115), III 120 (115–120), IV 135 (130–135). Empodial raylets weakly capitate. Leg I (Fig. 13a). Coxae I posterodorsally with needle-like leg supracoxal setae (*el*). Leg setation: Tr 1 (*v'*), Fe 6 (*d*, *l'*, *l''*, *v'*, *v''*, *bv''*), Ge 4 (*d*, *l'*, *l''*, *k*), Ti 5 (2) (*d*, *l'*, *l''*, *v'*, *v''*, ϕ , $\phi\phi$), Ta 13 (1) (*p''* ξ , *p''* ξ , *tc''* ξ , *tc''* ξ , *ft''* ξ , *ft''* ξ , *u'*, *u''*, *a'*, *a''*, *pl'*, *pl''*, *vs*, ω). Setae (*p*), (*tc*) and (*ft*) of tarsus eupathid-like. Setae *d*, *l''* of femur, *d*, (*l*) of genu, *d*, *l'* of tibia distinctly thickened, flattened, blunt-tipped and strongly barbed; seta *k* 8 (7–8) blunt-tipped, needle-like; other setae pointed and barbed; solenidion ω 23 (22–23) digitiform; solenidia ϕ 6 (6–7) and $\phi\phi$ 13 (13–14) baculiform. Leg II (Fig. 13b). Leg setation: Tr 1 (*v'*), Fe 5 (*d*, *l'*, *l''*, *v'*, *bv''*), Ge 3 (*d*, *l'*, *l''*), Ti 5 (1) (*d*, *l'*, *l''*, *v'*, *v''*, $\phi\phi$), Ta 9 (1) (*p''* ξ , *tc''* ξ , *tc''*, *u'*, *u''*, *a'*, *a''*, *pl'*, *vs*, ω). Setae *p'* and *tc'* of tarsus eupathid-like; setae *d*, *l''* of femur, *d*, (*l*) of genu, *d*, *l'* of tibia thickened, flattened, blunt-tipped and strongly barbed; seta *k* of genu absent; other setae pointed and barbed. Solenidion ω 14 (12–14) digitiform; solenidion $\phi\phi$ 8 (8–9) baculiform. Leg III (Fig. 14a). Leg setation: Tr 1 (*v'*), Fe 3 (*d*, *l'*, *ev'*), Ge 1 (*d*), Ti 5 (1) (*d*, *l'*, *l''*, *v'*, *v''*, $\phi\phi$), Ta 7 (1) (*tc'*, *tc''*, *u'*, *u''*, *a'*, *a''*, *vs*, ω). Solenidia ω 7 (7) and $\phi\phi$ 8 (7–8) baculiform. Setae *l'* of trochanter, *d*, *l'* of femur, *d* of genu, *d*, *l'* of tibia thickened, flattened, blunt-tipped and strongly barbed; other setae pointed and barbed. Leg IV (Fig. 14b). Leg setation: Tr 1 (*v'*), Fe 2 (*d*, *ev'*), Ge 1 (*d*), Ti 5 (1) (*d*, *l'*, *l''*, *v'*, *v''*, $\phi\phi$), Ta 7 (*tc'*, *tc''*, *u'*, *u''*, *a'*, *a''*, *vs*). Solenidion ω absent; solenidion $\phi\phi$ 8 (7–8) baculiform. Setae *d* of femur and genu, *d*, *l'* of tibia thickened, flattened,

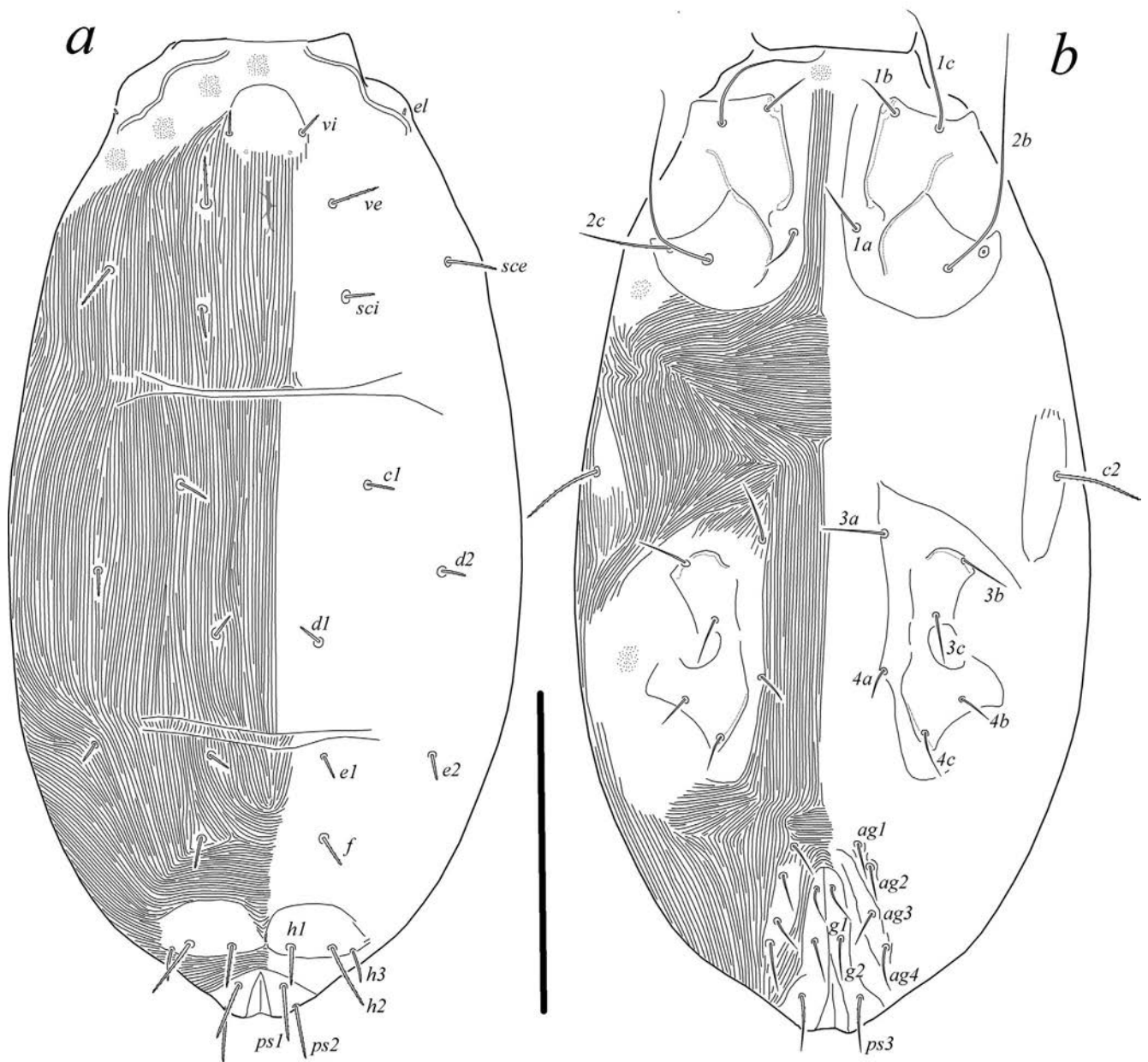


Fig. 7. *Stigmaeus striatus* sp. n., female: *a* – dorsum of idiosoma, *b* – venter of idiosoma. Scale bar 100 μ m.

blunt-tipped and strongly barbed; other setae pointed and barbed.

Male and immatures unknown.

Type material. Holotype (♀), slide № T-St-015: Dominican Republic, 18°32' N, 68°22' W, La Altagracia Province, Monkey Land, leaf litter under trees and bushes (date and collector unknown; collection of the Tyumen State University Museum of Zoology, Tyumen, Russia); one paratype (♀): same data; two paratypes (♀♀): Dominican Republic, 18°09' N, 68°41' W, La Altagracia Province, Saona Island, leaf litter in

mixed forest (date and collector unknown; collection of the Tyumen State University Museum of Zoology, Tyumen, Russia); one paratype (♀): the Dominican Republic, 19°32' N, 69°26' W, Samana Province, vicinities of the El Limón waterfall, leaf litter in mixed forest (date and collector unknown; collection of the Tyumen State University Museum of Zoology, Tyumen, Russia).

Differential diagnosis. The new species belongs to the *segnis* species-group, which comprises some 22 species that all share the following character states in females: one pair of aggenital setae, prodorsal,

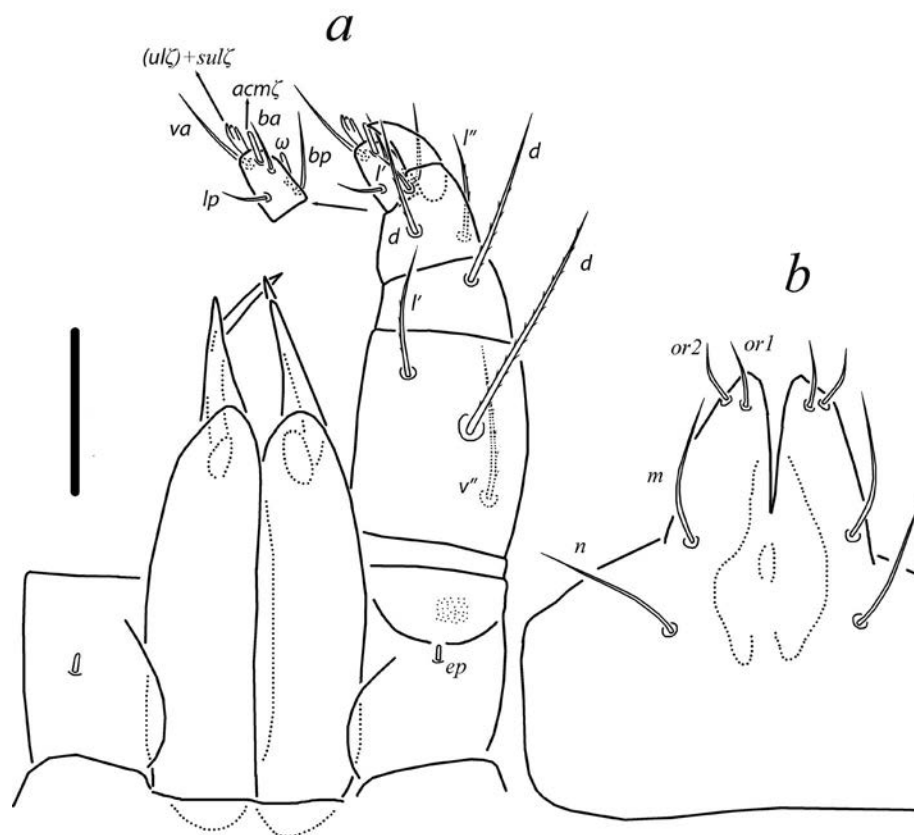


Fig. 8. *Stigmaeus striatus* sp. n., female: a — gnathosoma, dorsal aspect; b — subcapitulum. Scale bar 20 μm.

and hysterosomal shields usually fused into single holodorsal shield; dorsal idiosomal setae flattened and curved; seta *k* on genu II and solenidion ω on tarsus IV absent. The new species is most similar to *Eustigmaeus eburneus* Fan et Zhang 2005, *E. floridensis* Maake, Ueckermann et Childers 2016, *E. lyallpuriensis* (Chaudhri 1968), *E. maladahon* (Rimando et Corpuz-Raros 1997), *E. microsegni* (Chaudhri 1965), *E. oliveirai* Paktinat-Saeij et Bagheri 2016, and *E. smithi* (Chaudhri 1965) in the presence of seta *p'* on tarsus II. The new species differs from *E. eburneus*, *E. maladahon*, and *E. smithi* in having five setae on femur II (vs. four setae on femur II in *E. eburneus*, *E. maladahon*, and *E. smithi*). The new species differs from *E. lyallpuriensis* and *E. oliveirai* in having distinctly bilaterally barbed dorsal idiosomal setae (vs. dorsal idiosomal setae smooth or weakly barbed in *E. lyallpuriensis* and *E. oliveirai*). The new species differs from *E. floridensis* and *E. microsegni* in having distinctly longer dorsal idiosomal setae, especially *f* (82–86) (vs. *f* 39–56 in *E. floridensis* and *f* 48 in *E. microsegni*). Tarsal chaetotaxy is unknown for *E. depuratus* Tseng 1982, *E. ensifer* Tseng 1982, *E. foliaceus* Tseng 1982, *E. fujianicus* Zhang 1993, and *E. modiolus* (Summers et Price 1961). The new species differs from *E. modiolus* in having fused medially endopodal plates of legs I–II and III–IV (vs. endopodal plates of legs I–II incompletely separated and endopodal plates

of legs III–IV completely separated medially in *E. modiolus*). The new species differs from *E. fujianicus* in having strongly barbed dorsal hysterosomal setae (vs. smooth in *E. fujianicus*) and in the distance between setae *e1* being almost two times longer than the distance between setae *c1* (vs. distances *c1*–*c1* and *e1*–*e1* subequal in *E. fujianicus*). The new species differs from *E. depuratus* in having three setae on genu II (vs. four in *E. depuratus*). The new species differs from *E. ensifer* in the distance between setae *e1* being almost two times longer than distance between setae *c1* (vs. distances *c1*–*c1* and *e1*–*e1* subequal in *E. ensifer*). The new species differs from *E. foliaceus* in having setae *f* distinctly bent distally (vs. not bent in *E. foliaceus*).

E t y m o l o g y. The name of the new species refers to its geographical distribution in the Dominican Republic.

***Eustigmaeus latisetosus* Khaustov et Ermilov sp. n.**
(Figs 15–18; 19c, 19d)

D e s c r i p t i o n. Female. Idiosoma ovate in outline. Length of idiosoma 255 (305), width 225 (245).

Idiosomal dorsum (Figs 15a, 19c). Ocelli present. Idiosoma completely covered by single holodorsal shield

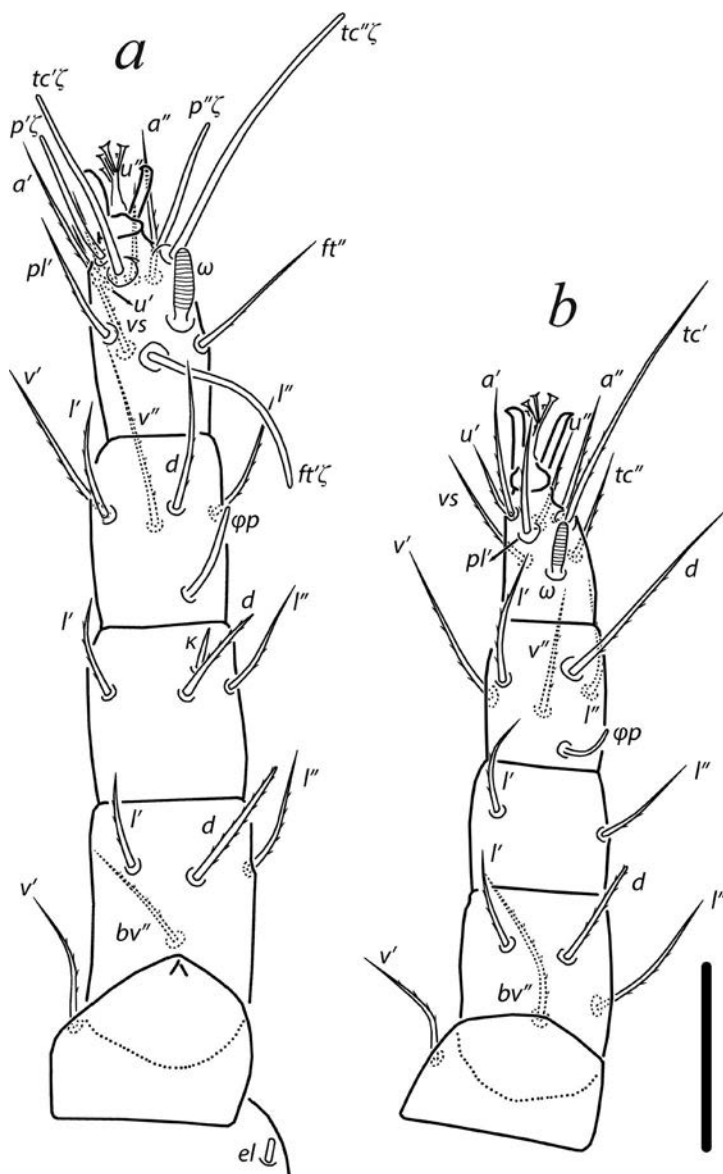


Fig. 9. *Stigmaeus striatus* sp. n., female: a — right leg I, dorsal aspect; b — right leg II, dorsal aspect. Scale bar 20 μ m.

with large irregular in shape dimples and tiny puncta inside dimples (Fig. 19c); holodorsal shield with some transverse striae anteriorly; setae *c1*; subcuticular reticulation not visible. All dorsal setae flattened, recurved, aciculate, slightly foliate, distinctly bilaterally barbed and situated on well-developed protuberances. Major and minor callosities absent. Cupules not evident. Lengths of dorsal setae: *vi* 70 (71), *ve* 72 (75), *sci* 56 (61), *sce* 64 (65), *c1* 60 (63), *c2* 77 (72), *d1* 73 (69), *d2* 68 (69), *e1* 75 (79), *e2* 72 (80), *f* 78 (84), *h1* 48 (52), *h2* 44 (45).

Idiosomal venter (Figs 15b, 19d). Endopodal plates fused medially; posterior endopodal plate striated in

posterior part (Fig. 19d); anterior and posterior endopodal plates without reticulation pattern. Humeral plate subtriangular, with distinct large dimples. All ventral setae pointed; pseudanal setae (*ps1*–*ps3*) weakly barbed, other ventral setae smooth. With one pair of aggenital setae. Aggenital plate smooth and fused with suranal shield. Coxisternal plates I–IV with hardly discernable puncta. Lengths of ventral setae: *1a* 19 (20), *1b* 22 (26), *1c* 16 (18), *2b* 14 (17), *2c* 14 (15), *3a* 16 (23), *3b* 13 (19), *3c* 15 (19), *4a* 19 (21), *4b* 14 (16), *4c* 15 (17), *ag1* 16 (19), *ps1* 17 (20), *ps2* 14 (17), *ps3* 15 (17).

Gnathosoma (Fig. 16). Tibial claw well-developed, subequal in length with palptarsus. Seta *l'* on palpal tibia

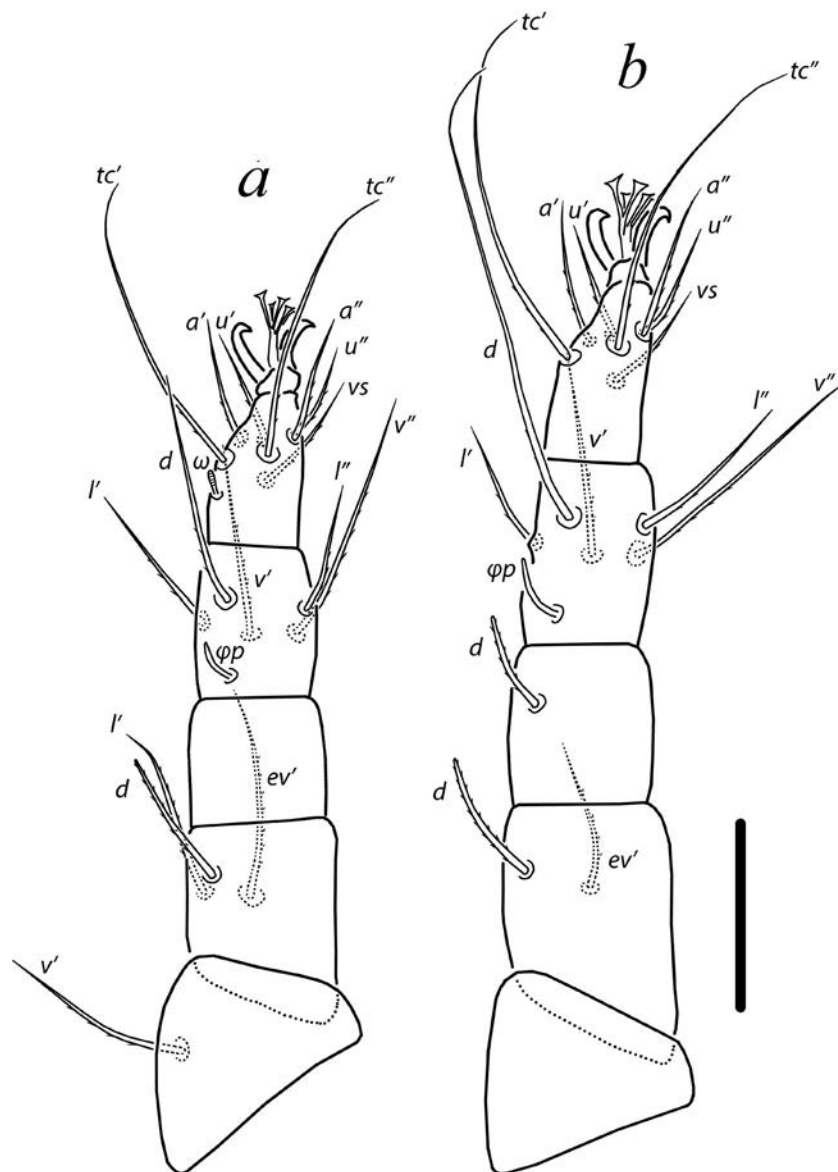


Fig. 10. *Stigmaeus striatus* sp. n., female: a – right leg III, dorsal aspect; b – right leg IV, dorsal aspect. Scale bar 20 μ m.

short, spiniform. Seta *d* of palpfemur weakly blunt-tipped and barbed, other palpal setae of femur, genu and tibia (except *l'Ti*) pointed and barbed; all tarsal setae smooth. Number of setae on palpal segments: Tr 0, Fe 3 (*d*, *l'*, *v''*), Ge 2 (*d*, *l''*), Ti 3 (*d*, *l'*, *l''*), Ta 8(1) (fused eupathidia *ul'*, *ul''*, *sul*, eupathidion *acm*, simple tactile setae *ba*, *bp*, *lp*, and 1 solenidion ω). Palpal supracoxal setae (*ep*) short, needle-like, located dorso-laterally. Rostrum of subcapitulum with distinct lateral lamellae and hardly discernable tiny projections distally; distal part of rostrum V-shaped. All subcapitular setae pointed; setae *n* and *or2* weakly barbed, other subcapitular setae smooth. Basal part of subcapitulum smooth.

Length of subcapitular setae: *m* 19 (23), *n* 19 (21), *or1* 15 (15), *or2* 16 (15). Chelicerae smooth dorsally, length of stylets 37 (38); length of palps 83 (91); length of palpal solenidion ω 6 (6).

Legs (Figs 17, 18). Length of legs: I 145 (165), II 130 (145), III 140 (150), IV 155 (165). Empodial raylets weakly capitate. Leg I (Fig. 17a). Coxae I posterodorsally with needle-like leg supracoxal setae (*el*). Leg setation: Tr 1 (*v'*), Fe 6 (*d*, *l'*, *l''*, *v'*, *v''*, *bv''*), Ge 4 (*d*, *l'*, *l''*, *k*), Ti 5 (2) (*d*, *l'*, *l''*, *v'*, *v''*, ϕ , ϕp), Ta 13 (1) (*p''* ξ , *p''* ξ , *tc''* ξ , *tc''* ξ , *ft''* ξ , *ft''* ξ , *u'*, *u''*, *a'*, *a''*, *pl'*, *pl''*, *vs*, ω). Setae (*p*), (*tc*) and (*ft*) of tarsus eupathid-like. Setae *d*, *l''* of femur, *d*, (*l*) of genu, *d*, (*l*) of tibia distinctly

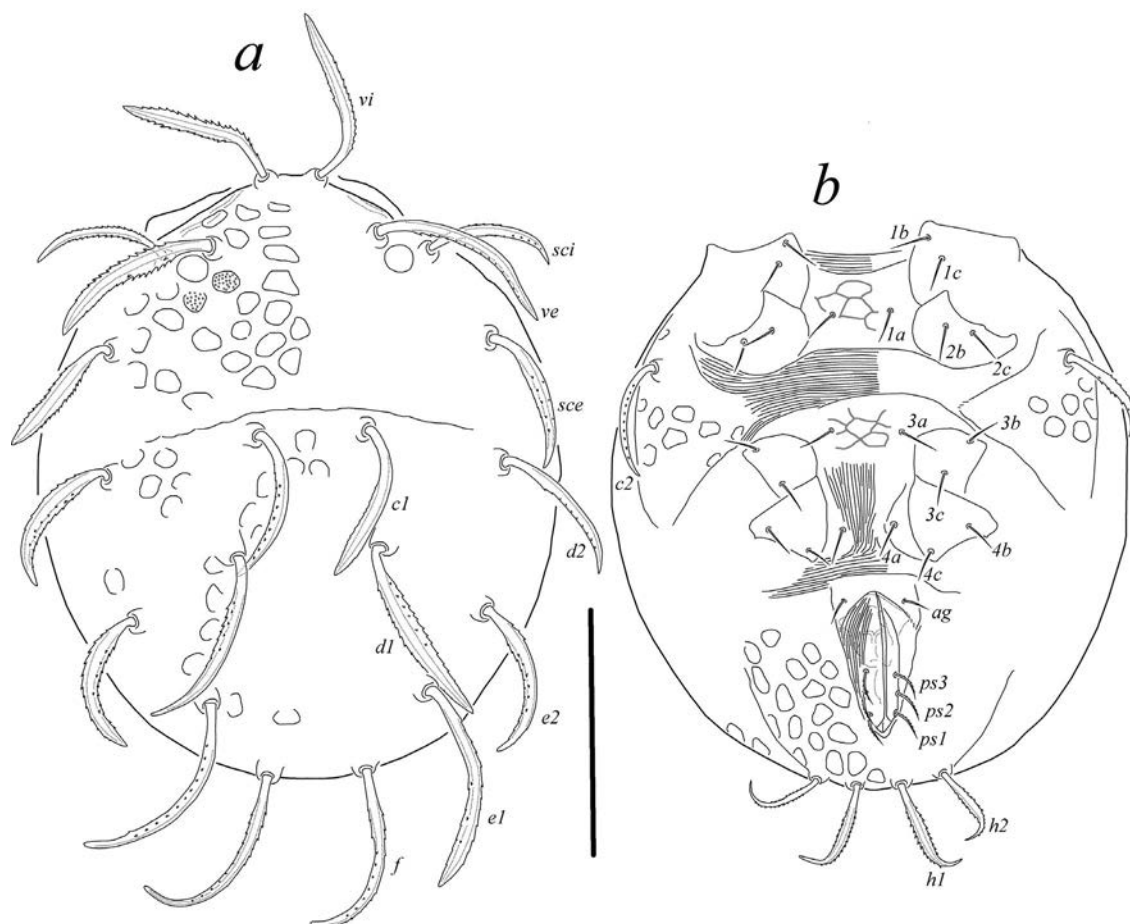


Fig. 11. *Eustigmaeus dominicanensis* sp. n., female: *a* – dorsum of idiosoma; *b* – venter of idiosoma. Scale bar 100 µm.

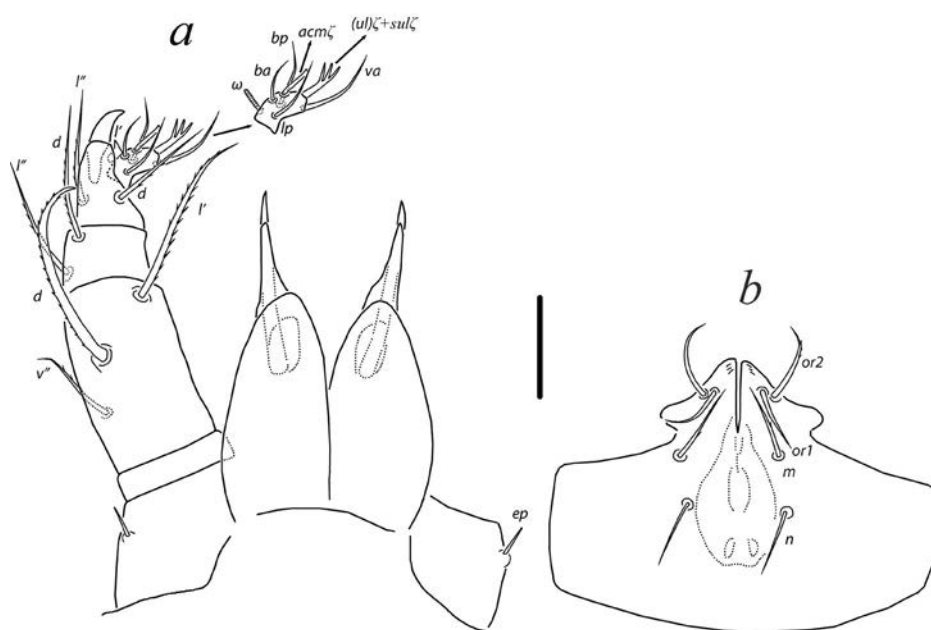


Fig. 12. *Eustigmaeus dominicanensis* sp. n., female: *a* – gnathosoma, dorsal aspect; *b* – subcapitulum. Scale bar 20 µm.

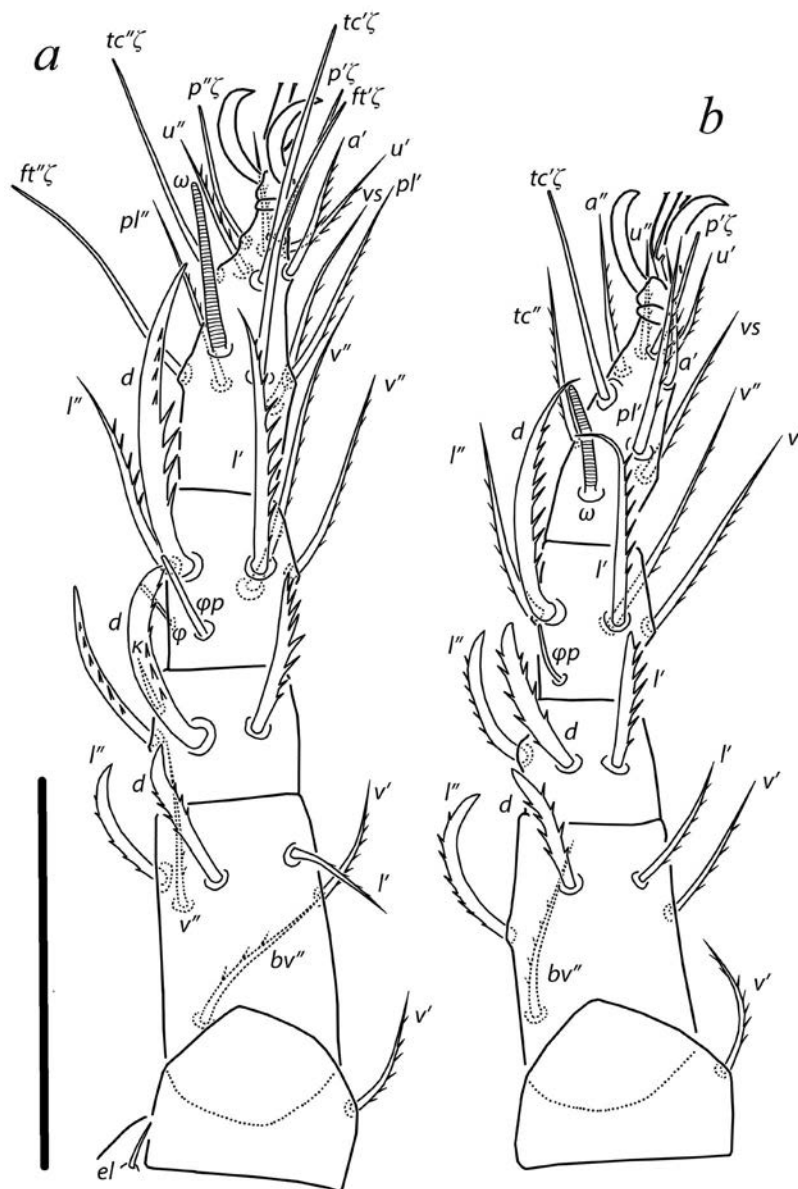


Fig. 13. *Eustigmaeus dominicanensis* sp. n., female: a – left leg I, dorsal aspect; b – left leg II, dorsal aspect. Scale bar 50 μ m.

thickened, flattened, blunt-tipped and strongly barbed; seta *k* 8 (7) blunt-tipped, needle-like; other setae pointed and barbed; solenidion ω 27 (26) digitiform; solenidia ϕ 7 (7) and ϕp 15 (17) baculiform. Leg II (Fig. 17b). Leg setation: Tr 1 (*v'*), Fe 5 (*d*, *l'*, *l''*, *v'*, *bv''*), Ge 3 (*d*, *l'*, *l''*), Ti 5 (1) (*d*, *l'*, *l''*, *v'*, *v''*, ϕp), Ta 8 (1) (*tc'* ξ , *tc''*, *u'*, *u''*, *a'*, *a''*, *pl'*, *vs*, ω). Seta *p'* of tarsus absent; seta *tc'* of tarsus eupathid-like; setae *d*, *l''* of femur, *d*, (*l*) of genu and tibia thickened, flattened, blunt-tipped and strongly barbed; seta *k* of genu absent; other setae pointed and barbed. Solenidion ω 15 (17) digitiform; solenidion ϕp 10 (12) baculiform. Leg III (Fig. 18a). Leg setation: Tr 1 (*v'*), Fe 3 (*d*, *l'*, *ev'*), Ge 1 (*d*), Ti 5 (1) (*d*, *l'*, *l''*, *v'*, *v''*, ϕp), Ta 7 (1) (*tc'*, *tc''*, *u'*, *u''*, *a'*, *a''*, *vs*, ω). Solenidia

ω 6 (7) and ϕp 8 (10) baculiform. Setae *d*, *l'* of femur, *d* of genu, *d*, *l'* of tibia thickened, flattened, blunt-tipped and strongly barbed; other setae pointed and barbed. Leg IV (Fig. 18b). Leg setation: Tr 1 (*v'*), Fe 2 (*d*, *ev'*), Ge 1 (*d*), Ti 5 (1) (*d*, *l'*, *l''*, *v'*, *v''*, ϕp), Ta 7 (*tc'*, *tc''*, *u'*, *u''*, *a'*, *a''*, *vs*). Solenidion ω absent; solenidion ϕp 8 (9) baculiform. Setae *d* of femur and genu, *d*, *l'* of tibia thickened, flattened, blunt-tipped and strongly barbed; other setae pointed and barbed.

Male and immatures unknown.

Type material. Holotype (♀), slide № T-St-016: Dominican Republic, 18°25' N, 68°53' W, La Romana Province, Casa de Campo, vicinities of Altos de

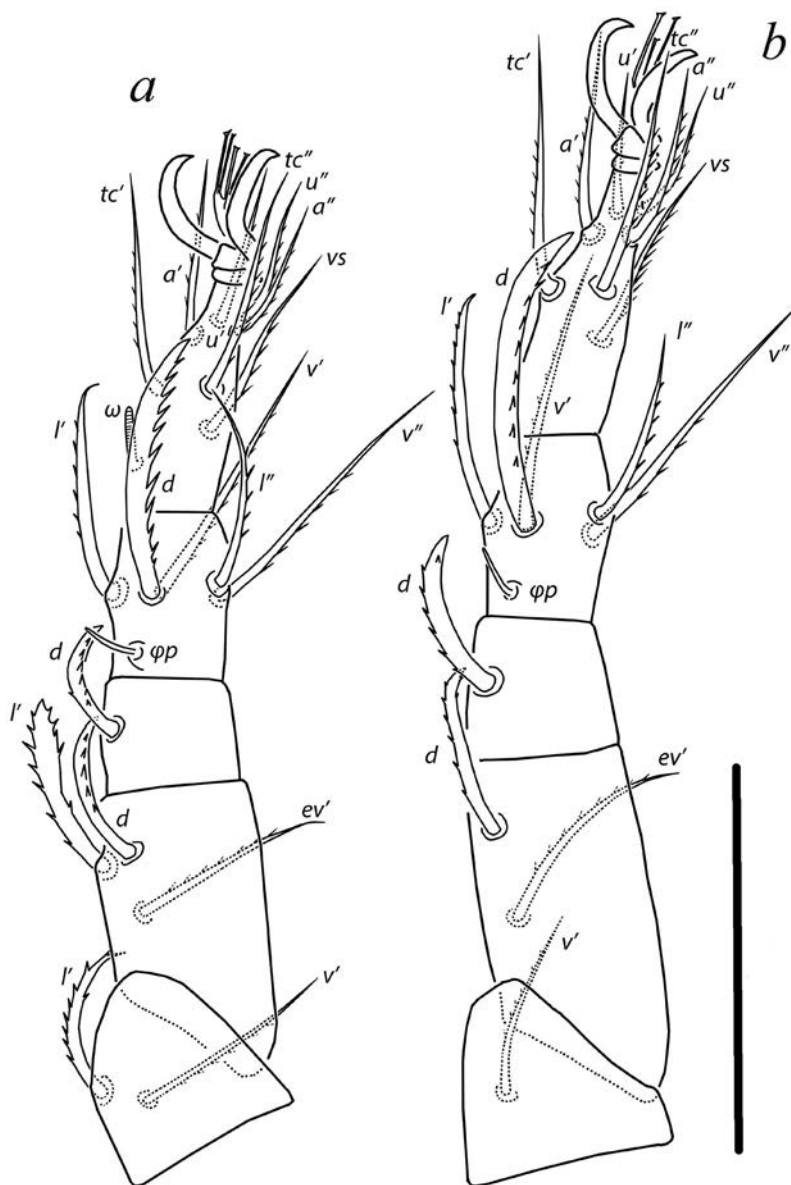


Fig. 14. *Eustigmaeus dominicanensis* sp. n., female: a — right leg III, dorsal aspect; b — right leg IV, dorsal aspect. Scale bar 50 μ m

Chavón, leaf litter under trees and bushes (date and collector unknown; collection of the Tyumen State University Museum of Zoology, Tyumen, Russia); one paratype (♀): Dominican Republic, 18°32' N, 68°22' W, La Altagracia Province, Monkey Land, leaf litter under trees and bushes (date and collector unknown; collection of the Tyumen State University Museum of Zoology, Tyumen, Russia).

Differential diagnosis. The new species belongs to the *segnis* species-group. The new species is most similar to *Eustigmaeus arcuatus* (Chaudhri 1965), *E. brevivestitus* Kaźmierski et Donczyk 2003, *E. chilensis*

(Chaudhri 1965), *E. corticolus* (Wood 1966), *E. crassifolius* Bizarro et Johann 2020, *E. mixtus* (Wood 1966), *E. ornatus* Ueckermann et Smith Meyer 1987, *E. ptilosetus* Fan et Zhang 2005, *E. segnis* (Koch 1836), and *E. simplex* (Wood 1966) in the absence of seta *p'* on tarsus II. The new species differs from *E. corticolus* and *E. ptilosetus* in having five setae on femur II (vs. four setae on femur II in *E. corticolus* and *E. ptilosetus*). The new species differs from *E. crassifolius* in having five setae on each tibiae II–IV (vs. four in *E. crassifolius*). The new species differs from *E. chilensis* in having distinctly bilaterally barbed dorsal idiosomal setae (vs. dorsal idiosomal setae smooth or weakly barbed in *E. chilensis*). The new species differs from *E. brevivestitus*,

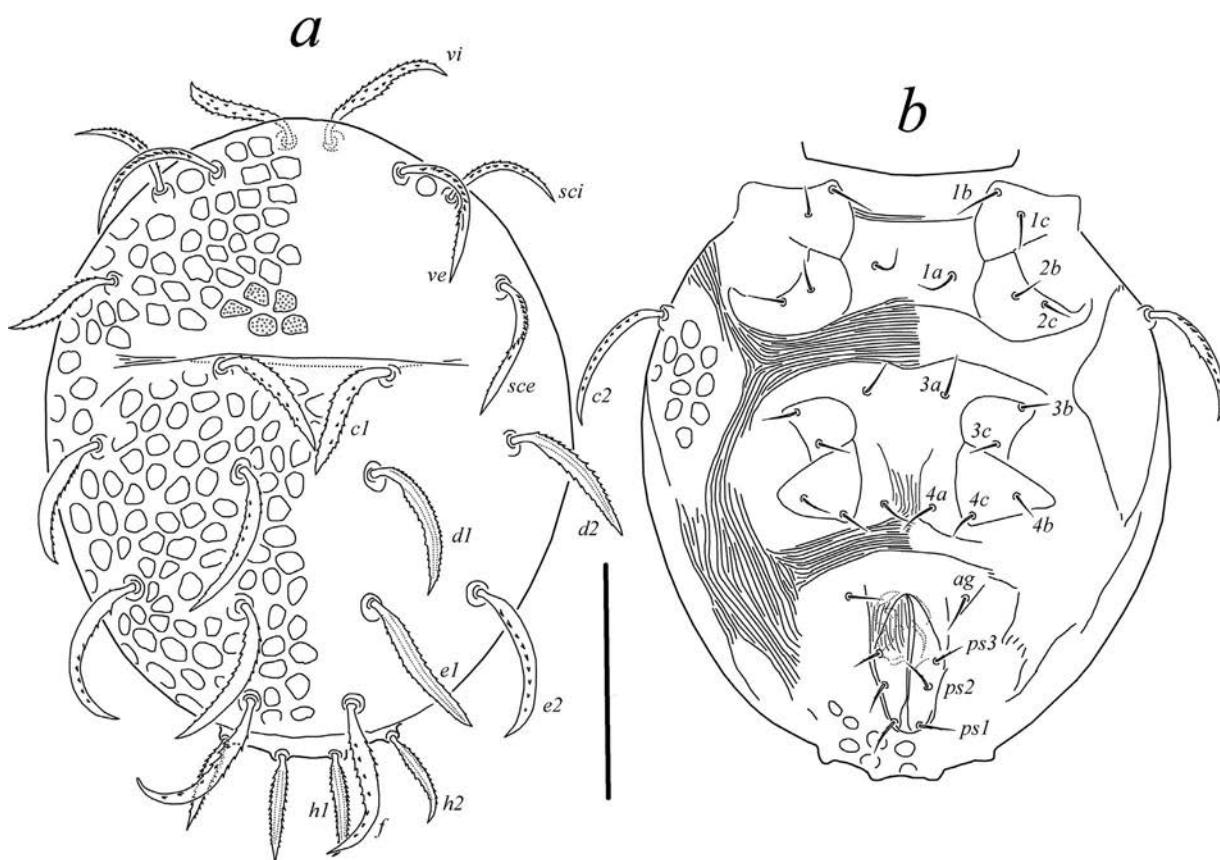


Fig. 15. *Eustigmaeus latisetosus* sp. n., female: *a* – dorsum of idiosoma; *b* – venter of idiosoma. Scale bar 100 μ m.

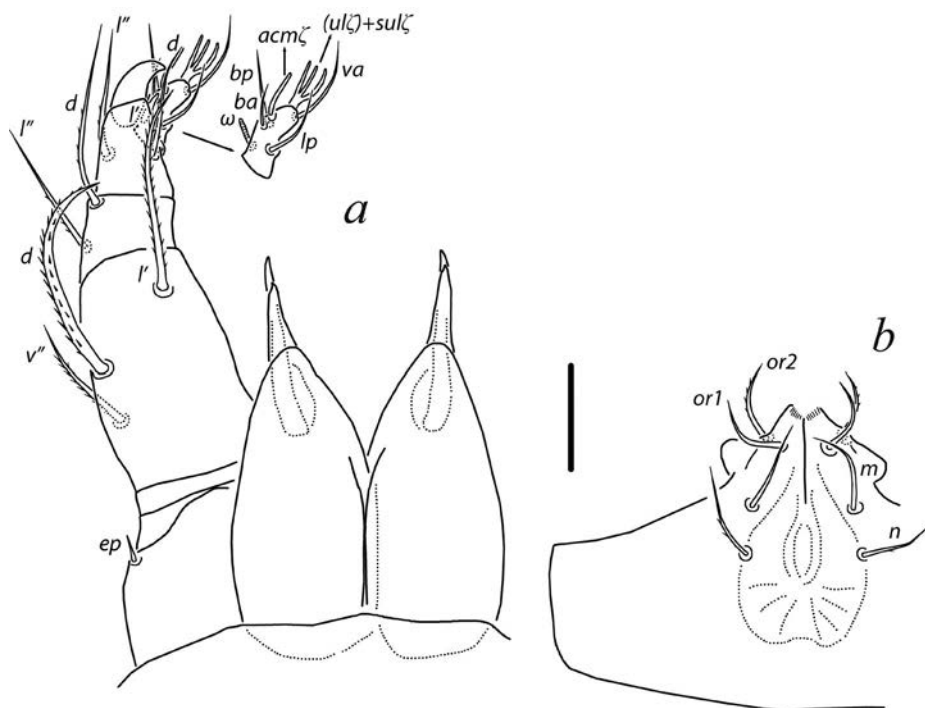


Fig. 16. *Eustigmaeus latisetosus* sp. n., female: *a* – gnathosoma, dorsal aspect; *b* – subcapitulum. Scale bar 20 μ m.

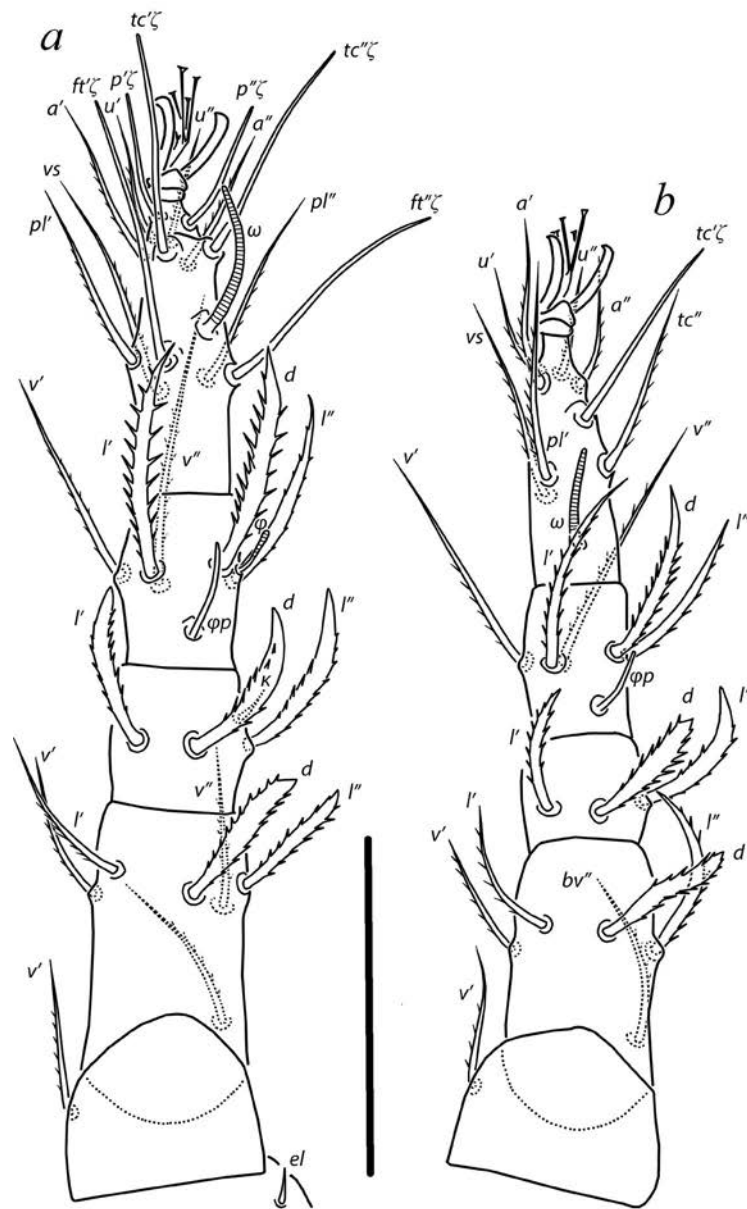


Fig. 17. *Eustigmaeus latisetosus* sp. n., female: a — right leg I, dorsal aspect; b — right leg II, dorsal aspect. Scale bar 50 μ m.

E. mixtus, and *E. ornatus* in having fused medially endopodal plates of legs III and IV (vs. completely separated in *E. brevivestitus*, *E. mixtus*, and *E. ornatus*). The new species differs from *E. simplex* in having striated posteriorly fused endopodal plates of legs III–IV (vs. smooth in *E. simplex*) and much thicker dorsal idiosomal setae. The new species differs from *E. arcuatus* and *E. segnis* in having much thicker dorsal idiosomal setae. Among the species with an undescribed tarsal setation, the new species differs from *E. depuratus* in having three setae on genu II (vs. four in *E. depuratus*). The new species differs from *E. fujianicus* in

having strongly barbed dorsal idiosomal setae (vs. at least central hysterosomal setae smooth in *E. fujianicus*). The new species differs from *E. ensifer* in having much thicker (more foliate) dorsal idiosomal setae (vs. dorsal setae not foliate in *E. ensifer*). The new species differs from *E. foliaceus* in having subequal distances between setae *c1–c1* and *d1–d1* (vs. distance *c1–c1* almost twice shorter than *d1–d1* in *E. foliaceus*).

Etymology. The name of the new species is a combination of Latin words *latus*, meaning *wide*, and *seta*, meaning *bristle*, and refers to wide dorsal idiosomal setae.

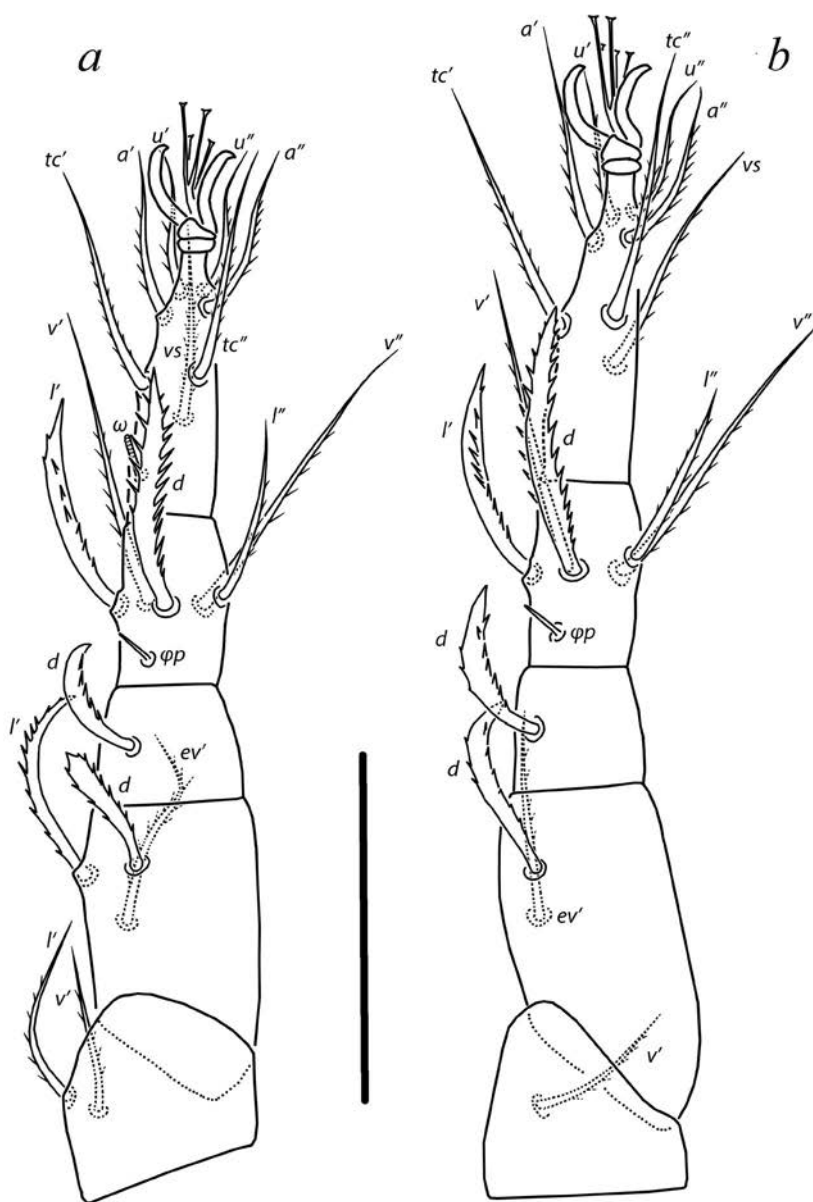


Fig. 18. *Eustigmaeus latisetosus* sp. n., female: a – right leg III, dorsal aspect; b – right leg IV, dorsal aspect. Scale bar 50 μ m.

DISCUSSION

During this study, we found several characters in *Storchia cuneata* that are unusual for the Stigmaeidae family. In the original description of this species (Fan, Chen, 1997), the authors just mentioned the quantity of setae on legs, but did not homologize them. In fact, this species has the maximum known number of tarsal setae among Stigmaeidae. Grandjean (1944) created the setal nomenclature for the family Stigmaeidae based on the early derivative species *Storchia robusta* (= *Apostigmaeus navicella*). He indicated 13-9-7-8 setae on tarsi I–IV in

female (plus one solenidion on each tarsus). In *Storchia cuneata*, the number of tarsal setae in female is 14-10-8-8. The analysis of setal homologies revealed that tarsi I–III have one additional ventral seta. Undoubtedly, it is paired to *vs* seta. A pair of *vs* setae was previously known only on tarsus IV in several *Storchia* species. Grandjean (1944) designated them as *vs'* and *vs''*. We also designated additional setae on tarsi I–III as *vs'* and *vs''*. In some species of the genus *Mediolata*, tarsus II also has 10 setae, but in that case, additional seta *p''* is present (Khaustov, 2022).

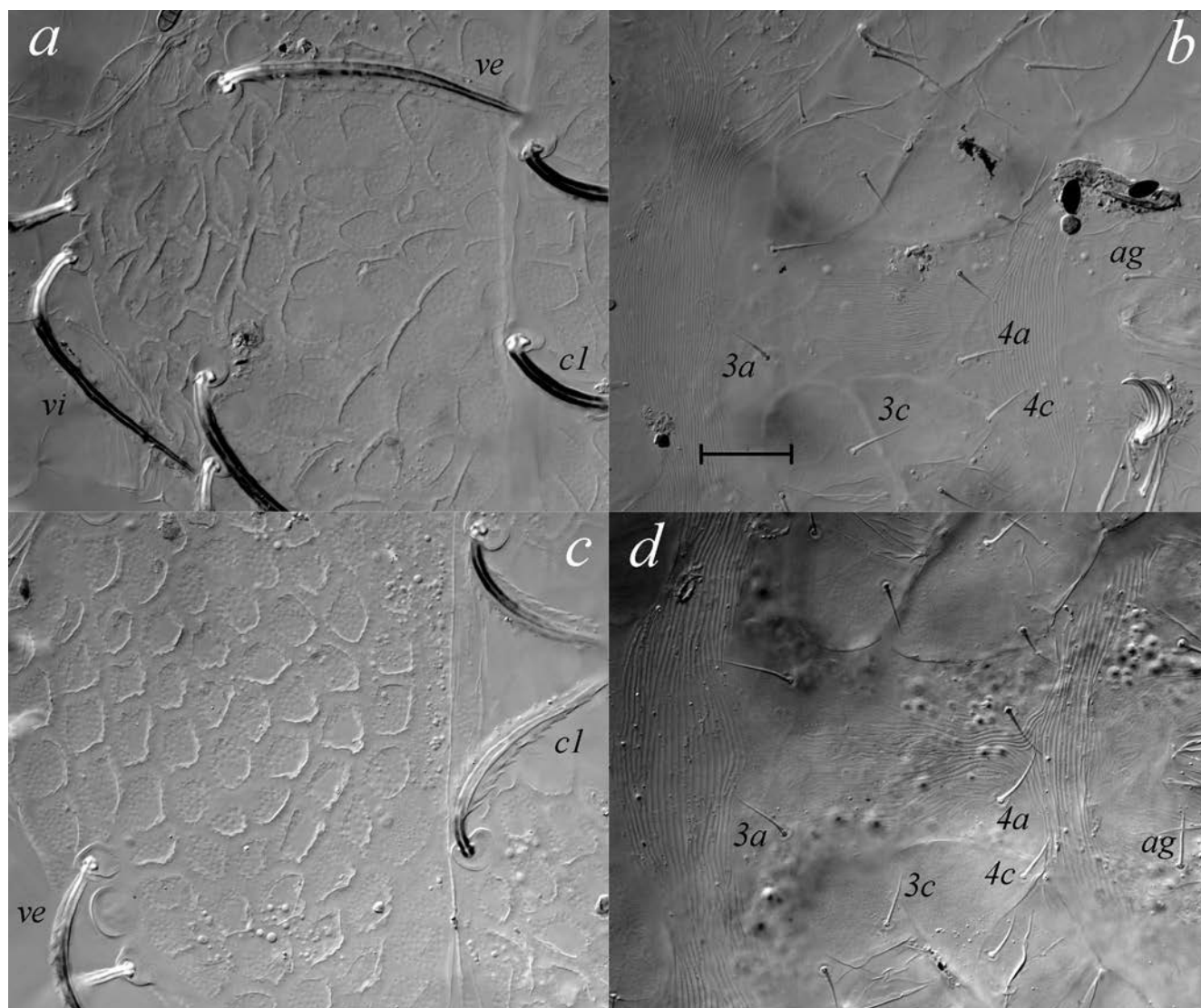


Fig. 19. DIC micrographs of *Eustigmaeus dominicanensis* sp. n. (a, b) and *E. latisetosus* sp. n. (c, d), females: a, c – prodorsum; b, d – posterior endopodal plates. Scale bar 20 μ m.

Another unusual character of *S. cuneata* that is unusual for the family Stigmaeidae is the weakly pubescent eupathidia on tarsi I and II. This character state was not reported in the original description of this species. In all other described species of the family Stigmaeidae, eupathidia on tarsi I and II are smooth. A similar weakly pubescent eupathidia on tarsi I and II were reported in the sister family Barbutiidae (Khaustov, Tolstikov, 2022).

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank two anonymous reviewers for valuable comments and Dr. Denis V. Sharapov (Tyumen State University, Tyumen, Russia) for English language editing.

FUNDING

This research was partially supported by the cooperative agreement No. FEWZ-2021-0004 from the Russian Ministry of Science and Higher Education.

ETHICS APPROVAL AND CONSENT TO PARTICIPATE

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

CONFLICT OF INTEREST

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

REFERENCES

- Berlese A.*, 1910. Acari nuovi. Manipulus V–VI // *Redia*. V. 6. P. 199–234.
- Beron P.*, 2020. Acarorum catalogus VII: Trombidiformes, Prostigmata, Raphignathoidea (Fam. Barbutiidae, Caligonellidae, Camerobiidae, Cryptognathidae, Dasythyreidae, Dytiscacaridae, Eupalopsellidae, Homocaligidae, Mecognathidae, Raphignathidae, Stigmaeidae, Xenocaligonellidae). Sofia: Pensoft, National Museum of Natural History, Sofia, Bulgarian Academy of Sciences. 306 p.
- Fan Q.-H., Chen Y.*, 1997. The genus *Storchia*, with the description of a new species (Acari: Prostigmata: Stigmaeidae) // *Systematic and Applied Acarology*. V. 2. P. 161–166.
- Fan Q.-H., Flechtmann C.H.W., De Moraes G.J.*, 2016. Annotated catalogue of Stigmaeidae (Acari: Prostigmata), with a pictorial key to genera // *Zootaxa*. V. 4176. № 1. P. 1–199.
- Fan Q.-H., Flechtmann C.H.W., De Moraes G.J.*, 2019. Emendations and updates to “Annotated catalogue of Stigmaeidae (Acari: Prostigmata), with a pictorial key to genera” // *Zootaxa*. V. 4647. № 1. P. 88–103.
- Gerson U., Smiley R.L., Ochoa R.*, 2003. Mites (Acari) for pest control // Blackwell Science. P. 1–540 p.
- Grandjean F.*, 1939. Les segments postlarvaires de l’hysterosoma chez les oribates (Acariens) // *Bulletin Societe Zoology France*. V. 64. P. 273–284.
- Grandjean F.*, 1944. Observations sure les Acariens de la famille des Stigmaeidae // *Archives des Sciences Physiques et Naturelles*. V. 26. P. 103–131.
- Grandjean F.*, 1946. Au sujet de l’organe de Clapar’ede, des eupathides multiples et des taenidies mandibulaires chez les Acariens actinochitineux // *Archives des Sciences Physiques et Naturelles*. V. 28. P. 63–87.
- Kethley J.B.*, 1990. Acarina: Prostigmata (Actinedida) // In: D.L. Dindal, editor. *Soil Biology Guide*. New York: Wiley. P. 667–756.
- Khaustov A.A.*, 2022. Review of the *Mediolata* (Acari: Stigmaeidae) of Russia // *Acarina*. V. 30. № 1. P. 29–56.
- Khaustov A.A., Tolstikov A.V.*, 2022. A new species of *Barbutia* (Acari: Barbutiidae) from Cuba // *Acarina*. V. 30. № 1. P. 57–68.

ПЕРВЫЕ НАХОДКИ КЛЕЩЕЙ СЕМЕЙСТВА STIGMAEIDAE (ACARI, PROSTIGMATA) В ДОМИНИКАНСКОЙ РЕСПУБЛИКЕ

А. А. Хаустов*, С. Г. Ермилов**

Тюменский государственный университет, Тюмень, 625003 Россия

*e-mail: alkhaustov@mail.ru

**e-mail: ermilovacari@yandex.ru

Представлены сведения о первых находках клещей семейства Stigmaeidae (Acari, Prostigmata) в Доминиканской Республике. Вид *Storchia cuneata* Fan and Chen 1997 впервые обнаружен в неотропическом регионе и переописан. Описаны три новых вида: *Stigmaeus striatus* Khaustov et Ermilov sp. n., *Eustigmaeus dominicanensis* Khaustov et Ermilov sp. n. и *E. latisetosus* Khaustov et Ermilov sp. n. Обсуждены некоторые необычные морфологические признаки вида *Storchia cuneata*.

Ключевые слова: клещи, Raphignathoidea, *Storchia*, *Stigmaeus*, *Eustigmaeus*, морфология, таксономия

A NEW SPECIES OF *MESIOTELUS* SIMON 1897 (ARANEI, LIOCRANIDAE) FROM THE REPUBLIC OF UZBEKISTAN

© 2024 S. V. Vlasov*, V. E. Efimik**

Perm State University, Perm, 614600 Russia

* e-mail: probel15@yandex.ru

**e-mail: efimik.viktor@mail.ru

Received February 29, 2024

Revised March 22, 2024

Accepted March 28, 2024

A new species of Liocranidae is described and illustrated from Uzbekistan: *Mesiotelus uzbekistanicus* sp. n. (female). An identification key is given to *Mesiotelus* species from Middle Asia and Iran.

Keywords: spider, taxonomy, Middle Asia, Iran, identification key

DOI: 10.31857/S0044513424080037, **EDN:** twryth

The genus *Mesiotelus* includes 20 species and is found from the Canary Islands to China, in the southern part of the Palearctic (WSC, 2024). One species, *Mesiotelus pococki* Caporiacco 1949, is described from Kenya, but its taxonomic validity is questionable (Marusik, Guseinov, 2003). The greatest species diversity of this genus (9 species) is recorded in Southern Europe (Nentwig et al., 2024). Earlier, four *Mesiotelus* species were known from the Middle Asia: *M. kulczynskii* Charitonov 1946, *M. tenuissimus* (L. Koch 1866), *M. zonsteini* Mikhailov 1986 and *M. lubricus* (Simon 1880) (Fig. 1). All representatives of this genus found in Middle Asia live in mountainous and foothill areas (Kharitonov, 1946; Zonstein, 1984; Mikhailov, 1986; Mikhailov, Fet, 1986; Abdurasulova, 2014). The aim of the present work is to describe a new species and provide an identification key for Middle Asia and Iran *Mesiotelus* species.

METHODS

The holotype of new species is deposited in the Zoological Museum of the Moscow State University, Moscow, Russia (ZMMU; curator K.G. Mikhailov). The only specimen of the new species was sampled by handpicking and fixed in 70% ethanol. The measurements are given in millimeters. Lengths of leg segments are measured from their dorsal side. The measurements are given as follows: total length (femur, patella, tibia, metatarsus, tarsus). Abbreviations used in the text: ALE – anterior lateral eye, AME – anterior median eye, PLE – posterior lateral eye, PME – posterior median eye, AER – anterior eye row, PER – posterior eye row, AME-ALE – distance between AME and ALE, AME-AME – distance between AME,

PME-PLE – distance between PME and PLE, PME-PME – distance between PME, d – dorsal, rl – retrolateral, pl – prolateral, v – ventral. The map was compiled using the online mapping software SimpleMapp (Shorthouse, 2010).

Illustrations for the *Mesiotelus* species key are based on drawings or photographs by the following authors: Fig. 3A, 3G, 3H after Mikhailov, Fet (1986); Fig. 3B after Bosmans, El-Hennawy (2018); Fig. 3C, 3K, 3L after Fu et al. (2009); Fig. 3D, 3E after Zamani, Marusik (2021); Fig. 3F, 3O after Zamani, Marusik (2021a); Fig. 3I, 3J, 3P after Zamani et al. (2024); Fig. 3M after Zamani et al. (2022); Fig. 3N after Zamani et al. (2023); Fig. 3Q after Coşar et al. (2023); Fig. 3R after Bosmans, El-Hennawy (2018).

TAXONOMY

Mesiotelus uzbekistanicus Vlasov et Efimik sp. n.

(Fig. 2)

Material. Holotype, ♀, Uzbekistan, Tashkent Region, Bostanlik District, the Kungurbuka ridge (41°59'75"N, 69°94'26"E), mountain open woodlands, 1450 m a.s.l., 16.03.2023, S.V. Vlasov.

Diagnosis. The female of the new species is most similar to those of *M. deltshevi* Naumova 2020 described from Albania and Turkey (Naumova, 2020) and *M. lubricus* (Simon 1880) described from China (Simon, 1880; Fu et al., 2009). Epigyne of the new species differs from *M. deltshevi* by parallel lateral margins of epigyne fovea and closely spaced spermathecae. It differs also by the size of the anterior hood which is smaller

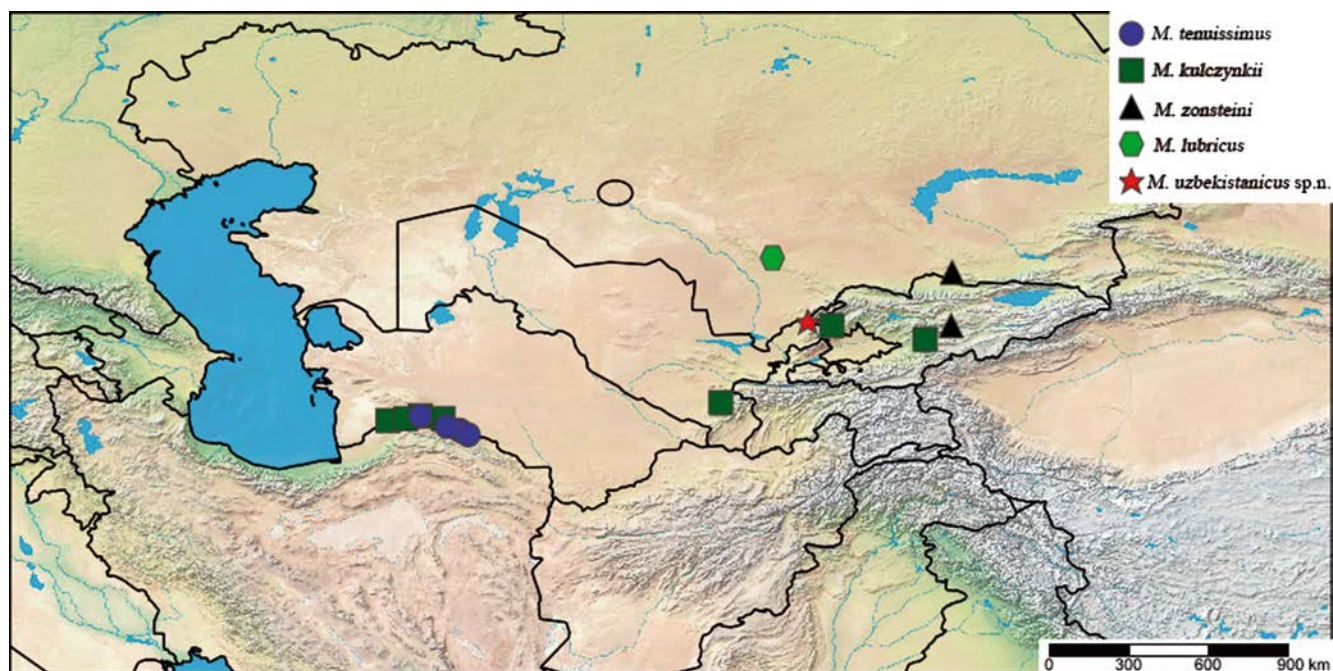


Fig. 1. The places of find of *Mesiotelus* species in Middle Asia.

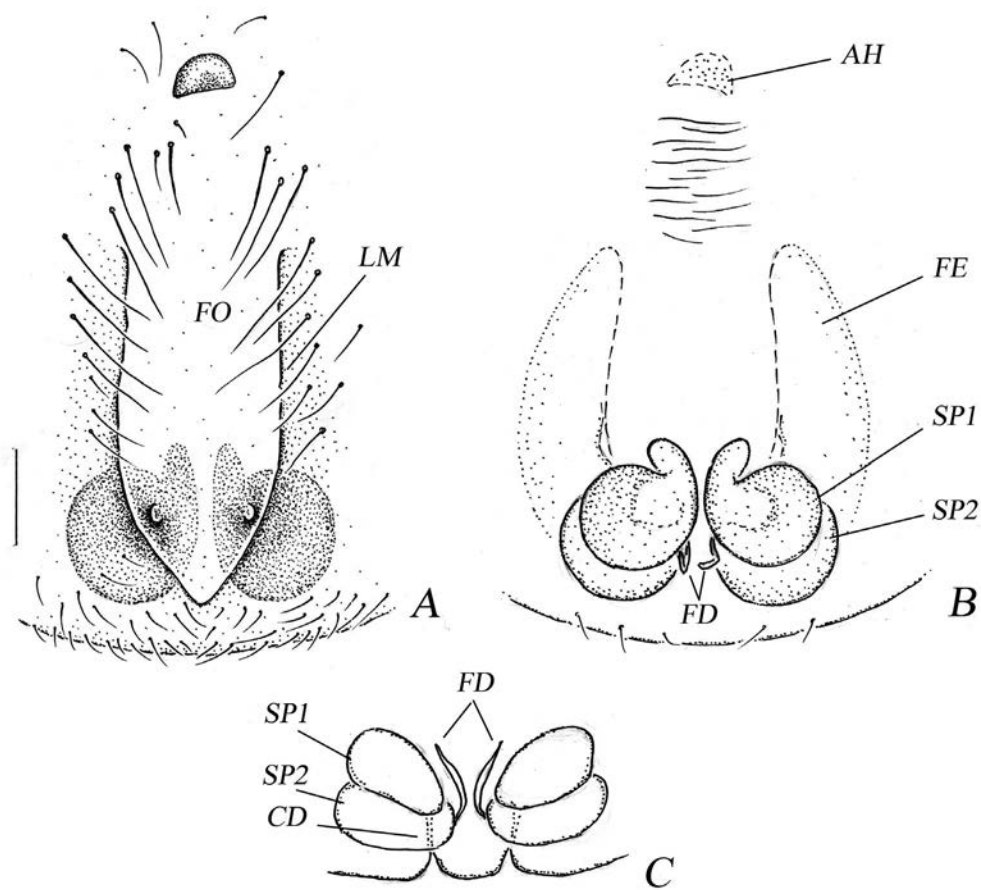


Fig. 2. Epigyne of *Mesiotelus uzbekistanicus* sp. n., ventral (A), dorsal (B) and behind (C) views: AH – anterior hood, CD – copulatory duct, FD – fertilization duct, FE – fenestra, FO – fovea, LM – lateral margins of fovea, SP1 – spermathecal without fertilization duct, SP2 – spermathecal with fertilization duct.

in *M. deltshevi*. New species can be differentiated from *M. lubricus* in the long lateral margins of epigyne fovea.

Description. Holotype female. Measurements. Total length 4.48. Carapace 1.73 long, 1.33 wide; width/length ratio 0.77. Clypeal height 0.05. Chelicera 0.73 long. Abdomen 2.75 long, 1.75 width. Coloration: carapace light yellow; chelicerae light brown, labium and endites light brown, with distal-apical light yellow swellings; legs light yellow. Abdomen grey, without a pattern. Eyes field light brown. Medial eyes field trapezoidal: length 0.21–0.27, width 0.29. Eye sizes and measurements: AME0.07, ALE0.11, PLE0.11, PME0.08, AER width 0.43, PER width 0.57. Eyes of the anterior row are slightly separated from each other: ALE-AME0.01, AME-AME0.01. Eyes of the posterior row are separated from each other: PLE-PME0.04, PME-PME0.10. Posterior medial eyes light. Leg measurements (II, IV absent): I 5.53 (1.63, 2.05, 1.10, 0.75), III 4.40 (1.30, 1.50, 0.93, 0.68). Leg spination: Femur I d1–0–2; III d1–0–1, pl and rl 0–0–1. Tibia I v 2–2–0, and many smaller, in dense rows; III pl and rl 1–1–0, v 2–2–2, and many smaller, in dense rows. Metatarsus I v 2–0–0, and many smaller, in dense rows; III pl and rl 1–0–2, v 2–2–3, and many smaller, in dense rows. Tarsus with hairs protruding in all directions. The epigyne is elongated, the lateral margins of epigyne fovea are parallel, only in the posterior part they merge with each other, forming the letter “V” (Fig. 2A). In the anterior part there is a small sclerotized anterior hood. The spermathecae consists of two parts: dorsally (Sp1) without fertilization duct and ventrally (Sp2) with fertilization duct (Fig. 2B, 2C). Sp1 is bean-shaped, has a narrow and a wide part. Sp2 roundish.

Male: Unknown

Etymology. This species is named after the country where was collected the holotype.

IDENTIFICATION KEY TO MIDDLE ASIA AND IRAN *MESIOTELUS* SPECIES

M. patricki female unknown, and *M. iranicus*, *M. uz-bekistanicus* sp. n. males unknown.

- 1 Male..... 2
 - Female..... 8
- 2 Tibial apophysis directed along the palp, straight (Fig. 3A, 3C, 3E) 3
 - Tibial apophysis directed away from the palp (Fig. 3G, 3J) 7
- 3 Tibia short, its length without tibial apophysis clearly less than the length of the cymbium. Tegular and median apophysis small (Fig. 3A).....
 -*kulczyiskii* Charitonov 1946
 - Tibia longer, its length without tibial apophysis equal to or greater than the length of the cymbium. Tegular and median apophysis larger 4
- 4 Tibia length without tibial apophysis about equal to the length of cymbium. Cymbium tip 5 times shorter

than cymbium length. Tegular apophysis with two tips (Fig. 3B)*tenuissimus* (L. Koch 1866)

- Tibia length without tibial apophysis greater than the length of the cymbium. Cymbium tip 3–4 times shorter than cymbium length 5

- 5 Tegular apophysis with one tip, its basal part swollen (Fig. 3C). Tibia with dorsal apophysis (Fig. 3K) *lubricus* (Simon 1880)

- Tegular apophysis with two tips. Tibia without dorsal apophysis..... 6

- 6 Median apophysis claw-shaped, gradually expanding towards its base. Subtegulum not extended over the tegulum (Fig. 3D) *patricki* Zamani & Marusik 2021

- Median apophysis different, with a sharply widened base. Subtegulum extended posteriorly over the tegulum (Fig. 3F) ...*caucasicus* Zamani & Marusik 2021

- 7 The length of tibia is 2.5 times its diameter. Retrolateral apophysis at the top is sharp (Fig. 3H). Bulbus at an acute angle to the longitudinal axis of cymbium. Tegular apophysis at 9 o'clock position (Fig. 3G).*zonsteini* Mikhailov 1986

- The length of tibia is 4 times its diameter. Retrolateral apophysis at the top is expanded (Fig. 3I). Longitudinal axis of bulbus coincides with that cymbium. Tegular apophysis at 12 o'clock position (Fig. 3J).*khorsanicus* Zamani & Marusik 2024

- 8 Fovea long, distance between the anterior hood and the posterior edge of the epigyne no less than 1.5 times longer than the widest distance between the lateral margins of the fovea9

- Fovea shorter, distance between the anterior hood and the posterior edge of the epigyne approximately equal to the widest distance between the lateral margins of the fovea.....13

- 9 Lateral margins of fovea parallel (Fig. 2A, 3L)....10
 - Lateral margins of fovea diverging to the sides (Fig. 3M–3R).....11

- 10 Lateral margins length exceed the distance between them by 2 times (Fig. 2A, 2B).....
 -*uzbekistanicus* sp. n.

- Lateral margins length almost equal to the distance between them (Fig. 3L) *lubricus* (Simon 1880)

- 11 Cephalothorax orange-yellow with a gray marginal line; 4 pairs of radial and a pair of curved lines diverge from the posterolateral eyes back and to the sides. Abdomen gray with white dots. Epigyne as in Fig. 3M.....*kulczyiskii* Charitonov 1946

- Carapace, sternum, chelicerae, maxillae and labium light brown, without any pattern.....12

- 12 Epigyne fenestra large and clearly defined. SP1 do not touch, directed along the medial line (Fig. 3N) *iranicus* Zamani & Marusik 2023

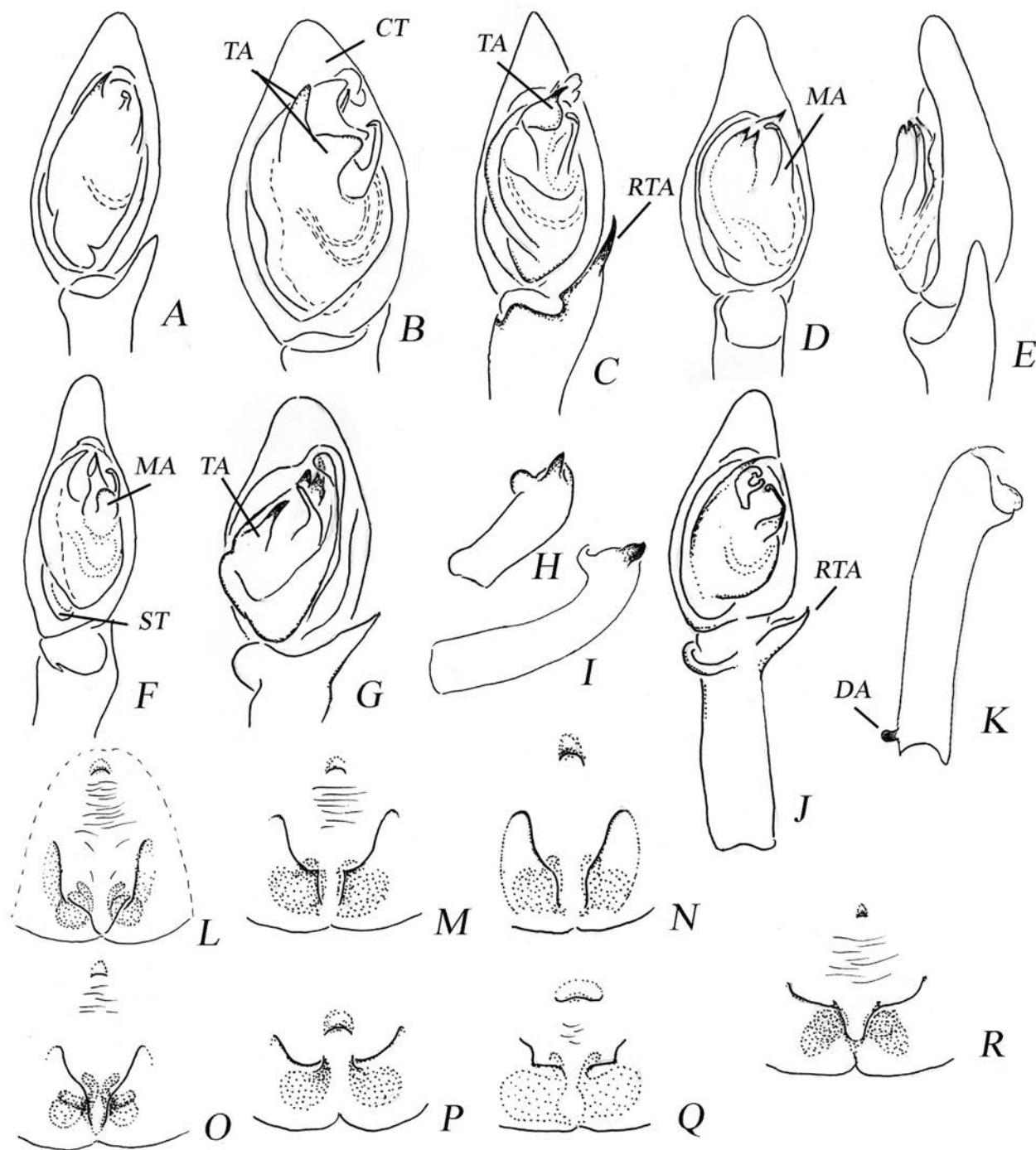


Fig. 3. Copulatory organs: *A, M*—*M. kulczynskii* Charitonov 1946; *B, R*—*M. tenuissimus* (L. Koch 1866); *C, K–L*—*M. lubricus* (Simon 1880); *D–E*—*M. patricki* Zamani et Marusik 2021; *F, O*—*M. caucasicus* Zamani et Marusik 2021; *G–H, Q*—*M. zonsteini* Mikhailov 1986; *I–J, P*—*M. khorasanicus* Zamani et Marusik 2024; *N*—*M. iranicus* Zamani et Marusik 2023. *CT*—cymbium tip, *DA*—dorsal apophysis, *MA*—median apophysis, *RTA*—retrolateral tibial apophysis, *TA*—tegular apophysis, *ST*—subtegulum.

- Epigyne fenestra less pronounced. SP1 touch, but diverge from each other (Fig. 3O).....
.....*caucasicus* Zamani & Marusik 2021
- 13 Posterior lateral margins of fovea are smoothly curved, diverging to the sides (Fig. 3P).....
.....*khorsanicus* Zamani & Marusik 2024
- Posterior-lateral margins of fovea noticeably curved with an outer corner (Fig. 3Q, 3R)14
- 14 Anterior hood large, its width not less than half the width of the fovea. Spermatheca extend beyond the lateral margins of the fovea (Fig. 3Q)
.....*zonsteini* Mikhailov 1986
- Anterior hood smaller, its width is much smaller than half the width of the fovea. Spermatheca not extend beyond the lateral margins of the fovea (Fig. 3R)
.....*tenuissimus* (L. Koch 1866)

ACKNOWLEDGMENTS

Cordial thanks to S.L. Esyunin (Perm State University) for the helpful recommendations and comments on an earlier draft of the manuscript. We appreciate to S.L. Zonshtein (Tel-Aviv University) for his help in finding rare literary sources. Special thanks to K.G. Mikhailov (ZMMU) for providing valuable advice during the preparation of this article.

FUNDING

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

ETHICAL APPROVAL AND CONSENT TO PARTICIPATE

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

CONFLICT OF INTEREST

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

REFERENCES

- Abdurasulova L.S.*, 2014. (State of study research of fauna invertebrate animals from conservancy area of Karatau) // *Uspekhi formirovaniya i funktsionirovaniya seti osobo okhranyayemykh prirodnykh territoriy i izucheniye biologicheskogo raznoobraziya: materialy mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferentsii*. Kostanay. P. 90–93. (in Russian).
- Bosmans R., El-Hennawy H.K.*, 2018. *Mesiotelus alexandrinus* (Simon, 1880) is a junior synonym of *Mesiotelus tenuissimus* (L. Koch, 1866) (Araneae: Liocranidae) // *Serket*. V. 16. № 2. P. 100–104.
- Coşar İ., Danişman T., Erdek M.*, 2023. The genus *Mesiotelus* Simon, 1897 (Araneae: Liocranidae) in Turkey // *Caucasian Entomological Bulletin*. V. 19. № 1. P. 9–13.
- Fu J. Y., Zhang F., Zhu M. S.*, 2009. Redescription of a little-known spider species, *Mesiotelus lubricus* (Simon, 1880) (Aranei: Liocranidae) from China // *Arthropoda Selecta*. V. 17. № 3. P. 169–173.
- Kharitonov D. E.*, 1946. (New forms of spiders of the USSR) // *Izvestiya Estedvenno-Nauchnogo Instituta pri Molotovskom Gosudarstvennom Universitete imeni M. Gor'kogo*. № 12. P. 19–32. (in Russian).
- Marusik Yu. M., Guseinov E. F.*, 2003. Spiders (Arachnida: Aranei) of Azerbaijan. 1. New family and genus records // *Arthropoda Selecta*. V. 12. № 1. P. 29–46.
- Mikhailov K. G.*, 1986. New species of spiders from the families Clubionidae and Liocranidae from the middle Asia and the Caucasus // *Zoologicheskii Zhurnal*. V. 65. P. 798–802. (in Russian).
- Mikhailov K. G., Fet V. Y.*, 1986. (Contribution to the spider fauna (Aranei) of Turkmenia. I. Families Anyphaenidae, Sparassidae, Zoridae, Clubionidae, Micariidae, Oxyopidae) // *Sbornik Trudov Zoologicheskogo Muzeia MGU. Moscow State University*. V. 24. P. 168–186. (in Russian).
- Naumova M.*, 2020. Descriptions of two new spider species, with new data on the Albanian arachnofauna (Arachnida: Araneae, Opiliones, Pseudoscorpiones and Scorpiones) // *Acta Zoologica Bulgaria*. V. 72. № 1. P. 3–12.
- Nentwig W., Blick T., Bosmans R., Gloor D., Hänggi A., Kropf C.*, 2024. Spiders of Europe. Version 03.2024. Online at <https://www.araneae.nmbe.ch>, accessed on 21 march 2024. <https://doi.org/10.24436/1>
- Shorthouse D. P.*, 2010. SimpleMapp, an online tool to produce publication-quality point maps. Retrieved from: <http://www.simplermap.net>, accessed 3 February 2024
- Simon E.*, 1880. Etudes arachnologiques. 11e Mémoire. XVII. Arachnides recueilles aux environs de Pékin par M.V. Collin de Plancy // *Annales de la Société Entomologique de France*. V. 10. P. 97–128.
- WSC, 2024. World Spider Catalog. Version 25.0. Natural History Museum Bern, online at <http://wsc.nmbe.ch>, accessed on 28 January 2024. doi: 10.24436/2
- Zamani A., Marusik Y. M.*, 2021. A new genus and ten new species of spiders (Arachnida, Araneae) from Iran // *ZooKeys*. V. 1054. P. 95–126.
- Zamani A., Marusik Y. M.*, 2021a. Two new species of Liocranidae (Arachnida: Aranei) from the Caucasus and northern Iran // *Arthropoda Selecta*. V. 30. № 4. P. 557–564.

- Zamani A., Nadolny A.A., Dolejš P., 2022. New data on the spider fauna of Iran (Arachnida: Araneae), part X // *Arachnology*. V. 19. № 2. P. 551–573.
- Zamani A., Darvishnia H., Marusik Y.M., 2023. New data on cave spiders (Arachnida: Araneae) of Iran, with new species and records // *Zootaxa*. V. 5361. № 3. P. 345–366.
- Zamani A., Esyunin S.L., Mikhailov K.G., Marusik Y.M., 2024. New data on the spider fauna of Iran (Arachnida: Araneae), part XI // *Journal of Insect Biodiversity and Systematics*. V. 10. № 2. P. 285–309.
- Zonstein S.L., 1984. (To the fauna and ecology of spiders (Aranei) of the lower strata of walnut-fruit forests of southern Kirghizia) // *Entomologicheskie issledovaniya v Kirgizii*. Frunze: Ilim. V. 17. P. 144–151. (in Russ.).

НОВЫЙ ВИД *MESIOTELUS* SIMON 1897 (ARANEI, LIOCRANIDAE) ИЗ РЕСПУБЛИКИ УЗБЕКИСТАН

С. В. Власов*, В. Е. Ефимик**

Пермский государственный университет, ул. Букирева 15, Пермь, 614600 Россия

* e-mail: probel15@yandex.ru

**e-mail: efimik.viktor@mail.ru

Описан и проиллюстрирован новый вид пауков из семейства Liocranidae – *Mesiotelus uzbekistanicus* sp. n. (самец) из Республики Узбекистан. Приведен определительный ключ для видов рода *Mesiotelus* из Средней Азии и Ирана.

Ключевые слова: паук, таксономия, Средняя Азия, Иран, определительный ключ

УДК 595.444(470.56)

TWO NEW SPIDER SPECIES (ARANEI) FROM THE CIS-URALS STEPPE, RUSSIA

©2024 S. L. Esysunin *, S. V. Vlasov **, A. L. Ustinova ***

Perm State University, Perm, 614068 Russia

* e-mail: eyusnin@mail.ru

** e-mail: probel15@yandex.ru

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

Received March 15.2024

Revised April 10.2024

Accepted April 11.2024

Based on male material collected from the Cis-Urals steppe, two new species, are diagnosed, described and illustrated: *Drassyllus borlynensis* sp. n. and *Walckenaeria danismani* sp. n. A map showing the collecting localities are provided for *Walckenaeria danismani* sp. n. *Drassyllus borlynensis* sp. n. differs from the most similar *D. praeficus* (L. Koch 1866) and *D. villicoides* (Giltay 1932) in the smaller size, body colouration and the conformation of the male palp. *Walckenaeria danismani* sp. n. belongs to the subgenus *Prosopotheca* Simon 1884, where it appears to be most similar to *W. baborensis* Bosmans 1993, yet differing in the shape of the embolus.

Keywords: taxonomy, map, southern Urals, Gnaphosidae, Linyphiidae

DOI: 10.31857/S0044513424080048, **EDN:** twkiaj

Over the last two decades, the spider fauna of the Cis-Urals steppe has been the subject of intensive taxonomic and faunistic studies (Esysunin et al., 1999, 2007, 2019, 2023; Esysunin, Tuneva, 2002, 2020; Tuneva, Esysunin, 2002, 2003; Esysunin, Vlasov, 2021; Vlasov, 2022). As a result of these studies, 14 spider species belonging to six families have been described (Esysunin, Tuneva, 2002, 2020; Tuneva, Esysunin, 2002, 2003; Esysunin, Sozontov, 2016; Esysunin, Efimik, 2022; Esysunin et al., 2023a). Yet, two more new species of Gnaphosidae and Linyphiidae have been discovered in new materials collected during a short 2021 expedition to the Orenburg Reserve. The aim of the present paper is to diagnose and describe both new species.

The spiders reported in this paper were collected by the first author during his fieldtrip to the Burtinskaya steppe site of the Orenburg State Nature Reserve in May 2021. The types are deposited in the Zoological Museum of the Moscow State University, Moscow, Russia (ZMMU; curator K.G. Mikhailov) and the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia (ZISP, curator D.V. Logunov). Stacks of colour images were manually generated using an Olympus OMD EM-10 digital camera, with a Panasonic Lumix H-H025 25 mm f/1.7 lens mounted on a Zeiss microscope. Digital images were prepared by means of the Photoshop CS6 image stacking software. SEM micrographs were made by means of

Hitachi TM3000 SEM microscope with back-scattered electrons at the Perm State University. The distribution maps were generated using the online mapping software SimpleMappr (Shorthouse, 2010). The terminology of palp morphology follows Senglet (2004) for *Drassyllus* Chamberlin 1922 and Merrett (1963), with additions according to Bosmans and De Smet (1993) for *Walckenaeria* Blackwall 1833. The chaetotaxy system for Linyphiidae follows Tanasevitch (2011) and is given as follows: dorsal–prolateral–retrolateral–ventral (a variation, if any). Abbreviations used in the text: AER – anterior row of eyes; ALE – anterior lateral eye, AME – anterior median eye, PER – posterior row of eyes; PLE – posterior lateral eye, PME – posterior median eye. In the following descriptions, leg podomeres are abbreviated as follows: Fm – femur, Pt – patella, Tb – tibia, Mt – metatarsus, Tr – tarsus; leg spination: a – apical, d – dorsal, pl and rl – pro- and retrolateral, v – ventral. The sequence of leg segment measurements is as follows: total length (Fm, Pt, Tb, Mt, Tr). All measurements are in millimeters.

Drassyllus borlynensis Esysunin,
Vlasov et Ustinova sp. n.

(Figs 1A–1D, 2B–1E)

Material. Holotype, ♂ (ZMMU), Russia, Orenburg Region, Belyaevskiy District, Burtinskaya steppe site of Orenburg State Nature Reserve

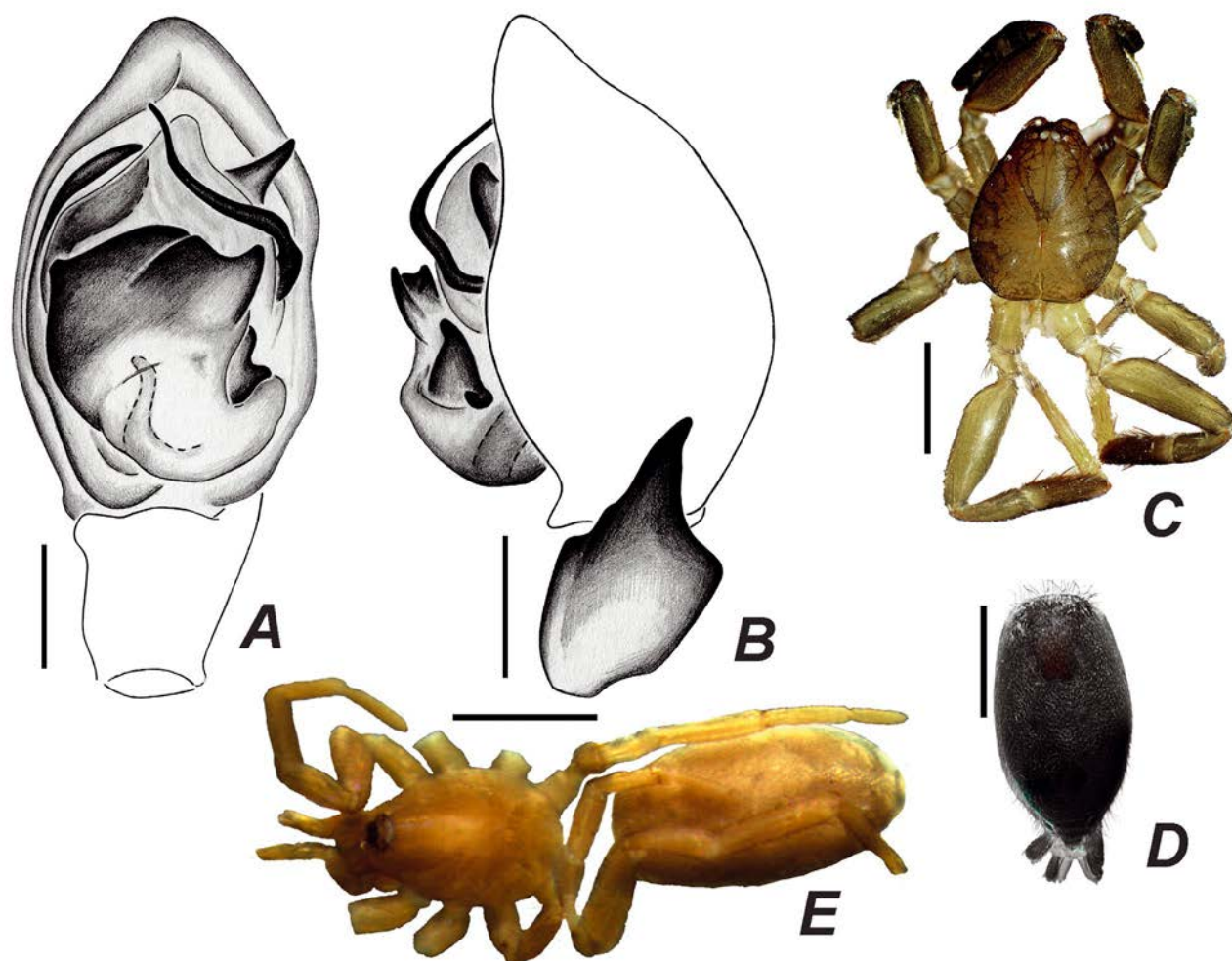


Fig. 1. Palp and body of *Drassyllus borlynensis* sp. n. (A–D) and *D. fragilis* Ponomarev 2008 (E; holotype from Atyrau Region of Kazakhstan): A, B – right palp, ventral and lateral views, respectively; C, D – carapace and abdomen, dorsal views; E – body, dorsal view. Scale bars, mm: A, B – 0.1, C–E – 1.0.

(51°13'33"N, 56°04'28"E), stony saline land, pitfall-traps, 30.04–09.05.2021, S.L. Esyunin.

Diagnosis. In having the pointed tip of the terminal apophysis and the embolus slightly curved terminally, *Drassyllus borlynensis* sp. n. is most similar to *D. praeficus* (L. Koch 1866) and *D. villicoides* (Giltay 1932), but can be distinguished from both by the almost straight retrolateral tibial apophysis (vs. retrolateral tibial apophysis bent dorsad: slightly in *D. praeficus* (Fig. 2F) and strongly in *D. villicoides* (Senglet, 2012: fig. 15)), and yellow-brown carapace (vs. dark brown in *D. praeficus* and *D. villicoides*). Besides, the new species is notably smaller; its total length – 3.7, compared to 5.0–6.7 in *D. praeficus* (Nentwig et al., 2024) and 5.0 in *D. villicoides* (Senglet, 2012).

Description. Holotype male. Small; total length 3.7. Carapace yellow-brown, 1.6 long, 1.3 wide (Fig. 1C). Chelicerae brown. Labium and maxillae brown, with white tips. Sternum dark brown. Legs dark brown except for yellow tarsi and metatarsi (Fig. 1C). Clypeal height 0.05. Chelicera 0.40 long. Abdomen black, 2.1 long, 1.2 wide. Scutum trapezoid covering one third of abdominal dorsum (Fig. 1D). Eye sizes and interdistances: AER0.29, PER0.36, AME0.04, ALE (oval) 0.07×0.08, PLE (oval) 0.06×0.07, PME (oval) 0.08×0.07; eyes field trapezoid: length 0.17, width 0.14 anteriorly and 0.20 posteriorly; ALE-AME0.01, AME-AME0.04, PLE-PME0.03, PME-PME0.03. All eyes light. Leg formula IV>I>II>III. Leg measurements: I 4.10 (1.13, 1.53, 0.75, 0.70), II 3.58 (0.98, 1.33, 0.68, 0.60), III 3.05 (0.88, 0.95, 0.70, 0.53), IV 4.45 (1.20, 1.55, 1.00, 0.70). Leg spination: Fm I d1–1–0,

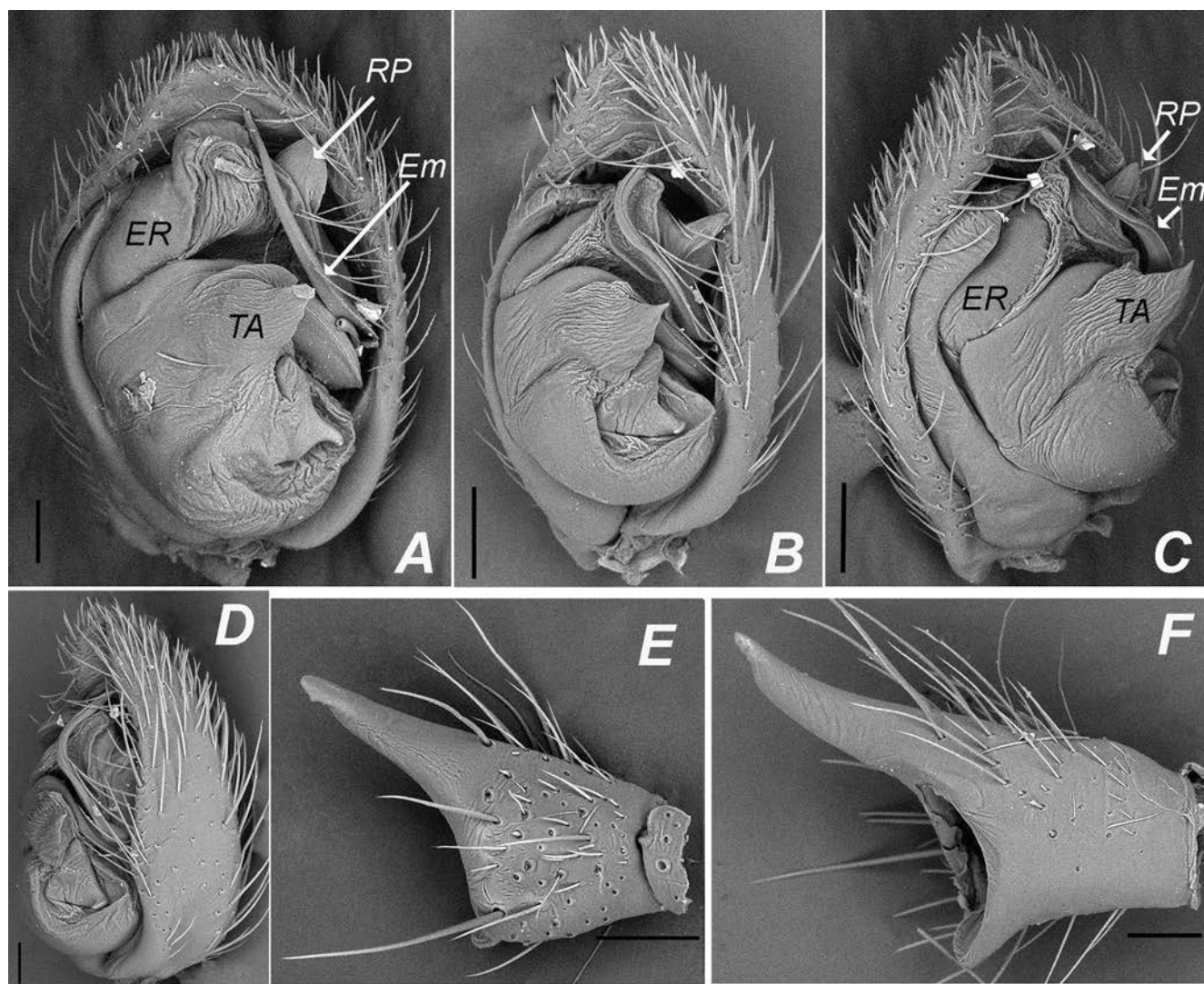


Fig. 2. Male palp of *Drassyllus praeficus* (L. Koch 1866) (A, F) and *D. borlynensis* sp. n. (B–E), scanning electron micrographs: A, B – palp, ventral views; C, D – palp, lateral-ventral and lateral views, respectively; E, F – palpal tibia, lateral views; Em – embolus, ER – embolar radix, RP – embolar radix projection, TA – terminal apophysis. Scale bar 0.1 mm.

pl0–0–1; II d1–1–0, pl0–0–1; III d1–1–0, pl0–1–1, rl0–1–1; IV d1–1–0, pl0–1–1, rl0–1–1. Tb III pl1–0–1, rl1–0–1, v2–2–2; IV pl and rl1–0–1, v2–2–2. Mt I v2–2–2; II v2–2–2; III d0–1–0, pl1–1–2, rl1–1–2, v2–0–0; IV d1–0–1, pl1–2–1, rl1–2–1, v1–0–0. Tibial apophysis almost straight (Fig. 2E), ca 0.4 of cymbium length. Terminal apophysis (TA) with its tip pointed retrolaterally (Figs 1A, 2B, 2C). Projection of embolar radix (RP) robust, tapering (Figs 1A, 2B). Embolus filiform and long, starting at the mid-point of tegulum retrolaterally and bent terminally (Figs 1A, 1B; 2B, 2D).

F e m a l e unknown.

E t y m o l o g y. The species name comes from the Kazakh word “Борлы” (Borly – chalky), from which the Russian name “Burtinskaya steppe” has derived.

R e m a r k s. *Drassyllus* is a comparatively large genus of the ground spiders, with 91 valid species having been known from the Holarctic (WSC, 2024), most of which occur in the Nearctic and some 30 in the Palaearctic. Only 18 species are known to occur in the West Palaearctic (Nentwig et al., 2024). Two of them, *D. covid* Chatzaki 2021 and *D. fragilis* Ponomarev 2008, are known from females only. Both are of the same size class as the new species: *D. covid* – 4.1 (Chatzaki, 2021), *D. fragilis* – 3.6 (Ponomarev, 2008). However, in our opinion, they are not conspecific to the new species. *D. covid* appear to be a regional endemic of the Mediterranean, whereas *D. fragilis*, which was described from the Atyrau Region of Kazakhstan, differs from the new species in uniformly yellow body and leg colouration (Fig. 1E).

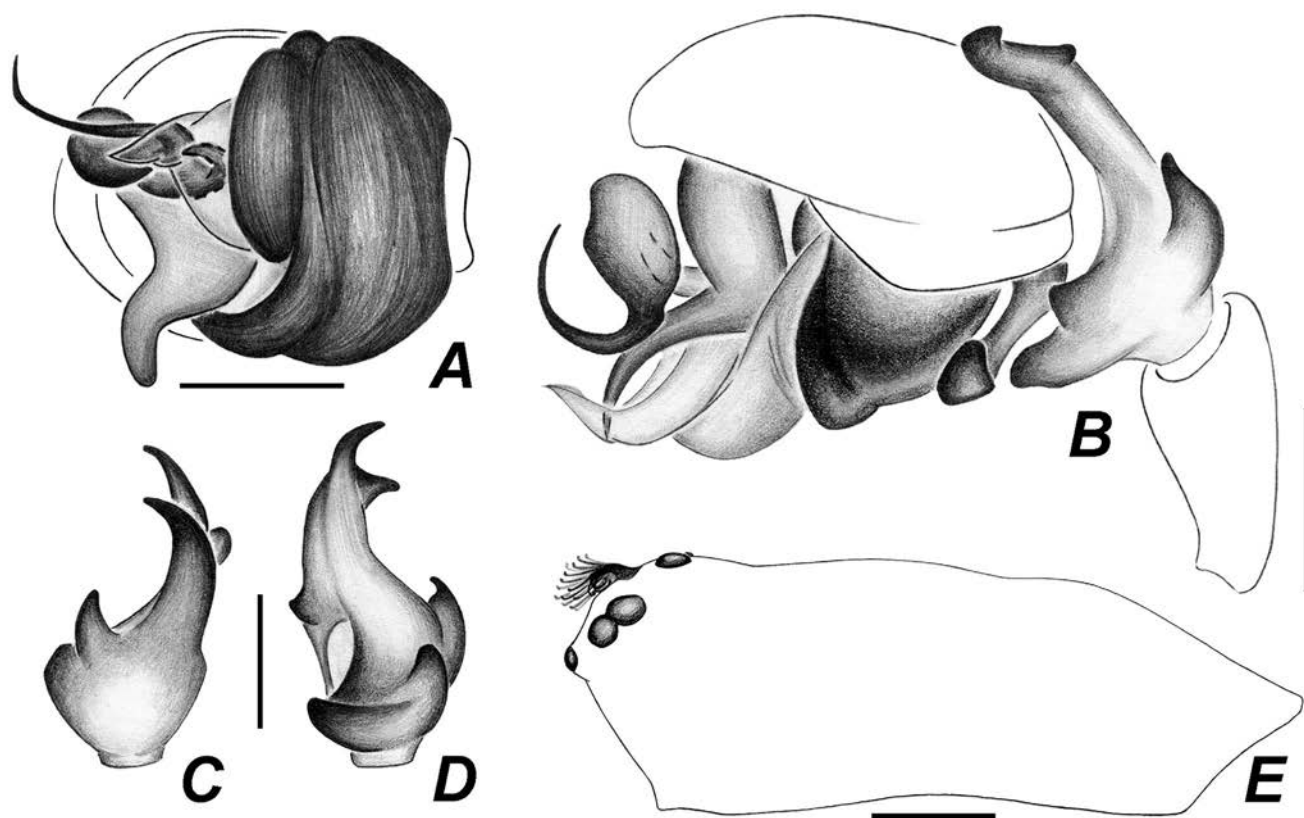


Fig. 3. Carapace and details of male palp structure of *Walckenaeria danismani* sp. n.: *A* – bulbus, ventral view; *B* – right palp, retrolateral view; *C*, *D* – palpal tibia, dorsal and ventral views, respectively; *E* – carapace, lateral view. Scale bar 0.1 mm.

Walckenaeria danismani Esyunin,
Vlasov et Ustinova sp. n.

(Figs 3, 4)

Walckenaeria corniculans: Danişman et al., 2020, p. 21, figs 11, 12 (♂♀; misidentification) nec O. Pickard-Cambridge, 1875.

Material. Holotype, ♂ (ZMMU), Russia, Orenburg Region, Belyaevskiy District, Burtinskaya steppe site of Orenburg State Nature Reserve (51°13'33"N, 56°04'28"E), *Festuca-Stipa* steppe, 04.05.2021, S.L. Esyunin. Paratypes: 1♂ (ZISP, ARA_ARA_0001538), same locality, multi-herbaceous steppe, 07.05.2021, S.L. Esyunin; 1♂ (ZMMU), same locality, reed grass (*Calamagrostis*) steppe association, in litter, 5.05.2021, S.L. Esyunin.

Diagnosis. *Walckenaeria danismani* sp. n. belongs to the subgenus *Prosopotheca* Simon 1884 (*sensu* Wunderlich (1972)). Males of this group are characterized by the following characters: (1) cephalic elevation absent, (2) undivided cone-shaped tubercle and/or bristle tufts (clubbed or pinnate) in front of PME, (3) embolus making almost a complete revolution, and (4) tibial apophysis complex, with many apophyses.

In having a cone-shaped tubercle on the ocular field, the embolus tapering towards its tip and the bifurcate apex of distal tibial apophysis, males of the new species are similar to the West Palaearctic *W. baborensis* Bosmans 1993, *W. corniculans* (O. Pickard-Cambridge 1875), *W. erythrina* (Simon 1884), *W. mariannae* Bosmans 1993, and the West-Central Palaearctic *W. monoceros* (Wider 1834).

Two species, viz. *Walckenaeria danismani* sp. n. and *W. baborensis*, differ from the remaining four species in the shape of the distal tibial apophysis: viz., the anterior-retrolateral (AAR) and anterior (AA) apophyses are short and strongly curved in *W. corniculans*, *W. erythrina* and *W. mariannae* (e.g., see fig. 285 in Wiehle (1960); fig. 40 in Wunderlich (1972) and figs 33–34 in Bosmans, De Smet (1993), respectively) or short and very narrow in *W. monoceros* (Wunderlich, 1972: fig. 43), vs. AAR and AA elongated (approximately equal to the width of the distal tibial apophysis) in new species (Figs 3C, 3D; 4C) and *W. baborensis*. The new species can be easily distinguished from *W. baborensis* by the embolic shape: embolus thin, bending backwards in an arc towards the radix in *W. danismani* sp. n. (Figs 3B; 4A, 4B) vs. comparatively thicker, running parallel to

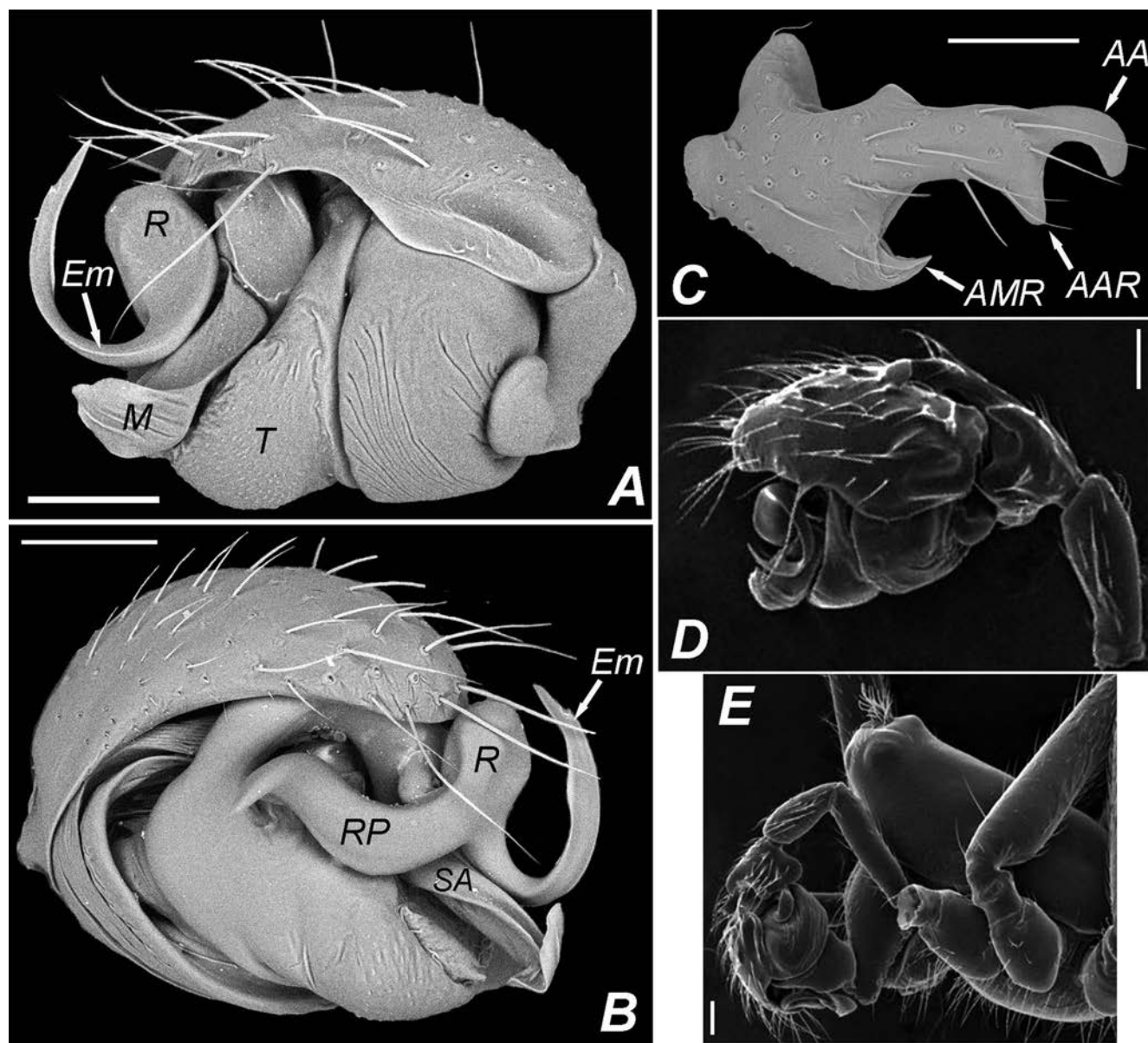


Fig. 4. Male palp of *Walckenaeria danismani* sp. n., scanning electron micrographs: *A*, *D* – palp, lateral views; *B* – same, ventral view; *C* – palpal tibia, dorsal view; *D* – bulb, anterior view; *E* – carapace, lateral view (*D*, *E* after Danişman et al. (2020)); *AA* – anterior arm of distal apophysis, *AAR* – antero-retrolateral arm of distal apophysis, *AMR* – median-retrolateral arm of distal apophysis, *Em* – embolus, *M* – median membrane, *R* – radix, *RP* – radix part, *SA* – suprategular apophysis, *T* – tegulum. Scale bar 0.1 mm.

the radix and directed forwards in *W. baborensis* (Bosmans, De Smett, 1993: fig. 20).

Females of the aforementioned group of closely related species have a very similar epigyne morphology and, unfortunately, the available illustrations (e.g., figs 12A, 12C in Danişman et al. (2020)) do not allow us to draw any reasoned conclusion.

Description. Male holotype. Total length 2.3. Carapace dark brown in middle part, yellow-brown along margins and on clypeus; 1.05 long, 0.70 wide.

Carapace modified: cephalic part slightly elevated and projecting forwards over clypeus; there is a small conical elevation carrying crest of clavate setae in front of posterior median eyes (Figs 3E, 4E). Chelicerae brown, 0.35 long, unmodified. Labium black, with a distal-apical white swelling; endites yellow. Legs yellow. Leg I 2.93 (0.77, 0.25, 0.87, 0.60, 0.43), IV 2.99 (0.80, 0.24, 0.78, 0.73, 0.43) long. Chaetotaxy: 2.2.1.1, spines thick, distal spines poorly visible. Tm I 0.53. Metatarsus IV with trichobothrium. Abdomen black, 1.3 long, 0.8 wide.



Fig. 5. Distribution map with records of *Walckenaeria danismani* sp. n.: type locality (black dot), literature data (black circles).

Palp as in Figs 3A–3D, 4A–4D. Tibia with apophyses that are typical of the subgenus; anterior (AA) and retrolateral apophyses (AAR) arms narrow and rounded, median retrolateral apophysis (AMR) tooth-like (Figs 3C, 3D; 4C). Drop-shaped radix (R), with long S-shaped radix part (RP); embolus relatively short, bending backwards in an arc towards radix and tapering towards its tip (Figs 3B; 4A, 4B); paracymbium L-shaped without setae; tegulum with a frontal round protrusion; distal suprategular apophysis (SA) long, narrow (Figs 3B, 4B).

Variation. Carapace and sternum brown in the paratypes or «reddish orange» in Turkish specimen (Danışman et al., 2020).

Female. See Danışman et al. (2020: 21).

Etymology. The species is dedicated to Dr Tarik Danışman (Kırıkkale, Turkey), who has undertaken important arachnology research in Turkey.

Remarks. Danışman et al. (2020: 21) recorded *W. corniculans* from Turkey solely based on the fact that «palpal tibia with complex apophyses» and «epigyne with rectangle-shaped plate». However, the shape of conical elevation of the male head, the shape of retrolateral apophyses, anterior apophyses and the embolus, as well as characters of the epigyne in Turkish specimens, viz., conical elevation small, retrolateral apophyses and anterior apophyses elongated, embolus bends backwards in an arc towards the radix, epigynal plate with straight (not rounded) lateral margins (all these characters are absent in *W. corniculans* – see, for example, figs 124C–D, 124G in Locket, Millidge (1953), figs 278–285 in Wiehle (1960) or figs 33–35 in Wunderlich

(1972)), are evidence that Danışman's record also belongs to *W. danismani* sp. n.

The species *Walckenaeria* cf. *corniculans* (O. Pickard-Cambridge 1875) was recorded by Piterkina (2009: 341) and Piterkina, Mikhailov (2009: 69) from the Dzhanibek Research Station (Institute of Forestry of the Russian Academy of Sciences) that is situated at the border of Volgograd Region of Russia and West Kazakhstan Region of Kazakhstan (c. 49°25'N, 46°51'E). The spider was found in a desert habitat (Piterkina, 2009), whereas in Europe *W. corniculans* demonstrates an affinity to deciduous forests, preferring humid conditions (Nentwig et al., 2024). In our opinion, this record is likely to also refer to the new species described above.

Distribution (Fig. 5). Turkey and semidesert and southern steppe landscapes of the Russian Plain, from Volgograd to Orenburg Regions.

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors are grateful to Gulli Sh. Farzaliyeva (Perm, Russia) and Andrey V. Grischenko (Perm, Russia) for the help with producing some digital photographs and SEM micrographs, respectively. Our cordial thanks go to Andrey V. Tanasevitch (Moscow, Russia) for constructive comments on the manuscript and Kirill G. Mikhailov (Moscow, Russia) who kindly provided us with the photograph of the type specimen of *Drassyllus fragilis*. Special thanks go to Dmitri V. Logunov (St Petersburg, Russia) for editing the English of the final draft.

FUNDING

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

ETHICAL APPROVAL AND
CONSENT TO PARTICIPATE

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

CONFLICT OF INTEREST

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

REFERENCES

- Bosmans R., De Smet K., 1993. Le genre *Walckenaeria* Blackwall en Afrique du Nord (Araneae, Linyphiidae) // *Revue Arachnologique*. V. 10. № 2. P. 21–51.
- Chatzaki M., 2021. Description of new ground spider species (Gnaphosidae, Araneae) from mainland Greece // *Taxonomy*. V. 1. № 4. P. 374–394.
- Danışman T., Coşar İ., Kunt K.B., 2020. Taxonomic notes on some linyphiid spiders (Araneae: Linyphiidae) from Turkey // *Eskişehir Technical University Journal of Science and Technology. C—Life Sciences and Biotechnology*. V. 19. № 1. P. 13–25.
- Esyunin S.L., Efimik V.E., 2022. *Sacarus nemkovi* gen. et sp. nov. (Aranei, Nesticiidae), from the steppe Cisurals, Russia // *Arthropoda Selecta*. V. 31. № 2. P. 246–250.
- Esyunin S.L., Efimik V.E., Mazura N.S., 1999. Remarks on the Urals spider fauna, 10. New records of spider species (Aranei) // *Arthropoda Selecta*. (1998). V. 7. № 4. P. 319–327.
- Esyunin S.L., Sozontov A.N., 2016. On a new Eurasian species of *Dictyna* Sundevall 1833 (Aranei, Dictynidae) with taxonomic notes on poorly known Palaearctic *Dictyna* species // *Arthropoda Selecta*. V. 25. № 2. P. 199–206.
- Esyunin S.L., Tuneva T.K., 2002. A review of the family Gnaphosidae in the fauna of the Urals (Aranei), 1. Genera *Drassodes* Westring, 1851 and *Sidydrassus* gen. n. // *Arthropoda Selecta*. (2001). V. 10. № 2. P. 169–180.
- Esyunin S.L., Tuneva T.K., 2020. A review of the family Gnaphosidae in the fauna of the Urals (Aranei), 6. Taxonomic remarks and new records, with description of a new species // *Arthropoda Selecta*. V. 29. № 1. P. 103–120.
- Esyunin S.L., Tuneva T.K., Farzaliyeva G.Sh., 2007. Remarks on the Ural spider fauna (Arachnida, Aranei), 12. Spiders of the steppe zone of Orenburg Region // *Arthropoda Selecta*. V. 16. № 1. P. 43–63.
- Esyunin S.L., Tuneva T.K., Sokolova S.S., 2019. Fauna and biotopic distribution of spiders of the family Gnaphosidae (Aranei) in the Ashchisaiskaya Steppe // *Trudy «Zapovedniki Orenburzh'ya». II. Zapovedniki Orenburzhiya v prirodookhrannom karkase Rossii*. Saratov: Amirit Publishing House. P. 143–149. [In Russian].
- Esyunin S.L., Vlasov S.V., 2021. [The remarks to the fauna and biotopic distribution of spiders in the Talovskaya steppe] // *Stepi Severnoy Evrazii*. Orenburg: Orenburg University Press. P. 300–305. [In Russian].
- Esyunin S.L., Vlasov S.V., Efimik V.E., 2023. [To the fauna of spider and ixod ticks (Arachnida: Araneae, Ixodida: Ixodidae) of the Burtinskaya Steppe] // *Steppe Science*. № 2. P. 61–82. [In Russian].
- Esyunin S.L., Vlasov S.V., Ustinova A.L., 2023a. *Stemonyphantes cus* sp. n. (Aranei: Linyphiidae: Stemonyphantinae), from the steppe Cisurals, Russia // *Arthropoda Selecta*. V. 32. № 1. P. 107–111.
- Locket G.H., Millidge A.F., 1953. British spiders. V. II. London: Ray Society. 449 p.
- Merrett P., 1963. The palpus of male spiders of the family Linyphiidae // *Proceedings of the Zoological Society of London*. V. 140. № 3. P. 347–467.
- Nentwig W., Blick T., Bosmans R., Gloor D., Hänggi A., Kropf C., 2024. Spiders of Europe. Version 02.2024. Online at <https://www.araneae.nmbe.ch>, accessed on February 12, 2024. <https://doi.org/10.24436/1>
- Piterkina T.V., 2009. Spiders (Arachnida, Aranei) of the Dzhanybek Research Station, West Kazakhstan: a local fauna in a biogeographical aspect // *Species and communities in extreme environments. Festschrift towards the 75th anniversary and a laudation in honor of academician Yuri Ivanovich Chernov*. Moscow—Sofia: KMK Scientific Press—PENSOFT. P. 335–352. [In Russian].
- Piterkina T.V., Mikhailov K.G., 2009. [Chapter III. Annotated list of spiders (Aranei) of the Dzhanybek Station] // *Zhivotnye glinistoy polupustyni Zavolzh'ya (konspekty faun i ekologicheskie kharakteristiki)*. Moscow: KMK Scientific Press. P. 62–88. [In Russian].
- Ponomarev A.V., 2008. [Additions to the fauna of spiders (Aranei) of the from south of Russia and western Kazakhstan: new taxa and finds] // *Caucasian Entomological Bulletin*. V. 4. № 1. P. 49–61. [In Russian].
- Senglet A., 2004. Copulatory mechanisms in *Zelotes*, *Drassyllus* and *Trachyzelotes* (Araneae, Gnaphosidae), with additional faunistic and taxonomic data on species from southwest Europe // *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft*. Bn. 77. № 1/2. S. 87–119.

- Senglet A.*, 2012. *Civizelotes* new genus, and other new or little known Zelotinae (Araneae, Gnaphosidae) // *Revue Suisse de Zoologie*. V. 119. № 4. P. 501–528.
- Shorthouse D.P.*, 2010. SimpleMappr, an online tool to produce publication-quality point maps. Online at <http://www.simplemappr.net>, accessed on 07.03.2024.
- Tanasevitch A.V.*, 2011. On linyphiid spiders from the eastern and central Mediterranean kept at the Muséum d'histoire naturelle, Geneva // *Revue Suisse de Zoologie*. V. 118. № 1. P. 49–91.
- Tuneva T.K., Esyunin S.L.*, 2002. A review of the family Gnaphosidae on the fauna of the Urals (Aranei), 2. New and rare genera // *Arthropoda Selecta*. (2001). V. 10. № 3. P. 217–224.
- Tuneva T.K., Esyunin S.L.*, 2003. A review of the family Gnaphosidae in the fauna of the Urals (Aranei), 3. New species and new records, chiefly from the South Urals // *Arthropoda Selecta*. (2002). V. 11. № 3. P. 223–234.
- Vlasov S.V.*, 2022. The first data on the fauna and biotopic distribution of spiders from the «Predural'skaya steppe» site of Orenburg State Nature Reserve // *Simbioz-Rossiya 2022*. Perm: Perm University Press. P. 671–676. [In Russian].
- Wiehle H.*, 1960. Spinnentiere oder Arachnoidea (Araneae). XI. Micryphantidae – Zwergspinnen // *Die Tierwelt Deutschlands*. Bn. 47. S. 1–620.
- Wunderlich J.*, 1972. Zur Kenntnis der Gattung *Walckenaeria* Blackwall 1833 unter besonderer Berücksichtigung der europäischen Subgenera und Arten (Arachnida: Araneae: Linyphiidae) // *Zoologische Beiträge* (N.F.). Bn. 18. S. 371–427.
- WSC, 2024. World Spider Catalog. Version 25.0. Natural History Museum Bern, online at <http://wsc.nmbe.ch>, accessed on 12.02.2024. doi: 10.24436/2

ДВА НОВЫХ ВИДА ПАУКОВ (ARANEI) ИЗ ПРИУРАЛЬСКОЙ СТЕПИ, РОССИЯ

С. Л. Есюнин*, С. В. Власов**, А. Л. Устинова***

Пермский государственный национальный исследовательский университет, Пермь, 614600 Россия

* e-mail: esyunin@mail.ru

** e-mail: probel15@yandex.ru

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

Два новых вида, *Drassyllus borlynensis* sp. n. и *Walckenaeria danismani* sp. n., описаны и проиллюстрированы по самцам из степного Приуралья. Для *Walckenaeria danismani* sp. n. приведена карта распространения. *Drassyllus borlynensis* sp. n. отличается от близких видов *D. praeficus* (L. Koch 1866) и *D. villicoides* (Giltay 1932) небольшими размерами, окраской тела и деталями строения пальпы. *Walckenaeria danismani* sp. n. принадлежит к подроду *Prosopotheca* Simon 1884, в котором он наиболее близок к *Walckenaeria baborensis* Bosmans 1993, но отличается от последнего формой эмболюса.

Ключевые слова: таксономия, карта, Южный Урал, Gnaphosidae, Linyphiidae

УДК 595.341.4

РЕВИЗИЯ ГРУППЫ *VERNALIS-ROBUSTUS* РОДА *ACANTHOCYCLOPS* (CYCLOPINAЕ, CYCLOPOIDA, COPEPODA) ИЗ КОНТИНЕНТАЛЬНЫХ ВОДОЕМОВ ПАЛЕАРКТИКИ С ОПИСАНИЕМ НОВОГО ВИДА

© 2024 г. В. Р. Алексеев*, О. А. Чабан

Зоологический институт РАН, Университетская наб., д. 1, С.-Петербург, 199034 Россия

* e-mail: alekseev@zin.ru

Поступила в редакцию 16.02.2024 г.

После доработки 15.07.2024 г.

Принята к публикации 04.08.2024 г.

Произведена ревизия представителей сложной группы *vernalis-robustus* рода *Acanthocyclops*, для которых характерны 17-члениковые антеннулы и удлинённые каудальные ветви, из водоемов Палеарктики. Всего для данного региона было описано около десяти таксонов этой группы, включая инвазийный американский вид *Acanthocyclops americanus* (Marsh, 1893). После проведения данной ревизии валидными признаны шесть таксонов, включая ещё один вид *A. borutzkyi* sp. n. с острова Сахалин, описанный здесь в качестве нового для науки. *A. magistridussarti* Stoch et Bruno, 2011 из подземных вод Италии синонимизирован с *A. orientalis* Borutzky, 1966, обитающим также в пещерах Приморья России и Южной Кореи. Описанные из Франции и Германии *A. trajani* Mirabdullayev et Defaye, 2002 и *A. einslei* Mirabdullayev et Defaye, 2004 сведены в младшие синонимы *A. americanus* и *A. robustus* (Sars G.O., 1863) соответственно. Приведены описания всех шести валидных таксонов и дан определительный ключ для всех видов этой группы из водоемов Палеарктики.

Ключевые слова: систематика и таксономия, Сахалин, пресноводные циклопиды, биологические инвазии

DOI: 10.31857/S0044513424080052, **EDN:** twjjnv

Род *Acanthocyclops* Kiefer 1927 морфологически весьма неоднороден, ибо включает в себя виды, сильно различающиеся по размерам, форме и вооружению каудальных ветвей, числу сегментов антеннул и плавательных ног (Dussart et Defaye, 2006). Это указывает на недостаточную разработанность системы, которая, по-видимому, в ближайшем будущем потребует пересмотра с выделением нескольких подродов или даже родов. В то же время сильная изменчивость этого рода, выражающаяся в нестабильности таких часто используемых признаков, как количество шипов на экзоподитах плавательных ног, орнаментация базиподита второй антенны, образование зубчиков на поверхности каудальных ветвей, модификации щетинок и других, затрудняет таксономическую работу с ним (Lowndes, 1928; Gurney, 1933; Petkovski, 1954; Монченко, 1974; Dodson, 1994).

Род *Acanthocyclops* в настоящее время включает около 50 таксонов, обитающих почти исключительно в Северном полушарии (Dussart et Defaye, 2006). Всего два вида — *A. vernalis* (Fischer, 1853) и *A. robustus* (Sars G.O., 1863), — указанные также для Южной Африки и Южной Америки соответственно

(Dussart et Defaye, 2006), возможно, являются недавно занесёнными вселенцами из водоемов Голарктики или же скрывают за собой местные, ещё не описанные, морфологически схожие с европейскими виды. В то же время дальневосточная фауна слабо изучена и явно также содержит самостоятельные виды *Acanthocyclops*, отличные от представителей западной части Палеарктики.

В настоящее время достаточно обособленной является группа *Acanthocyclops vernalis-robustus*, члены которой имеют тело умеренной длины 800–1900 мкм, 17-сегментную антеннулу, каудальные ветви с длиной, в 4–7 раз превышающей ширину, каудальную внутреннюю щетинку заметно (в 1.2–2.1 раза) длиннее наружной, трехчлениковые ветви всех плавательных ног. Эта группа включает вид *A. vernalis*, типовой для рода, который был описан из окрестностей С. Петербурга (Fischer, 1853). Всего из водоемов Палеарктики было описано около 10 таксонов этой группы.

Недавнее вселение в водоемы Евразии американского вида *A. americanus* (Marsh, 1893) внесло значительную путаницу в существовавшую ранее систему видов рода, обитающих в поверхностных

водах континента. Экологически сильно отличающийся американский вид (типично планктонный хищник) в короткое время широко распространился по континенту и оказался способным вытеснить морфологически близкий к нему европейский типично литоральный вид *A. robustus* (Alekseev et al., 2021). В настоящее время продолжается его экспансия в водоемы Азии (Alekseev, 2021). Замещение вселенцем нативного *A. robustus* в типовом водоеме (оз. Мьёса, Норвегия) привело к таксономической ошибке крупного систематика Ф. Кифера, который, собрав в середине XX века из этого озера материал, свёл *A. americanus* в синоним *A. robustus* (Kiefer, 1978). Выведение из научного обихода наименования американского вида на десятилетия скрыло динамику и направления его расселения в Европе и стало причиной описания нескольких «новых» таксонов, истинный статус которых удалось далеко не сразу установить лишь с использованием молекулярно-генетического анализа (Miracle et al., 2013). Несмотря на то, что невалидность этих новых видов была достоверно установлена и подтверждена в сравнительных морфологических и молекулярно-генетических исследованиях, они продолжают появляться в российской научной литературе, в том числе последних лет (Семенова и др., 2023).

Неудовлетворительное состояние изученности представителей этой группы и определенная недоработка таксономии группы в целом определяют необходимость выполнения этой ревизии. В данной работе впервые в отечественной литературе приводятся подробные описания деталей строения практически всех валидных видов группы *vernalis-robustus* континентальных водоемов Евразии и ключ для их различения. Также приводится описание нового вида группы *vernalis-robustus*, обнаруженного на о-ве Сахалин.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом исследования послужили многочисленные сборы одного из авторов (ВА) двух нативных видов этой группы — *A. vernalis* и *A. robustus* — из водоемов Евразии, а также инвазийного вселенца из Северной Америки *A. americanus*. Поскольку все эти формы были описаны в позапрошлом веке, голотипы их не выделялись или были утрачены. Для выделения и переописания неотипов и изучения гаплотипов по митохондриальному ДНК молекулярно-генетическими методами были отобраны образцы всех трех видов из типовых мест обитания в России, Норвегии и США. Для изучения и сравнения *A. trajani* и *A. einslei* с другими представителями группы были также собраны пробы из типовых мест обитания, проанализированы морфологические описания

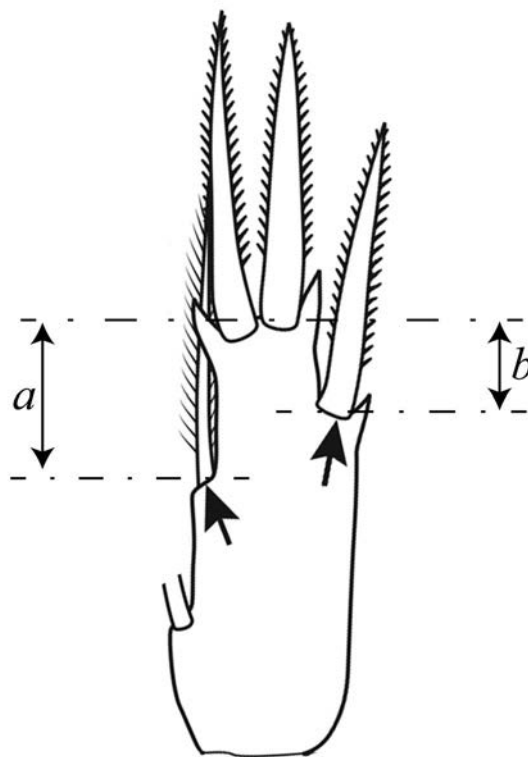


Рис. 1. Индекс уровня дистальных щетинок. Индекс представляет собой отношение расстояния от места прикрепления внешней щетинки до дистального конца членика (b) к расстоянию от места прикрепления дистальной внутренней щетинки до дистального конца членика (a).

авторов и использовались для молекулярно-генетического сравнения наборы последовательностей 12S рРНК из GenBank (Bláha et al., 2010; Miracle et al., 2013).

Материал для описания нового вида этой группы *A. borutzkyi* sp. n. был собран из водоема Южного Сахалина, оз. Верхнее в городском парке им. Ю.А. Гагарина, г. Южно-Сахалинск, в июле 2022 г. Пробы собирали планктонной сеткой с лодки протягиванием от дна до поверхности, а также кошением сачком у берега среди зарослей макрофитов, и сразу фиксировали 85% спиртом. Морфологические структуры этого вида были исследованы на микроскопе Микромед-2, сфотографированы и зарисованы, затем обработаны в программе Adobe Illustrator.

Все типовые экземпляры описанных в статье видов хранятся в Федеральной коллекции Зоологического института и зарегистрированы под номерами, указанными в соответствующих разделах при описании этих форм.

Для метрического представления разницы в уровнях прикрепления дистальных наружной и внутренней щетинок дистального членика эндоподита четвертой пары плавательных ног вводится индекс уровня дистальных щетинок (рис. 1). Индекс представляет собой отношение расстояния от места прикрепления внешней щетинки до дистального конца членика (*b*) к расстоянию от места прикрепления дистальной внутренней щетинки до дистального конца членика (*a*).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Валидные таксоны группы *vernalis-robustus* рассмотрены в порядке их описания авторами.

Семейство Cyclopidae Rafinesque, 1815

Подсемейство Cyclopinae Kiefer, 1927

Род *Acanthocyclops* Kiefer, 1927

Acanthocyclops vernalis (Fischer, 1853)

Синонимия. *Cyclops vernalis* Fischer, 1853; *Cyclops robustus* Lilljeborg, 1901 (част.); *Cyclops lucidulus* G.O. Sars, 1863; *Cyclops (Acanthocyclops) vernalis* Pesta, 1928; Kiefer, 1929; Рылов, 1948; *Acanthocyclops vernalis* Margalef, 1953 (част.); Dussart, 1969; Kiefer, 1978; Алексеев, 1995; Einsle, 1996 (част.); Вежновец, 2005; Dussart et Defaye, 2006; Rybak et Błędzki, 2010; Karanovic et Bláha, 2019; *Acanthocyclops* (s. str.) *vernalis* Monchenko, 1974.

Типовое место обитания: Орловский пруд, Петергоф, окрестности Санкт-Петербурга, Россия.

Типовой материал. Неотип — ♀, отпарированная, постоянный препарат № 55609; паратипы — 1 ♂, постоянный препарат № 55613; непарированные 2 ♀♀ и 1 ♂, консервированные в чистом глицерине; помещены в Федеральную Коллекцию Зоологического института РАН, Санкт-Петербург, Россия.

Описание. Самка (рис. 2a–2i, 2k). Тело бесцветное или желтоватое. Длина тела без хвостовых щетинок 1375–1730 мкм. Генитальный сомит примерно такой же длины, как максимальная ширина, с угловатыми боковыми выростами в передней части. Семяприёмник с овальным передним отделом заметно более объемным, чем задний (рис. 2b). Анальный сомит с рядом тонких длинных шипиков вдоль заднего края на вентральной стороне и крошечных шипиков на дорсальной стороне; проктодеум с одиночным рядом сетул с обеих сторон, анальная пластинка слабо выражена, почти прямая.

Используемые сокращения: ae — эстетаск, A1 — антеннула, A2 — антенна, Enp — эндоподит, Exр — экзоподит, P1–P6 — соответствующие пары ног.

Каудальные ветви гладкие или покрытые крошечными зубчиками (подобные тем, что изображены на рис. 6c), параллельные или слегка расходящиеся, длина их в 5.5–6.8 раза превышает ширину. Внутренняя щетинка в 1.3–1.5 раза длиннее наружной; дорсальная щетинка слегка короче или почти равна наружной; длина латеральных щетинок слегка превышает ширину ветви. Соотношение длин каудальных дистальных щетинок, начиная с наружных: 1.0/ 5.9–8.0/ 9.1–12.0/ 1.3–1.5.

Антеннула 17-члениковая, почти достигающая дистального края цефалоторакса. Вооружение сегментов A1, начиная с первого: 8/ 4/ 2/ 6/ 4/ 2/ 2/ 1/ 1/ 0/ 1/ 1+ae/ 0/ 1/ 2/ 2+ae/ 7+ae. Антенна состоит из базиподита с двумя медиальными щетинками и одной длинной экзоподитной щетинкой, и трех сегментов эндоподита; вооружение эндоподита, начиная с первого сегмента: 1, 9 и 7; орнаментация базиподита изображена на рис. 2c, 2d.

Гнатобаза мандибул (рис. 2g) несет группу длинных спинул, оперенную щетинку и тупые зубцы различного размера; пальп вооружен двумя длинными и одной короткой щетинками. Максиллула (рис. 2f) несет несколько зубов и щетинок различного размера; пальп вооружен семью щетинками (три апикальные и четыре латеральные) разной длины. Максилла (рис. 2h) состоит из пяти сегментов; прекоксоподит несет две сильные щетинки; коксоподит несет мощную щетинку посередине и эндит с двумя щетинками; базиподит несет очень сильный неотчлененный когтевидный шип с рядом крупных зубцов, более слабый когтевидный шип с рядом мелких зубцов и тонкую щетинку; эндоподит 2-сегментный и вооружен тремя когтевидными щетинками и двумя тонкими щетинками. Максиллипед (рис. 2e) состоит из четырех сегментов; синкоксоподит несет три щетинки; базиподит несет две щетинки и орнаментирован двумя латеральными группами сетул с одной стороны и одной медиальной группой сетул с другой; эндоподит 1 несет одну толстую оперенную щетинку и орнаментирован группой сетул; эндоподит 2 несет одну толстую оперенную щетинку и две тонкие голые щетинки разной длины.

Плавательные ноги P1–P4 с трехчлениковыми ветвями. Формула шипов экзоподитов изменчивая: от 2/ 3/ 3/ 3 до 3/ 4/ 4/ 4. Внутренняя щетинка базиподита P1 оперена сетулами разной длины, слегка заходит за начало третьего сегмента эндоподита (рис. 2k). Дистальный сегмент эндоподита P4 удлинённый, в 2.1–2.5 раза длиннее ширины, несет два апикальных шипа и три щетинки (рис. 2i); прикрепление дистальных наружной и внутренней щетинок находится примерно на одном расстоянии от конца сегмента (индекс уровня 0.9–1.1), эти щетинки не доходят до концов соседних шипов;

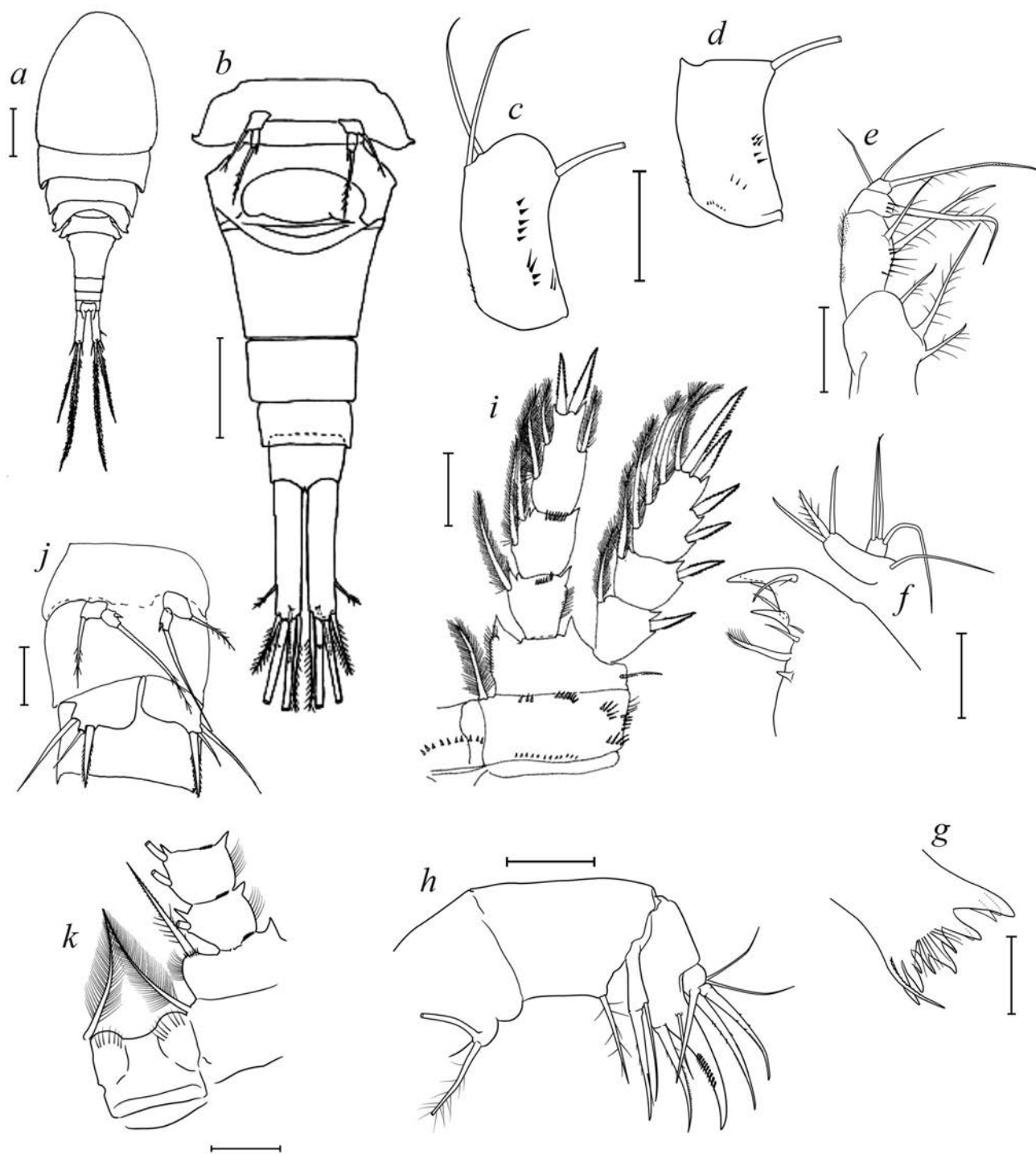


Рис. 2. *Acanthocyclops vernalis* (Fischer, 1853): *a-i, k* – самка; *j* – самец; *a* – общий вид, дорсально; *b* – abdomen, вентрально; *c* – базиподит A2, фронтально; *d* – базиподит A2, каудально; *e* – максиллипед; *f* – максиллула; *g* – мандибула; *h* – максилла; *i* – P4, каудально; *j* – P5 и P6; *k* – межкоксальная пластинка и шип базиподита P1, фронтально. Масштаб, мкм: *a* – 200; *b* – 100; *c-f, h-k* – 50; *g* – 25.

из дистальных шипов внутренний слегка короче наружного (0.8–0.9: 1) и короче членика (0.6–0.7: 1); дистальные щетинки эндо- и экзоподита иногда частично модифицированы в шипы. Межкоксовая пластинка P4 несет центрально расположенный ряд небольших зубчиков на каудальной поверхности; внутренняя щетинка коксоподита P4 густо оперена длинными волосками и заходит за внутренний вырост базиподита.

Редуцированная пятая нога двучлениковая (рис. 2b); базальный членик с длинной наружной щетинкой; дистальный членик удлинённый цилиндрический (отношение длины к ширине около 2), вооружен длинной апикальной щетинкой и внутренним субапикальным шипом; длина внутреннего шипа меньше длины сегмента, с несколькими шипиками у основания.

Самец (рис. 2j). Длина тела паратипа без каудальных щетинок 915 мкм. Длина цефалосомы в 1.3 раза длиннее ширины. Каудальные ветви в 4.3 раза длиннее ширины, тонкая внутренняя щетинка примерно в два раза длиннее наружной шиповидной щетинки, дорсальная щетинка примерно в полтора раза длиннее наружной. Антеннулы 14-члениковые. Орнаментация базиподита A2 подобна таковой у самки. Строение ротовых конечностей, плавательных ног и редуцированной пятой ноги в основном подобны самке; различия между самцом и самкой по этим признакам сводятся к различной длине, так как самцы заметно меньше самок. Редуцированная шестая нога вооружена крепким внутренним шипом, средней щетинкой, которая короче шипа, и более длинной внешней щетинкой.

Acanthocyclops robustus (G.O. Sars, 1863)

Синонимия. *Cyclops robustus* Sars, 1863; *Acanthocyclops (Acanthocyclops) robustus* Dussart, 1969; *Acanthocyclops einslei* Mirabdullayev et Defaye, 2004; Вежновец, 2005; Dussart et Defaye, 2006; Rybak et Błędzki, 2010; Bláha et al., 2010; *Acanthocyclops robustus* (част.) Kiefer, 1978; Einsle, 1996; Dussart et Defaye, 2006; Rybak et Błędzki, 2010; *Acanthocyclops robustus* Алексеев, 1995; Miracle et al., 2013; Karanovic et Bláha, 2019.

Типовое место обитания: Озеро Маридалсванн, Норвегия.

Типовой материал. Неотип – ♀, отпрепарированная, постоянный препарат № 56736a; паратип 1 ♂, постоянный препарат № 56737b; непрепарированные 5 ♀♀ и 2 ♂♂ консервированы в спирт+глицерин; помещены в Федеральную Коллекцию Зоологического института РАН, С.-Петербург, Россия.

Описание. Самка (рис. 3a–3f). Тело крепкое, слегка уплощенное в дорсо-вентральном направлении, темно-коричневого цвета. Длина тела без хвостовых щетинок 1300–1907 мкм. Длина цефалосомы равна ширине, максимальная ширина близка к ее середине. Боковые углы 5-го торакального сомита несут короткие крыловидные выросты. Генитальный сомит примерно такой же длины, как ширина, округлой формы; семяприемник изображен на рис. 3b. Анальный сомит с рядом тонких длинных шипиков вдоль заднего края на вентральной стороне и крошечных шипиков на дорсальной стороне; проктодеум с одиночным рядом сетул с обеих сторон.

Каудальные ветви (рис. 3c) параллельные, гладкие, в 4.5–6.2 раз длиннее ширины. Внутренняя щетинка в 1.5–1.8 раза длиннее наружной; длина дорсальной щетинки составляет 0.9–1.2 длины наружной щетинки; длина латеральной щетинки слегка превышает ширину ветви. Соотношение длин каудальных дистальных щетинок, начиная с наружных: 1.0/ 5.1–6.7/ 6.7–9.2/ 1.5–1.8.

A1 состоит из 17 члеников, не достигает дистального края головогруды; вооружение сегментов как у предыдущего вида. A2 состоит из базиподита с двумя медиальными щетинками и одной длинной экзоподитной щетинкой, и трех сегментов эндоподита; вооружение эндоподита как у предыдущего вида; орнаментация базиподита изображена на рис. 3d, 3e. Строение ротовых конечностей в целом такое же, как у *A. vernalis* (рис. 3i, 3j).

Плавательные ноги P1–P4 с трехчлениковыми ветвями. Дистальные сегменты экзоподитов плавательных P1–P4 с формулой шипов 3/ 4/ 4/ 4. Внутренняя щетинка базиподита P1 оперена сетулами разной длины, доходит до начала третьего сегмента эндоподита (рис. 3h). Дистальный сегмент эндоподита P4 удлинённый, в 2.3–2.5 раза длиннее ширины; дистальные шипы почти равной длины или внутренний апикальный шип слегка длиннее наружного (1.0–1.1: 1); внутренний шип короче членика (0.6–0.7: 1); наружная щетинка модифицирована в крепкий шип и прикреплена выше (ближе к концу сегмента) по сравнению с дистальной внутренней щетинкой (индекс уровня 0.5–0.7), эти щетинки не доходят до концов соседних шипов (рис. 3f). Щетинки P4 Exr3 модифицированы: оперены очень короткими сетулами дистально и длинными волосками проксимально. Межкоксовая пластинка P4 несет ряд зубчиков в средней части на каудальной поверхности; орнаментация коксоподита изображена на рис. 3f.

Редуцированная пятая нога двучлениковая (рис. 3b); базальный членик с длинной наружной щетинкой; дистальный членик довольно короткий и округлый, вооружен длинной апикальной

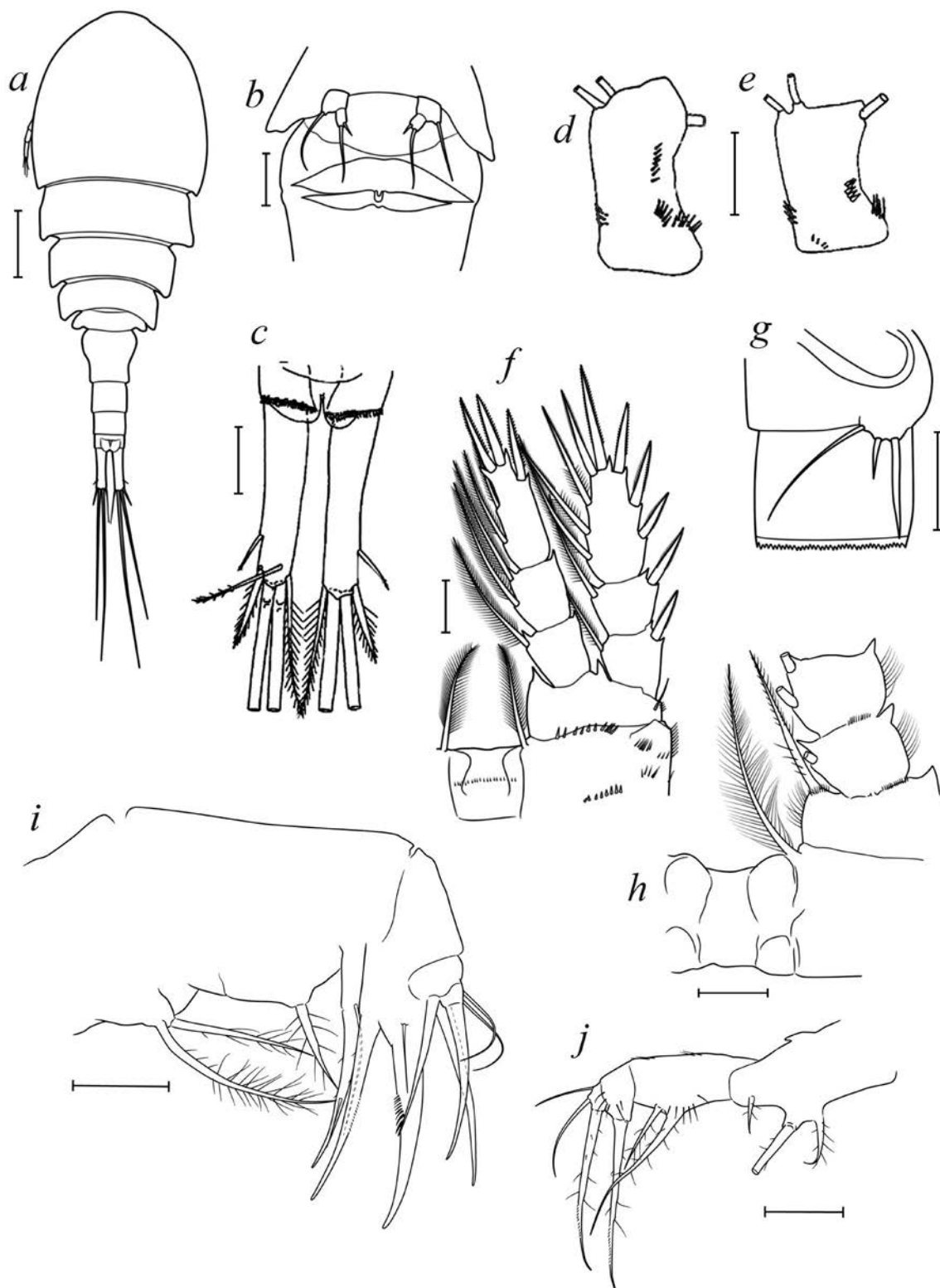


Рис. 3. *Acanthocyclops robustus* (G.O. Sars, 1863): *a–f; h–j* – самка; *g* – самец; *a* – общий вид, дорсально; *b* – генитальный сомит и P5; *c* – каудальные ветви; *d* – базиподит A2, фронтально; *e* – базиподит A2, каудально; *f* – P4, каудально; *g* – P6; *h* – межкоксальная пластинка и шип базиподита P1, фронтально; *i* – максилла; *j* – максиллипод. Масштаб, мкм: *a* – 200, *b–j* – 50.

щетинкой и внутренним субапикальным шипом; длина внутреннего шипа составляет более половины длины сегмента и может достигать полной длины сегмента.

С а м е ц (рис. 3g). Длина тела без каудальных щетинок 850–1290 мкм. Длина цефалосомы в 1.2 раза длиннее ширины, максимальная ширина ближе к концу длины. Каудальные ветви в 3.8–4.5 раза длиннее ширины, тонкая внутренняя щетинка примерно в два раза длиннее наружной шиповидной щетинки. Антеннулы 14-члениковые. Орнаментация базоподита A2 подобна самке. Строение ротовых конечностей, плавательных ног и редуцированной пятой ноги в основном подобны самке. Редуцированная шестая нога вооружена очень короткой средней щетинкой, очень крепким внутренним шипом и почти равной ему по длине наружной щетинкой.

Acanthocyclops americanus (Marsh, 1893)

Синонимия. *Cyclops americanus* Marsh, 1893; *Cyclops vernalis americanus* Gurney, 1933; *Acanthocyclops americanus* Miracle et al., 2013; Alekseev et al., 2021; *Acanthocyclops trajani* Mirabdullayev et Defaye, 2002; *Acanthocyclops robustus* f. *limnetica* Petkovski, 1975; *Acanthocyclops eduardoi* Mercado-Salas et Álvarez-Silva, 2013.

Типовое место обитания. Terra typica пруд в Мэдисон, Висконсин, США.

Типовой материал. Неотип – ♀, отпрепарированная, постоянный препарат № 56736; паратипы – 2 ♀♀ и 1 ♂, непрепарированные, в глицерине; помещены в Федеральную Коллекцию Зоологического института РАН, Санкт-Петербург, Россия.

Дополнительный материал. США: пруды в Калифорнии и Вашингтоне (Б. Куперман); Канада: пруд в Ватерлоо, Онтарио (К.-Х. Фернандо); Канада: Озеро Пин-Руж, полевая станция Монреальского университета, Квебек, 9 октября 1998 г. (В. Алексеев); Мексика: пруд в Мехико, 12 октября 2009 г. (В. Алексеев); Россия: малая река в дельте Волги, май 1984 г. (В. Алексеев); Россия: небольшое озеро на северо-востоке Чукотки, июнь 1985 г. (П. Крылов); Россия: дельта реки Оби, Западная Сибирь (В. Кузикова); Россия: Посольский залив, Байкал, Центральная Сибирь, 2 июля 1986 г. (В. Алексеев); Россия: рисовые поля, окрестности Краснодара, июль 1987 г. (О. Ферапонова); Россия: озеро в тундре, Чаун, окрестности Магадана, 15 июля 1982 г. (Е. Стрелецкая); Россия: пруд в городе Пушкин Ленинградской области, 28 июня 1997 г. (В. Алексеев); Латвия: Рижский залив, 22 июля 1997 г. (В. Алексеев); Армения: Озеро Севан, 4 июля 1990 г. (В. Алексеев); Украина: пруд в окрестностях Киева, август 2011 г., (В. Монченко); Норвегия: пруд в городском парке, Осло,

23 июня 2009 г. (В. Алексеев); Германия: канал в Ольденбурге, июль 1997 г. (В. Алексеев); Бельгия: пруд в университетском ботаническом саду, Гент, 23 июня 1989 г. (В. Алексеев); Франция: пруд в ботаническом саду Булонь-сюр-Мер, 20 июля 2007 г. (В. Алексеев); Испания: дельта реки Эбро, июнь 2003 г. (М. Миракл); Испания: река Гвадалквивир, Севилья, 4 января 2009 г. (В. Алексеев); Египет: река Нил, Каир, 12 апреля 2003 г. (В. Алексеев).

О п и с а н и е. **С а м к а** (рис. 4a–4j). Тело прозрачное. Длина тела без хвостовых щетинок 1053–1217 мкм. Генитальный сомит удлинённый, расширенный в передней части, закругленный по бокам, соотношение длины и максимальной ширины 1.1. Семяприёмник округлый, верхняя часть заметно больше нижней части. Последних два сомита абдомена слегка короче каудальных ветвей. Анальный сомит с рядом тонких длинных шипиков вдоль заднего края на вентральной стороне и крошечных шипиков на дорсальной стороне; анальная пластинка слегка округлая, слабо выраженная. Отношение длины и ширины каудальных ветвей (рис. 4a, 4b) 4.6–5.3, поверхность ветвей гладкая. Внутренняя щетинка в 1.5–2.1 раза длиннее наружной; латеральная щетинка расположена на уровне последней четверти длины ветвей и примерно равна их ширине. Дорсальная щетинка почти равна или слегка длиннее наружной (1.0–1.2: 1). Соотношение длин каудальных щетинок, начиная с наружной: 1.0/ 5.1–6.1/ 7.5–9.5/ 1.5–2.1.

Антеннулы 17-члениковые, довольно короткие, не достигают дистального края головного сегмента, вооружение как у *A. vernalis*. Антенна состоит из базиподита с двумя медиальными щетинками и одной длинной экзоподитной щетинкой, и трех сегментов эндоподита; вооружение эндоподита как у первого вида; орнаментация базиподита изображена на рис. 4e, 4f. Ротовые конечности как у *A. vernalis*, за исключением большей разницы длин голых щетинок дистального сегмента максиллепы (рис. 4g).

Плавательные ноги P1–P4 с трехчлениковыми ветвями. Дистальные сегменты экзоподитов плавательных P1–P4 также с изменчивой формулой шипов, от 2/ 3/ 3/ 3 до 3/ 4/ 4/ 4. Внутренняя щетинка базиподита P1 оперена сетулами разной длины, слегка заходит за начало третьего сегмента эндоподита. Дистальный сегмент эндоподита P4 удлинённый, в 2.5–2.9 раза длиннее ширины; из дистальных шипов внутренний слегка длиннее наружного (1.1–1.2: 1) и слегка короче членика (0.8–0.9: 1); прикрепление дистальных наружной и внутренней щетинок находится примерно на одном расстоянии от конца сегмента (индекс уровня 0.9–1.0), эти щетинки не доходят до концов соседних шипов; дистальные щетинки эндо- и экзоподита часто

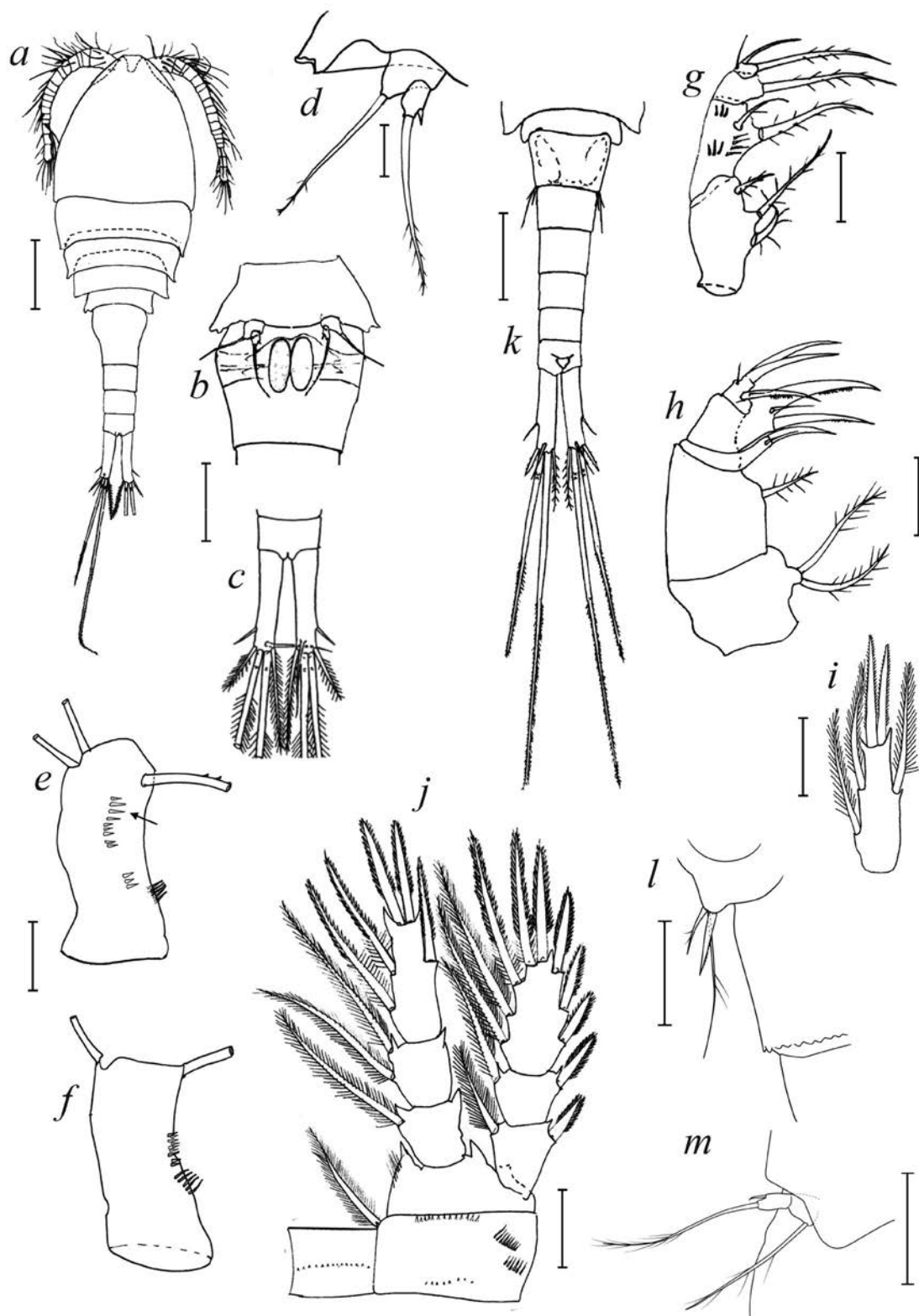


Рис. 4. *Acanthocyclops americanus* (Marsh, 1983). *a–j* – самка; *k–m* – самец; *a* – общий вид; *b* – генитальный сомит и P5; *c* – каудальные ветви; *d, m* – P5; *e* – базиподит A2, фронтально; *f* – базиподит A2, каудально; *g* – максиллипед; *h* – максилла; *i* – P4 Enp3; *j* – P4, каудально, спиновзкая форма; *k* – абдомен; *l* – P6; *m* – P5. Масштаб, мкм: *a* – 200; *b, c, k* – 100; *g–j, l, m* – 50; *d–f* – 25.

частично модифицированы в шипы (спинозная форма). Длина дистального шипа P4 Enp3 слегка превышает длину сегмента (1.1–1.2: 1); дистальная щетинка слегка заходит за конец соседнего шипа. Межкоксовая пластинка P4 несет ряд зубчиков в средней части на каудальной поверхности; орнаментация коксоподита изображена на рис. 4j.

Редуцированная пятая нога двухчлениковая; базальный членик с длинной наружной щетинкой; дистальный членик довольно короткий и округлый, вооружен длинной апикальной щетинкой и внутренним субапикальным шипом; внутренний шип обычно очень короткий и тонкий (рис. 4g).

Самец (рис. 4k–4m). Длина тела без каудальных щетинок 910–1030 мкм. Длина цефалосомы в 1.3 раза длиннее ширины, максимальная ширина ближе к концу длины. Каудальные ветви в 4.1–4.5 раза длиннее ширины, соотношение длин щетинок примерно соответствует самке. Антеннулы 14-члениковые. Строение ротовых конечностей, плавательных ног и редуцированной пятой ноги в основном подобны самке. Редуцированная шестая нога вооружена довольно слабым внутренним шипом, не заходящим за половину длины следующего абдоминального сомита, средней щетинкой короче шипа и очень длинной внешней щетинкой (соотношение длин: 1/ 0.5–0.8 / 1.9–2.2).

Комментарии. Орнаментация базиподита A2 рода *Acanthocyclops* у некоторых видов может быть изменчива (Stoch et Bruno, 2011). Тем не менее можно отметить определенную закономерность в характере дистальной группы зубчиков на фронтальной стороне (стрелка на рис. 4e). Так, у *A. americanus* зубчики этой группы ориентированы почти перпендикулярно длинной оси сегмента и направлены к латеральной стороне сегмента; в то время как у *A. robustus* эти более плотно расположенные зубчики направлены вперед, к дистальной стороне сегмента. Все известные популяции *A. americanus* как в Северной Америке, так и в местах вселения, являются пелагическими. Это планктонный вид, в отличие от литоральных и придонных *A. vernalis* и *A. robustus*. В известном смысле, именно это отличие и убедило европейских исследователей в том, что в Европе появился новый вселенец. Ранее ни один из известных в Европе видов этого рода планктонную нишу не занимал.

Acanthocyclops orientalis Borutzky, 1966

Синонимия: *Acanthocyclops vernalis orientalis* Borutzky, 1966; *Acanthocyclops orientalis* Chang, 2009; *A. magistridussarti* Stoch et Bruno, 2011.

Типовое место обитания. Николаевская пещера на левом берегу реки Горбуша, в 10 км от села Горбуша, Приморский край, Россия.

Типовой материал не сохранился.

Описание. Самка (рис. 5a–5i). Длина тела без хвостовых щетинок 800–1250 мкм, цвет молочно-белый. Цефалоторакс с отношением длины к максимальной ширине около 1.1. Два последних торакальных сомита со слегка выступающими латеральными краями, в меньшей степени, чем у других видов этой группы. Генитальный сомит удлинённый, расширенный в передней части. Семяприёмник с овальным объёмным передним отделом и небольшим задним. Анальный сомит с рядом тонких длинных шипиков вдоль заднего края на вентральной стороне и крошечных шипиков на дорсальной стороне; анальная пластинка слабо выражена, прямая.

Каудальные ветви (рис. 5a, 5b) в 4.0–5.6 раза длиннее ширины, почти параллельные, без волосков. Латеральная щетинка прикреплена примерно на уровне задней четверти латерального края каудальных ветвей; ее длина превышает ширину каудальных ветвей. Внутренняя каудальная щетинка в 2 (Приморье), 1.7 (Италия) или 1.5 (Южная Корея) раза длиннее наружной; она равна длине каудальных ветвей (Приморье) или короче (0.8: 1, Южная Корея и Италия), оперена волосками. Наружная каудальная щетинка в 2 раза короче каудальных ветвей, довольно тонкая, оперена волосками. Дорсальная щетинка примерно равна по длине внутренней щетинке (Приморье и Южная Корея) или короче ее (Италия). Примерное соотношение длин хвостовых щетинок, начиная с наружной: 1/ 6.3/ 9.6/ 1.5–2.0.

Антеннула 17-сегментная, едва достигает заднего края цефалоторакса. Антенна состоит из базиподита с двумя медиальными щетинками и одной длинной экзоподитной щетинкой, и трех сегментов эндоподита; орнаментация базиподита (Южная Корея) изображена на рис. рис. 5g, 5h. Ротовые конечности соответствуют *A. vernalis* (Италия).

Плавательные ноги P1–P4 двуветвистые с трехчлениковыми эндо- и экзоподитами, с формулой шипов экзоподитов: 2/ 3/ 3/ 3 или 3/ 4/ 4/ 4; все щетинки с нормальным оперением, не модифицированы. Соединительные пластинки P1–P3 несут волоски на фронтальной поверхности и голые каудально. Соединительная пластинка P4 голая фронтально и несет центральный ряд довольно длинных зубчиков каудально. P4 Enp3 (рис. 5c, 5d) удлинённый, примерно в 2.7 раза длиннее ширины; у приморских экземпляров заметно короче, лишь в 2 раза длиннее ширины; из дистальных шипов внутренний слегка длиннее наружного и короче членика; дистальные щетинки заходят за концы соседних шипов (у приморских экземпляров значительно).

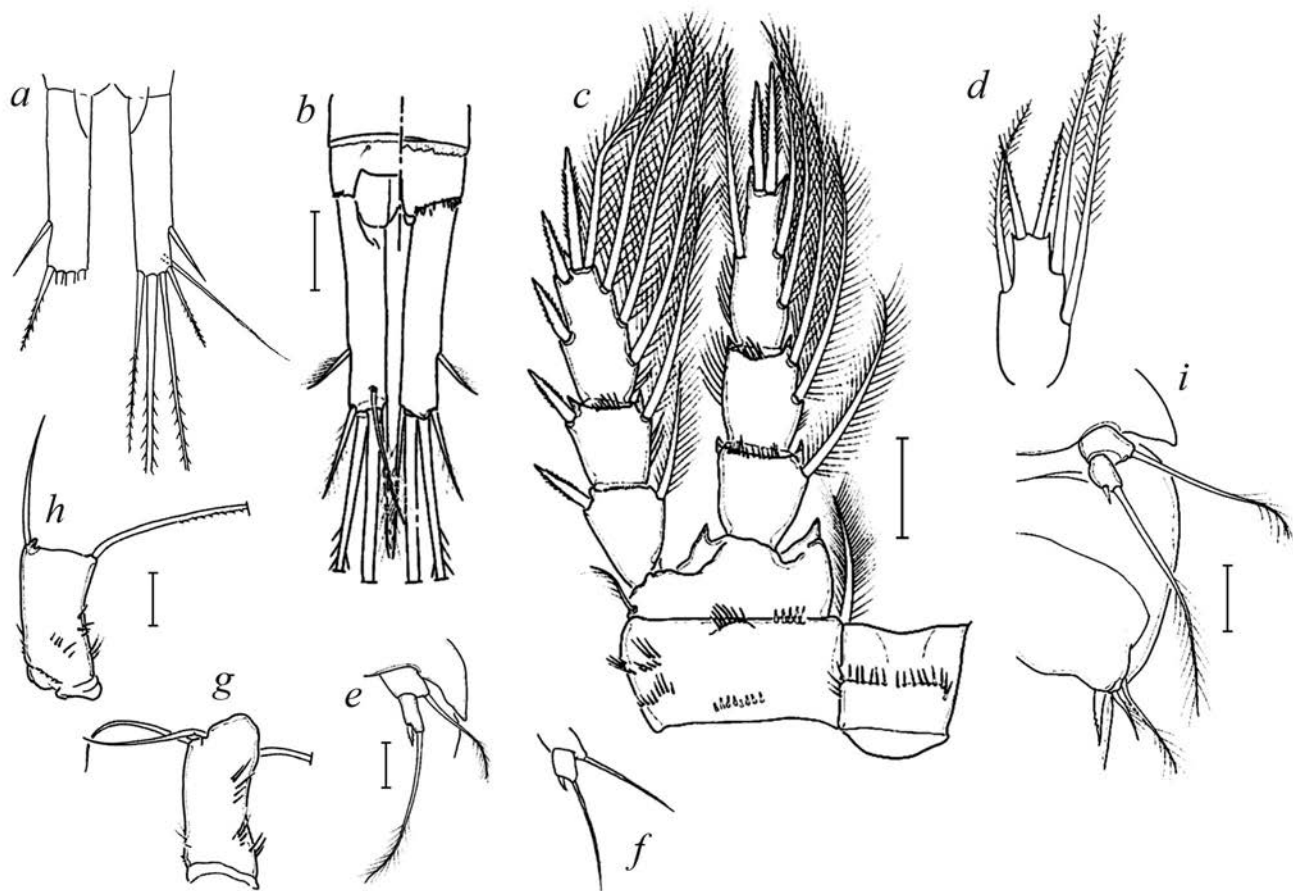


Рис. 5. *Acanthocyclops orientalis* Borutzky, 1966: *a–h* – самка; *i* – самец; *a, b* – каудальные ветви; *c* – P4, каудально; *d* – P4 Епр3; *e, f* – P5; *g* – базиподит А2, фронтально; *h* – базиподит А2, каудально; *i* – P5 и P6. *a, d, f* – Приморье (по: Боруцкий, 1966); *b, c, e, g–i* – Южная Корея (по: Chang, 2009). Масштаб, мкм: *b, c* – 50; *e, g–i* – 25.

Редуцированная нога P5 (рис. 5*e, 5f*) двухчлениковая; проксимальный сегмент вооружен длинной наружной щетинкой. Дистальный сегмент цилиндрический, удлинненный, примерно в 2 раза длиннее ширины; у приморских экземпляров заметно короче; вооружен длинной апикальной щетинкой и коротким субапикальным внутренним шипом.

С а м е ц (рис. 5*i*). P6 в виде широкой неотчлененной пластинки, вооружен коротким внутренним шипом, почти равной ему по длине средней щетинкой и в два раза более длинной наружной щетинкой (Италия и Южная Корея).

Комментарии. Описания самца и самки приводятся преимущественно по более подробному описанию южно-корейских и итальянских экземпляров, так как первоописание Боруцкого было очень кратким. Сведение *A. magistridussarti* в синоним *A. orientalis* выполнено на основании близкого сходства итальянской популяции с южно-корейской, что признают сами авторы (Stoch et Bruno, 2011). Приведенные ими в качестве отличия

особенности орнаментации базиподита А2 кажутся нам недостаточными из-за высокой вариабельности, которая опять же признана самими авторами, описания итальянской формы (Stoch et Bruno, 2011). Вид требует переописания по материалу из типового местообитания, которое, возможно, позволит отделить этот вид от южно-корейской и итальянской форм.

Acanthocyclops europensis Karanovic et Bláha, 2019

Синонимия. *Acanthocyclops europensis* Karanovic et Bláha, 2019

Типовое место обитания: лесной водоем, Соуседовице, Чехия (49°13'33.0"N, 13°52'16.5"E).

Типовой материал. Голотип – ♀, отпрепарированная, на двух предметных стеклах (WAM C55924) из лесного водоема в Соуседовице, Чехия (типовое место обитания). Паратипы: 27 ♀♀ и 12 ♂♂, отпрепарированные, на отдельном стекле каждый (C55925–63) из типового места обитания (собраны 21 марта 2016); 9 ♀♀,

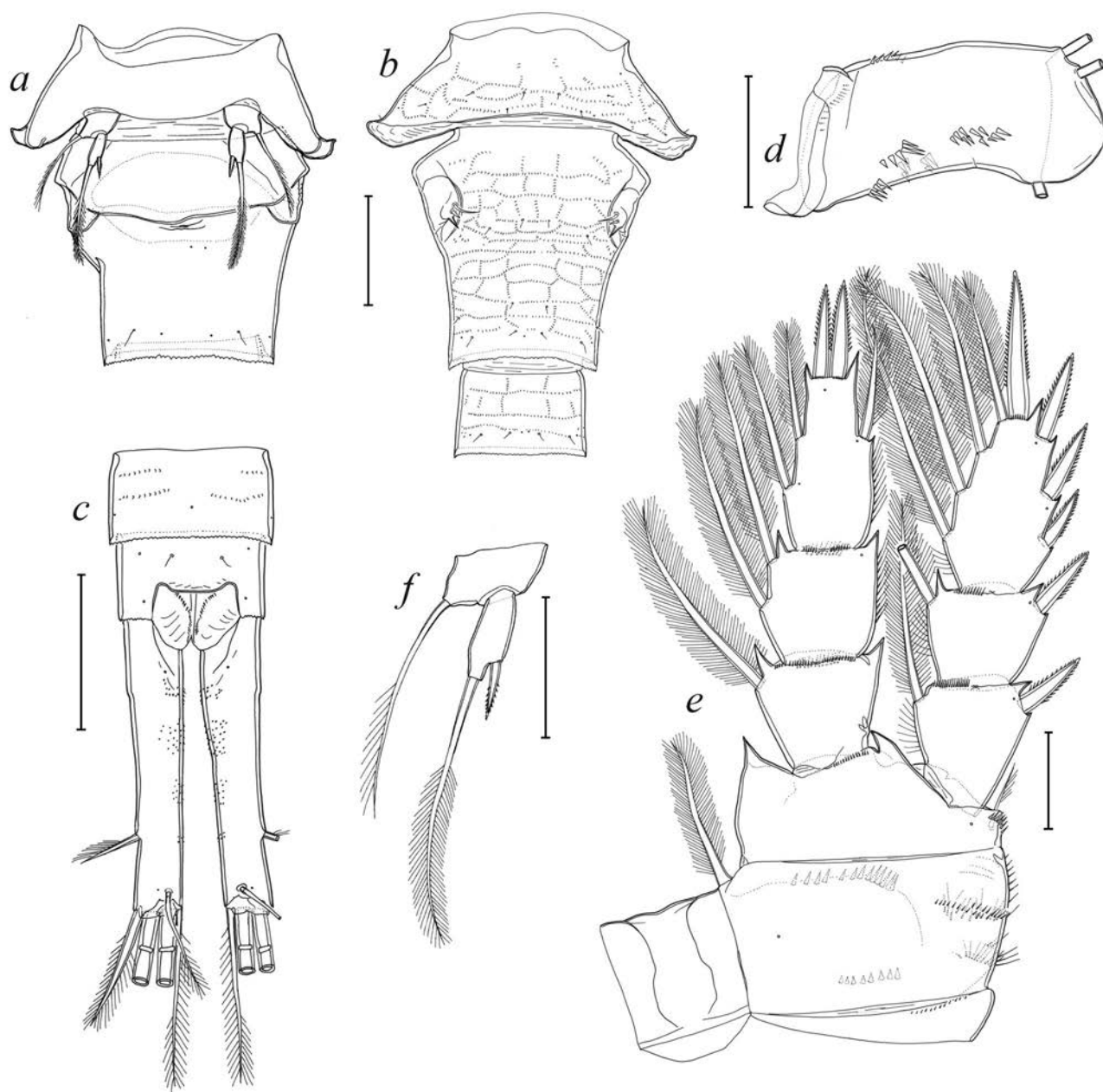


Рис. 6. *Acanthocyclops europensis* Karanovic, Bláha, 2019. Самка: *a* – генитальный сомит, вентрально; *b* – генитальный сомит, дорсально; *c* – каудальные ветви, дорсально; *d* – базиподит A2; *e* – P4; *f* – P5 (по: Karanovic, Bláha, 2019). Масштаб, мкм: *a–c* – 100; *d–f* – 50.

отпрепарированные, на отдельном стекле каждая (C55964–72) из Лезаха, Австрия (временный лесной водоем, 46°59'1.8"N, 12°38'0.4"E, собраны 9 июня 2016); 7 ♀♀ и 5 ♂♂ на одном столике СЭМ (C55973) из типового места обитания; 11 ♀♀ и 5 ♂♂ в двух флаконах (C55974–5) из типового места обитания; 13 ♀♀ в одном флаконе (C55976) из Лезаха, Австрия. Материал помещен в Музей Западной Австралии (WAM).

О п и с а н и е. Самка (рис. 6*a–f*). Форма тела и размеры как у *A. vernalis*. Боковые углы последнего торакального сомита слегка оттянуты в стороны и загнуты кпереди. Генитальный сомит (рис. 6*a*, 6*b*) стройный, с угловатыми боковыми выростами и многочисленными ямками по поверхности. Семяприёмник с овальным передним отделом, заметно более объемный, чем задний. Анальный сомит с рядом тонких длинных шипиков вдоль заднего края на вентральной стороне и крошечных

шипиков на дорсальной стороне; проктодеум с одиночным рядом сетул с обеих сторон, анальная пластинка слабо выражена, почти прямая.

Каудальные ветви (рис. 6с) стройные, длина примерно в 6 раз превышает ширину, слегка расходящиеся, покрыты крошечными зубчиками. Внутренняя щетинка примерно в 1.4 раза длиннее наружной; дорсальная щетинка слегка короче наружной; длина латеральных щетинок превышает ширину ветви.

Антеннула 17-члениковая, сходная по строению с *A. vernalis*. Антенна состоит из базиподита с двумя медиальными щетинками и одной длинной экзоподитной щетинкой, и трех сегментов эндоподита; орнаментация базиподита изображена на рис. 6д. Ротовые конечности не описаны.

Плавательные ноги P1–P4 с трехчлениковыми ветвями. Членик P4 Epr3 широкий, примерно в 1.9 раз длиннее ширины, несет два апикальных шипа и три щетинки; прикрепление дистальных наружной и внутренней щетинок находится на одном расстоянии от конца членика (индекс уровня примерно 1), эти щетинки не доходят до концов соседних шипов; из дистальных шипов внутренний слегка короче наружного и в два раза короче членика. P4 Epr3 с короткой немодифицированной дистальной щетинкой, не заходящей за конец дистального шипа; длина дистального шипа составляет примерно 0.8 от длины членика (рис. 6е).

Редуцированная пятая нога (рис. 6ф) двучлениковая; базальный членик с длинной наружной щетинкой; дистальный членик удлинённый цилиндрический (отношение длины к ширине около 2.5), вооружен длинной апикальной щетинкой и внутренним субапикальным шипом; длина внутреннего шипа меньше длины сегмента.

Шестая пара ног представлена двумя короткими шипиками и одной более длинной щетинкой (рис. 6б).

Самец не описан.

Комментарий. Вид описан очень кратко, многие детали строения нуждаются в уточнении. Тем не менее указанные автором признаки позволяют отличить его от *A. vernalis*. Возможно, что, подобно *A. robustus* и *A. americanus*, характер зубчиков дистальной группы на фронтальной стороне базиподита A2 позволит дополнительно помочь в различении *A. vernalis* и *A. europensis*. Так, у *A. vernalis* эти зубчики более редкие и направлены к латеральной стороне сегмента, а у *A. europensis* эти зубчики расположены в несколько рядов и направлены к дистальному краю. Тем не менее необходимо с осторожностью использовать этот признак до появления более подробного описания *A. europensis* и изучения внутри- и межвидовой изменчивости.

Acanthocyclops borutzkyi Chaban et Alekseev sp. n.

Типовое место обитания: оз. Верхнее, литораль, парк им. Ю.А. Гагарина, Южно-Сахалинск, о-в Сахалин, Россия (46°57'59.5"N, 142°45'16.5"E).

Типовой материал. Голотип — ♀, отпрепарированная, постоянный препарат № 55610; паратипы — 1 ♀ и 1 ♂, отпрепарированные, № 55611A и № 55611B; собраны 19.7.2022; помещены в Федеральную Коллекцию Зоологического Института РАН, Санкт-Петербург, Россия.

Дополнительный материал. Небольшое безымянное озеро близ г. Оха, 1 ♀ (53°38'55.4"N, 142°58'34.3"E); река Имчин, 2 ♀ и 1 ♂ (51°47'53.2"N, 143°07'30.0"E).

Описание. Самка (рис. 7; 8а–8и). Длина тела без хвостовых щетинок 850–1070 мкм. Габитус довольно коренастый (рис. 7а), с максимальной шириной в районе дистального края цефалоторакса. Цефалоторакс с отношением длины к максимальной ширине около 1. Два последних торакальных сомита с заостренными слегка загибающимися вперед латеральными выступами. Генитальный сомит удлинённый, расширенный в передней части, закругленный по бокам, соотношение длины и максимальной ширины 1.1–1.3. Семяприёмник состоит из крупного объемного округлого переднего отдела и меньшего по объему заднего отдела (рис. 7б). Гиалиновая кайма вдоль нижних краев абдоминальных сомитов изрезана на зубцы. Анальный сомит с мелкими тонкими зубчиками вдоль почти всего заднего края, более длинными на вентральной стороне; анальная пластинка слабо выражена, почти прямая. Каудальные ветви (рис. 7с) в 4.3–4.7 раза длиннее ширины, почти параллельные или слегка расходящиеся. Латеральная щетинка оперена несколькими волосками, прикреплена примерно на уровне задней четверти латерального края каудальных ветвей; ее длина слегка превышает ширину каудальных ветвей. Толстая наружная шипообразная щетинка в дистальной части оперена редкими короткими сетулами; в месте прикрепления имеются зубчики; отношение ее длины к длине каудальных ветвей 0.3–0.4: 1. Внутренняя щетинка в 1.2–1.4 раза длиннее наружной и в 0.5–0.6 раза короче каудальных ветвей. Дорсальная щетинка в 1.1–1.3 раза длиннее наружной. Соотношение длин каудальных щетинок, начиная с наружной: 1.0/ 5.7–6.0/ 9.7–10.1/ 1.2–1.4 (центральные щетинки были не обломаны лишь у одного экземпляра).

Антеннула 17-сегментная, едва достигает заднего края цефалоторакса. Вооружение сегментов A1, начиная с первого: 8/ 4/ 2/ 6/ 4/ 2/ 2/ 1/ 1/ 0/ 1/ 1+ae/ 0/ 1/ 2/ 2+ae/ 7+ae; первый сегмент

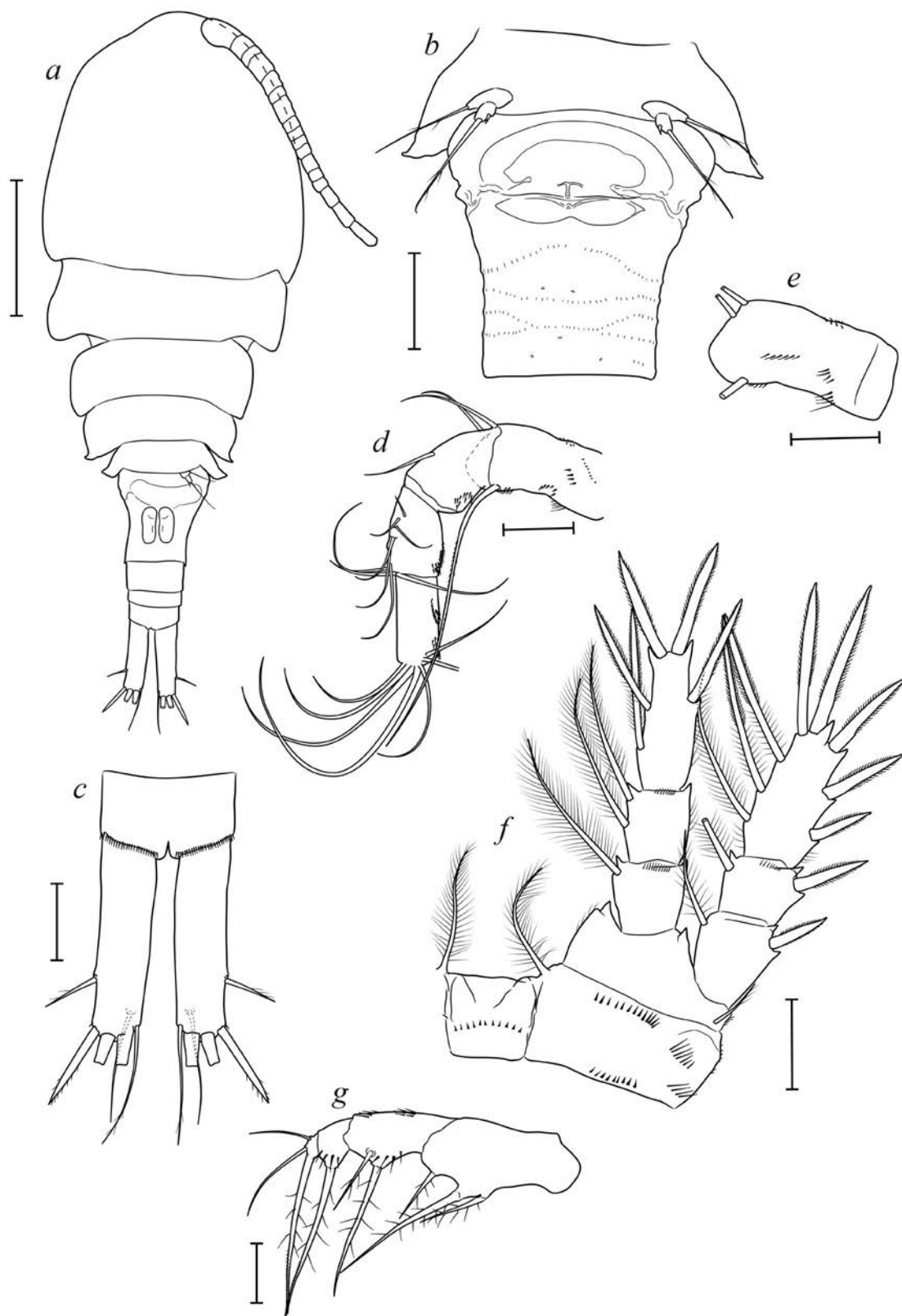


Рис. 7. *Acanthocyclops borutzkyi* Chaban, Alekseev sp. n. Самка: *a* – габитус; *b* – генитальный сегмент и P5; *c* – каудальные ветви, вентрально; *d* – A2, каудально; *e* – базиподит A2, фронтально; *f* – P4; *g* – максиллипед. Масштаб, мкм: *a* – 200; *b–f* – 50; *g* – 25.

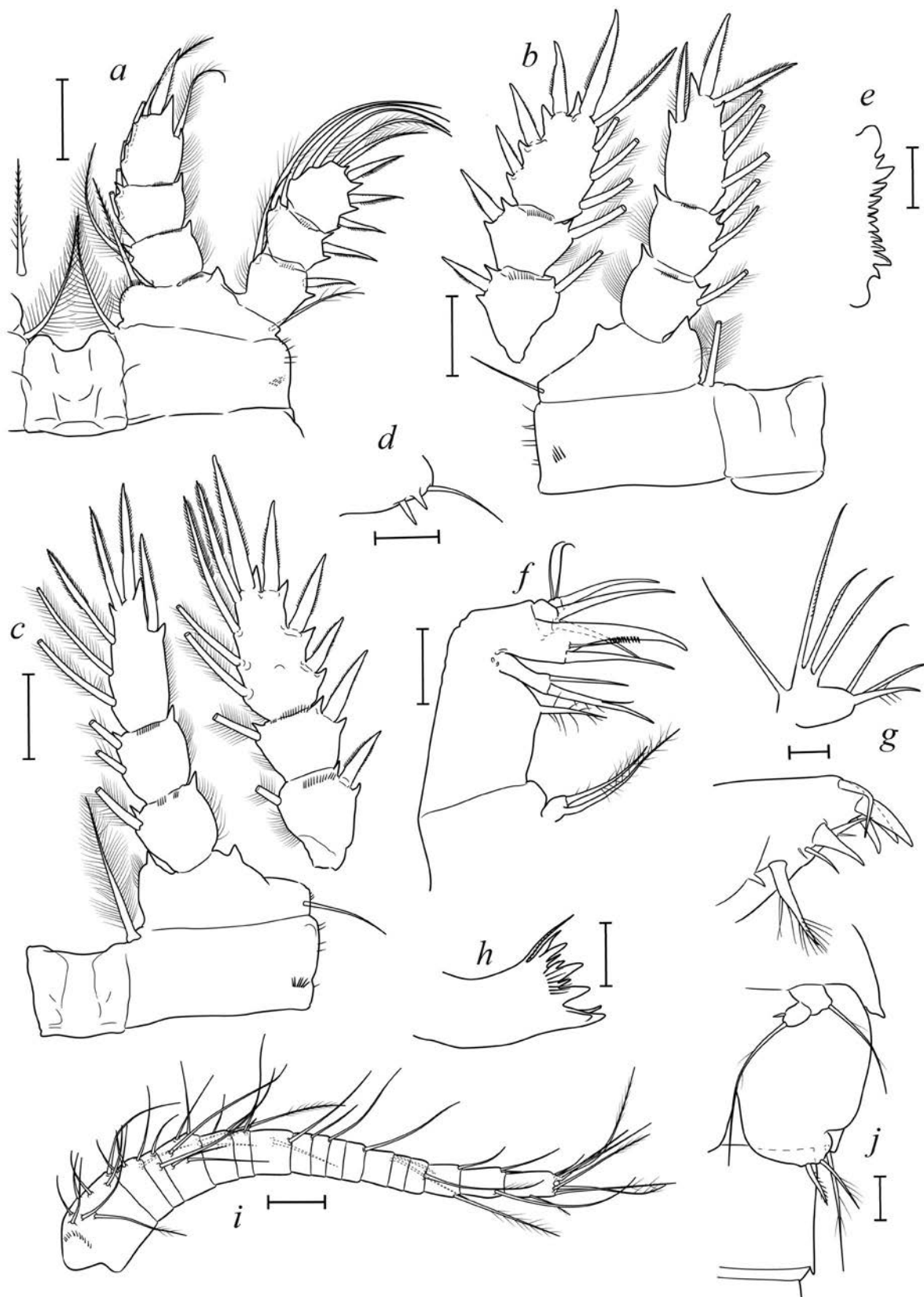


Рис. 8. *Acanthocyclops borutzkyi* Chaban, Alekseev sp. n. Самка: *a* – P1, *b* – P2, *c* – P3, *d* – P6, *e* – верхняя губа, *f* – P4, *g* – максиллула, *h* – мандибула, *i* – антеннула. Самец: *j* – P5 и P6. Масштаб, мкм: *a*, *b*, *c*, *f*, *i* – 50; *d*, *e*, *g*, *h*, *j* – 20.

с рядом зубчиков (рис. 8i). Эстетаск на 12-м сегменте антеннулы доходит примерно до проксимальной четверти 15-го сегмента. Антенна состоит из базиподита с двумя медиальными щетинками и одной длинной экзоподитной щетинкой, и трех сегментов эндоподита; вооруженных, начиная с первого: 1, 9, 7 щетинками (рис. 7d). Орнаментация базиподита изображена на рис. 7d, 7e. Верхняя губа представлена крупной пластинкой, свободный край которой несет крупные тупые зубцы между округлыми боковыми выступами (рис. 8e). Мандибула представлена длинной пластинкой с пальпом, вооруженным двумя длинными оперенными и одной короткой голой щетинками; ее гнатобаза несет группу длинных спинул, оперенную щетинку и тупые зубцы различного размера (рис. 8h). Максиллула имеет типичное циклопидное строение; поверхность пальпа гладкая, щетинки пальпа с короткими волосками (рис. 8g). Максиллипед (рис. 7g) 4-сегментный; вооружение сегментов, начиная с проксимального: 3/2/1/3; второй сегмент орнаментирован двумя латеральными рядами и одной медиальной группой длинных сетул; третий сегмент несет на своей поверхности одну медиальную группу длинных сетул. Максилла 5-сегментная, типичного для семейства строения; поверхности всех сегментов лишены орнаментации; неотчлененный когтевидный шип несет ряд из 8–13 зубцов (рис. 8f).

Плавательные ноги P1–P4 (рис. 7f; 8a–8c) двухветвистые с трехчлениковыми эндо- и экзоподитами; дистальные экзоподиты с формулой шипов: 3/4/ 4/ 4, щетинок: 4/ 4/ 4/ 4; дистальные эндоподиты с формулой шипов: 1/ 1/ 1/ 2, щетинок: 5/ 5/ 5/ 3. Щетинки дистальных сегментов плавательных ног P2–P4 модифицированы – оперены вместо тонких волосков короткими жесткими сетулами подобно шипам. Внутренний шип базиподита P1 оперен неоднородно – несколькими длинными сетулами проксимально и в два раза более короткими сетулами дистально; этот шип слегка заходит за дистальный край Enp2. Межкоксовые пластинки P1–P4 фронтально лишены орнаментации; каудальная поверхность только у P4 несет центральный ряд зубчиков. Внутренние выросты базиподитов P1–P4 несут густые длинные волоски. Орнаментация коксоподита P4 изображена на рис. 7f; внутренняя щетинка коксоподита P4 равномерно покрыта длинными густыми волосками и заходит за дистальный край внутреннего выроста базиподита. P4 Enp3 в 2.0–2.5 раза длиннее ширины; из дистальных шипов внутренний слегка короче наружного (0.95–0.99: 1) и короче членика (0.8: 1); дистальные шипообразные щетинки прикреплены примерно на одном уровне (индекс уровня 0.9–1.0) и не достигают концов соседних шипов. Дистальный шип P4 Exр3 слегка длиннее членика

(1.1–1.2: 1), а также и соседней с ним дистальной шипообразной щетинки (1.1–1.2: 1) (рис. 7f).

Редуцированная нога P5 (рис. 7b) двухчлениковая; проксимальный сегмент вооружен длинной наружной щетинкой; дистальный сегмент цилиндрический, длиннее ширины, вооружен длинной апикальной щетинкой и коротким субапикальным внутренним шипом. Внутренний шип примерно в 2 раза короче дистального членика; апикальная щетинка длиннее наружной в 1.1–1.6 раза. Рудиментная нога P6 представлена небольшой пластинкой, вооруженной двумя короткими шипами и более длинной наружной щетинкой (рис. 8d).

С а м е ц (рис. 8j). Длина тела 730–815 мкм. Габитус короче и стройнее, чем у самки. Два последних торакальных сомита без заостренных загибающихся вперед выступов. Каудальные ветви в 3.8–3.9 раза длиннее ширины, параллельные; каудальные щетинки подобны самке. Антеннулы 14-сегментные. Плавательные ноги схожего с самкой строения, но P4 Enp3 слегка короче, чем у самки, в 2.3 раза длиннее ширины; в отличие от самки внутренний шип длиннее наружного шипа (1.1: 1) и примерно равен членику; дистальные эндо- и экзоподитные щетинки также модифицированы; орнаментация межкоксовой пластинки и коксы P4 как у самки. P5 в целом как у самки, но дистальный членик более короткий и округлый, и внутренний шипик относительно короче, чем у самки. P6 в виде широкой неотчлененной пластинки вооружен толстым внутренним шипом и двумя более длинными оперенными щетинками; соотношение их длин, начиная с внутреннего шипа: 1/1.1–1.3/2.2–2.4.

Ко м м е н т а р и й. Вид, найденный на Сахалине, будучи морфологически близким к *A. americanus*, в отличие от него является сугубо литоральным видом и нигде не доминирует в пелагическом сообществе.

ОБСУЖДЕНИЕ

Систематическое положение представителей группы *vernalis-robustus*, населяющих Палеарктику, претерпело в XX веке довольно серьезные таксономические пертурбации, как оказалось связанные с проникновением из Северной Америки в Палеарктику в начале XX века инвазийного вида этой группы *A. americanus*. Этот вид был отмечен впервые в Великобритании и охарактеризован как вселенец из Америки. Судя по последующим находкам, он довольно быстро распространился по Европе, в том числе проник в типовое место обитания близкородственного и морфологически близкого ему нативного палеарктического вида *A. robustus*, которого он быстро вытеснил.

Морфологическое сходство двух этих видов привело известного систематика профессора Кифера к мысли посетить Норвегию и собрать там, как он рассчитывал, типовой материал вида Сарса. Судя по рисункам Кифера, к тому моменту в озере еще обитали оба вида. На этом основании классик систематики копепод ошибочно отождествил евразийский и американский виды. Авторитет Кифера был настолько велик, что наименование американского вида почти повсеместно, включая страны Америки, было замещено европейским. Единственным исключением стали страны бывшего СССР, где вселенца продолжали регистрировать под прежним названием, опираясь на определители Рылова и Монченко, что позволило лучше проследить скорость и направление расселения американского вида (Монаков, 1968; Монченко, 1974; Выюшкова, Кузнецова, 1974; и др.). При морфологической близости сугубо планктонный американский вид существенно отличался от нативных литоральных видов по экологии, что по мере расселения вселенца в Европе было быстро замечено. Систематиками были предприняты несколько попыток их разделения. Впервые это сделал болгарский копеподолог Траян Петковский. Вселенца, активно заселившего малые озера юга Европы и доминировавшего в летнем зоопланктоне высокотрофных озер, этот автор описал как *A. robustus forma limnetica* Petkovski 1975. Позднее более радикальные действия предприняли И. Мирабдуллаев и Д. Дефайе, переописавшие вселенца в озера Франции как новый для науки вид *A. trajani*, а спустя короткое время ошибочно переописали *A. robustus* под новым названием *A. einsle* (Mirabdullayev et Defaye, 2002, 2004).

Для исправления новосозданного хаоса были объединены усилия международного коллектива систематиков из четырех стран с двух континентов и были применены методы молекулярной генетики (Miracle et al., 2013). Из типовых мест обитания были собраны подробно описанные здесь представители ранее известных европейских видов (*A. vernalis* из пруда в Петергофе, Россия, *A. robustus* из озера близ Осло в Норвегии). В добавление к ним в молекулярно-генетическом тесте участвовали и вновь описанные таксоны указанных авторов, собранные из типовых мест обитания, а также взятые из Genbank. Для сравнения с американским вселенцем профессор Стенли Додсон незадолго до своей трагической гибели прислал нам пробу зоопланктона из водоемов в штате Висконсин, США (типовой водоем для *A. americanus*, на котором работал в свое время Марш) и из некоторых других водоемов на юге США (штат Аризона). Проба из Висконсина содержала большое количество половозрелых особей рода *Acanthocyclops*, которые относились к одному виду и соответствовали описанию Марша (Marsh, 1893), что позволило определить их как

A. americanus. Проведенное в университете Валенсии (Испания) молекулярно-генетическое сравнение образцов внесло определенную ясность в этот вопрос (рис. 9). Из популяции в Висконсине *A. americanus* была отобрана типовая серия, был выделен и описан неотип, а *A. trajani* — признан младшим синонимом. Аналогичная ситуация получилась с другим, описанным этими авторами видом, — *A. einsle*, который оказался синонимом *A. robustus*. Молекулярно-генетические и морфологические исследования этой группы видов, проведенные позднее другими авторами, подтвердили эти результаты (Karanovic et Bláha, 2019). Дальнейшее использование этих младших синонимов затрудняет формирование объективного представления о биоразнообразии Палеарктики.

Проведенный Карановичем и Блаха молекулярно-генетический анализ материала из Южной Европы выявил наряду с тремя валидными видами *A. vernalis*, *A. robustus* и *A. americanus* еще один валидный новый таксон, который отличается от вышерассмотренных форм и который назван авторами *A. europensis*. К сожалению, морфологическое описание было очень кратким, и мы включили его в определительный ключ с некоторой осторожностью, указывая, что этот вид должен быть переописан более подробно. По геному и морфологически он сближается с традиционным *A. vernalis* и имеет ряд сходных с ним признаков, в том числе такой важный и достаточно стабильный, как угловатые выросты по бокам генитального сегмента самки. В то же время по некоторым морфологическим признакам, и что главное — по результатам молекулярно-генетического анализа, эти виды-двойники могут быть разведены (Karanovic et Bláha, 2019). К числу таких морфологических признаков относятся относительно более короткие дистальные шипы и дистальный членик эндоподита четвертой пары плавательных ног. К настоящему времени представители *A. europensis* были найдены в пределах довольно узкого ареала в водоемах юга Чехии и юга Австрии (водосбор реки Дунай). Однако, учитывая большое сходство его с видом-двойником, необходимо после более детального описания *A. europensis* пересмотреть прежние определения *A. vernalis*, прежде всего из Южной части его ареала, с тем, чтобы уточнить подлинный ареал каждого из этих видов.

Описанный в данной статье *Acanthocyclops borutzkyi* sp. n. найден пока только в водоемах Сахалина. Как и некоторые другие представители фауны континентальных циклопид Тихоокеанского региона, он по своим признакам сближается с родственными формами из Северной Америки, в том числе по ряду черт этот вид сходен с инвазийным видом *A. americanus*, но тем не менее убедительно отличается от него рядом черт, к которым относятся строение

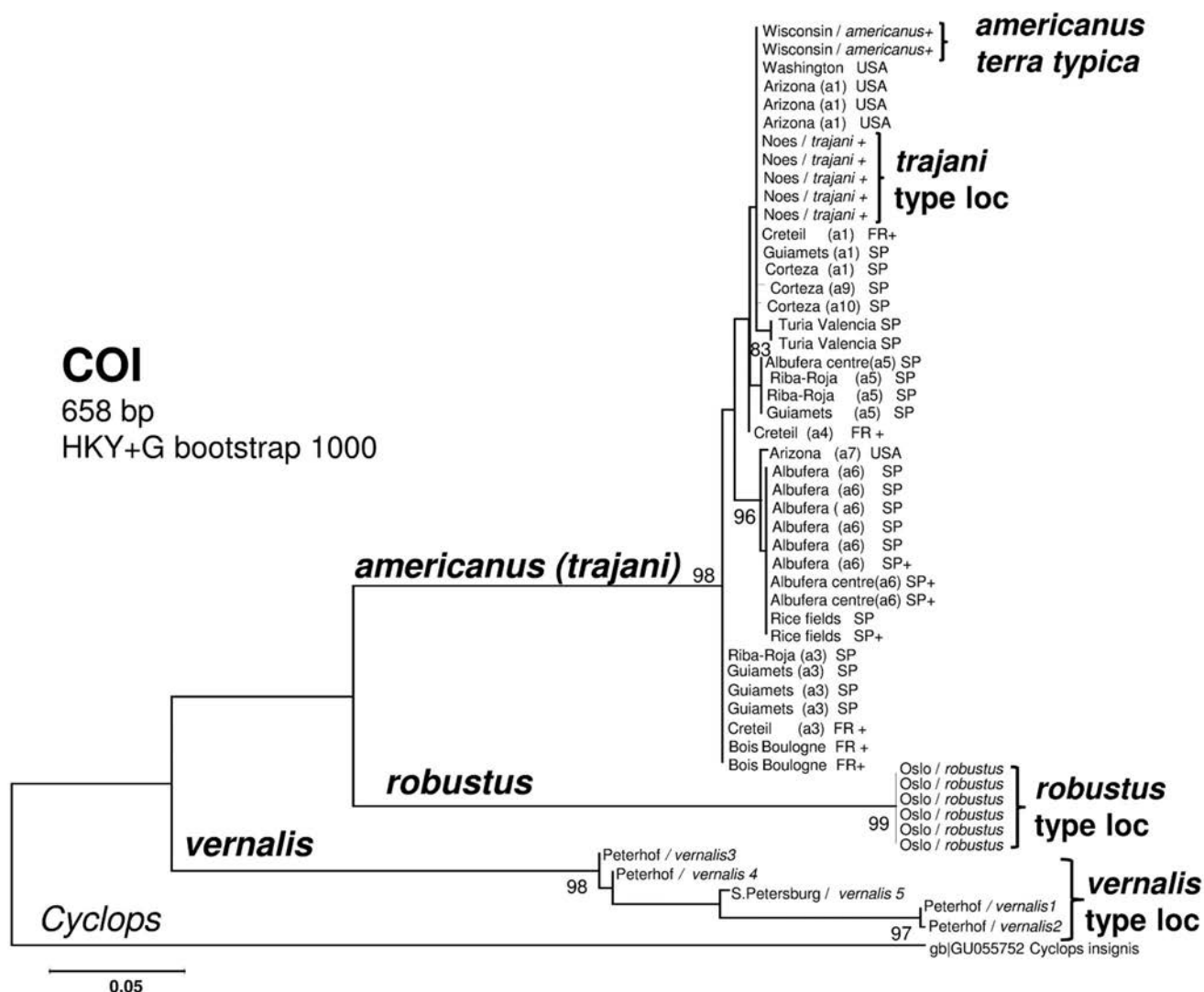


Рис. 9. Филогенетические взаимоотношения *A. americanus*, *A. robustus* и *A. vernalis*, основанные на анализе максимального правдоподобия митохондриальных COI последовательностей (по: Miracle et al., 2013).

дистального сегмента эндоподита P4, более короткая внутренняя щетинка каудальных ветвей, более мощный наружный каудальный шип, более длинные дистальные щетинки максиллипеда и направление фронтальных зубчиков базиподита A2 к дистальной, а не латеральной стороне сегмента. Представляет также интерес присутствие на базиподите A2 характерной группы шипиков у основания экзоподитной щетинки; эту группу иногда упоминают в качестве важного признака при разделении некоторых форм *Acanthocyclops*, однако с учетом сильной вариабельности орнаментации A2 у этого рода, само по себе наличие той или иной группы зубчиков не имеет большой таксономической значимости. Большая вариабельность в появлении в том числе и этой группы сетул на базиподите A2 продемонстрирована в работе с описанием итальянских

популяций *A. magistridussarti*, синонимизированного нами с *A. orientalis* (Stoch et Bruno, 2011).

Таким образом, в современной фауне Палеарктике валидными можно считать в настоящий момент шесть таксонов группы *vernalis-robustus*. Для облегчения видовой идентификации представителей этой группы предлагается определительный ключ.

Ключ для определения видов группы *vernalis-robustus* Палеарктики

- 1 Латеральные края генитального сомита заостряются в верхней части в треугольные выросты; внутренний шип P4 Enp3 короче наружного шипа.2
- Латеральные края генитального сомита округлые, без треугольных выростов; внутренний шип

P4 Enp3 длиннее наружного шипа, слегка короче или они почти равны.....3

2 P4 Enp3 с очень короткими дистальными шипами, составляющими около половины длины членика.....*Acanthocyclops europensis* Karanovic et Bláha, 2019

— P4 Enp3 с более длинными дистальными шипами, составляющими более половины длины членика.....*Acanthocyclops vernalis* (Fischer, 1853)

3 Одна или обе дистальные щетинки P4 Enp3 заходят за концы соседних шипов.....*Acanthocyclops orientalis* Borutzky, 1966

— Ни одна из дистальных щетинок P4 Enp3 не заходит за концы соседних шипов.....4

4 P4 Enp3 с дистальной наружной щетинкой, прикрепленной значительно выше дистальной внутренней (индекс уровня 0.5–0.7); P6 самца с длинным внутренним шипом, заходящим за 3/4 длины следующего абдоминального сомита и почти равным по длине наружной щетинке.....*Acanthocyclops robustus* (G.O. Sars, 1863)

— P4 Enp3 с дистальной наружной щетинкой, прикрепленной почти на одном уровне с дистальной внутренней (индекс уровня 0.9–1.0); P6 самца с довольно коротким внутренним шипом, не заходящим за половину длины следующего абдоминального сомита и почти вдвое короче наружной щетинки.....5

5 Внутренний шип P4 Enp3 слегка короче наружного или почти равен ему; наружный каудальный шип в своей проксимальной половине голый и равномерно толстый, начинает сужаться лишь в дистальной половине; базиподит A2 (рис. 7d, 7e) с группой шипиков близ экзоподитной щетинки; зубчики среднего ряда базиподита A2 направлены к дистальной стороне; внутренний шип P6 самца короче средней щетинки.....*Acanthocyclops borutzkyi* Chaban et Alekseev sp. n.

— Внутренний шип P4 Enp3 длиннее наружного; наружный каудальный шип начинает сужаться начиная от своего основания, поэтому выглядит более тонким и острым; базиподит A2 (рис. 4e, 4f) без группы шипиков близ экзоподитной щетинки; зубчики среднего ряда базиподита A2 (см. рис. 4e, стрелка) направлены к латеральной стороне (перпендикулярно длинной оси сегмента); внутренний шип P6 самца длиннее средней щетинки.....*Acanthocyclops americanus* (Marsh, 1892)

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Современная фауна Палеарктики в настоящее время имеет в своем составе шесть видов рода *Acanthocyclops* группы *vernalis-robustus*. Нативный

вид *A. robustus* имеет наиболее широкое распространение, охватывающее, по-видимому, всю Палеарктику. Недавно описанный *A. europensis* встречен пока только в водоемах юга Европы (Чехия, Австрия), но ареал возможно шире, поскольку он морфологически очень близок к *A. vernalis*. *A. orientalis* обитает в подземных водах юга Европы (Италия) и восточной части Палеарктики (Приморье и Южная Корея). *Acanthocyclops borutzkyi* sp. n. пока отмечен только в водоемах Дальнего Востока (о-в Сахалин).

Инвазийный вид из Северной Америки, *A. americanus*, в настоящее время широко распространен в пелагиали водоемов Европы, значительной части Западной и Центральной Сибири, а также Северной Африки. В литоральной части водоемов этот вид представлен спиной формой. *A. trajani* является младшим синонимом для американского вселенца *A. americanus*, и *A. einslei* является младшим синонимом для *A. robustus*, что подтверждено молекулярно-генетическим и морфологическим анализами; следовательно, эти младшие синонимы не являются валидными таксонами.

В фауне Сахалина описан новый для науки вид, близкий по ряду признаков представителю американской фауны, инвазийному виду *A. americanus*, расселяющемуся в Палеарктике.

Большинство указаний (если не все) на *A. robustus* в Северной Америке, а также указания для пелагических популяций в Евразии скорее всего относятся к спиной форме *A. americanus* и должны быть пересмотрены.

БЛАГОДАРНОСТИ

В работе была использована Федеральная коллекция Зоологического института РАН. Выражаем благодарность коллегам и соавторам, участвовавшим в ре-визии отдельных элементов рассматриваемой группы, а именно: проф. М. Миракле, проф. Э. Винсенте, проф. В.И. Монченко. Благодарим проф. С. Додсона за предоставленный материал по *A. americanus*.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при поддержке гос. задания № 122031100274-7. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

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

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев В.Р., 1995. Cyclopoida // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 2. СПб.: Зоол. ин-т РАН. С. 109–119.
- Боруцкий Е., 1966. Соперода пещер Приморского Края // Зоологический журнал. Т. 45. С. 770–772.
- Вежновец В.В., 2005. Ракообразные (Cladocera, Соперода) в водных экосистемах Беларуси. Каталог. Опред. таб. Мн.: Бел. наука. 150 с.
- Вьюшкова В.П., Кузнецова В.И., 1974. Распространение *Acanthocyclops americanus* (Соперода) в СССР // Зоологический журнал. Т. 53. № 12. С. 1873–1875.
- Монаков А.В., 1968. Фауна циклопид прибрежной зоны Рыбинского водохранилища // Труды ИБВВ АН СССР. № 17. С. 33–40.
- Монченко В.И., 1974. Челюстноротые циклопообразные. Циклопы (Cyclopidae). Фауна Украины. Т. 27. Киев: Наукова думка. 452 с.
- Рылов В.М., 1948. Фауна СССР. Ракообразные. Cyclopoida пресных вод. Т. 3. № 3. М.–Л.: АН СССР. 318 с.
- Семенова А.С., Мирабдуллаев И.М., Шевелева Н.Г., Подшивалина В.Н., 2023. Первая находка *Acanthocyclops trajani* (Соперода, Cyclopidae) в Вислинском заливе Балтийского моря // Биология внутренних вод. № 5. С. 626–641.
- Alekseev V.R., 2021. Confusing invader: *Acanthocyclops americanus* (Copepoda: Cyclopoida) and its biological, anthropogenic and climate-dependent mechanisms of rapid distribution in Eurasia // Water. V. 13. № 10. P. 1423.
- Alekseev V.R., Miracle M.R., Sahuquillo M., Vicente E., 2021. Redescription of *Acanthocyclops vernalis* (Fischer, 1853) and *Acanthocyclops robustus* (Sars, 1863) from neotypes, with special reference to their distinction from *Acanthocyclops americanus* (Marsh, 1892) and its invasion of Eurasia // Limnetica. V. 40. № 1. P. 57–78.
- Bláha M., Hulák M., Slouková J., Těšitel J., 2010. Molecular and morphological patterns across *Acanthocyclops vernalis-robustus* species complex (Copepoda, Cyclopoida) // Zoologica Scripta. V. 39. № 3. P. 259–268.
- Chang C.Y., 2009. Illustrated encyclopedia of fauna & flora of Korea. V. 42. Inland-water Copepoda. Jeonghaeng-sa, Ministry of Education, Seoul, South Korea. 687 p.
- Dodson S., 1994. Morphological analysis of Wisconsin (USA) species of the *Acanthocyclops vernalis* group (Copepoda: Cyclopoida) // J. Crust. Biol. V. 14. № 1. P. 113–131.
- Dussart B.H., 1969. Les Copépodes des eaux continentales d'Europe occidentale. T. II: Cyclopoides et Biologie. N. Boubée et Cie, Paris, France. 292 p.
- Dussart B.H., Defaye D., 2006. World directory of Crustacea Copepoda of Inland Waters. II—Cyclopiformes. Leiden: Backhuys Publishers. 354 p.
- Einsle U., 1996. Copepoda: Cyclopoida. Genera *Cyclops*, *Megacyclops*, *Acanthocyclops*. Guides to the Identification of the Microinvertebrates of the Continental Waters of the World. SPB Academic Publishing bv. 82 p.
- Fischer S., 1853. Beiträge zur Kenntnis der in der Umgegend von St. Petersburg sich findenden Cyclopiden (Fortsetzung) // Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou. V. 26. № 1. P. 74–100.
- Gurney R., 1933. British Fresh-water Copepoda. III. The classification of the Cyclopoida and the parasitic forms derived from them. Ray Society, London. 384 p.
- Karanovic T., Bláha M., 2019. Taming extreme morphological variability through coupling of molecular phylogeny and quantitative phenotype analysis as a new avenue for taxonomy // Scientific Reports. V. 9. № 1. P. 2429.
- Kiefer F., 1929. Crustacea Copepoda. II. Cyclopoida Gnathostoma. Das Tierreich, Berlin und Leipzig. V. 53. 102 p.
- Kiefer F., 1978. Freilebende Copepoda // Die Binnengewässer. Einzeldarstellungen aus der Limnologie und ihren Nachbargebieten. Das Zooplankton der Binnengewässer. 2. Teil. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung: Stuttgart, Germany. P. 1–343.
- Lilljeborg W., 1901. Synopsis specierum huc usque in Suecia observatarum generis Cyclopis, sive Bidrag till en Öfversigt af de inom Sverige iakttagna Arterna af Släktet Cyclops. Kungliga Svenska Vetensk-Akademiens Handlingar, New Series. V. 35. № 4. 118 p.
- Lowndes A.G., 1928. The result of breeding experiments and other observations on *Cyclops vernalis* Fischer and *Cyclops robustus*, G.O. Sars // Internationale Revue der Gesamten Hydrobiologie und Hydrographie. V. 21. № 3/4. P. 171–188.
- Margalef R., 1953. Los Crustáceos de las aguas continentales ibéricas. Biología de las Aguas Continentales, Instituto Forestal de Investigaciones y Experiencias, Madrid. V. 10. 243 p.
- Marsh C.D., 1893. On the Cyclopidae and Calanidae of central Wisconsin // Transactions of the Wisconsin Academy of Sciences, Arts, and Letters. V. 9. P. 189–224.
- Mercado-Salas N.F., Álvarez-Silva C., 2013. A new *Acanthocyclops* Kiefer, 1927 (Cyclopoida: Cyclopinae) from an ecological reserve in Mexico City // Journal of Natural History. V. 47. № 5–12. P. 499–515.
- Mirabdullayev I.M., Defaye D., 2002. On the taxonomy of the *Acanthocyclops robustus* species complex (Copepoda, Cyclopidae) 1. *Acanthocyclops robustus*

- (G.O. Sars, 1863) and *Acanthocyclops trajani* n. sp. // Selevinia. № 1–4. P. 7–20.
- Mirabdullayev I.M., Defaye D., 2004. On the taxonomy of the *Acanthocyclops robustus* species complex (Copepoda, Cyclopidae): *Acanthocyclops brevispinosus* and *A. einslei* sp. n. // Vestnik Zoologii. V. 38. № 5. P. 27–37.
- Miracle M.R., Alekseev V., Monchenko V., Sentandreu V., Vicente E., 2013. Molecular-genetic-based contribution to the taxonomy of the *Acanthocyclops robustus* group // Journal of Natural History. V. 47. № 5–12. P. 863–888.
- Pesta O., 1928. Krebstiere oder Crustacea. I: Ruderfüsser oder Copepoda (1. Calanoida, 2. Cyclopoida) (3. Ordnung). Die Tierwelt Deutschlands und der Angrenzenden Meeresteile nach Ihren Merkmalen und nach Ihrer Lebensweise. Fischer, Jena. V. 9. 136 p.
- Petkovski T.K., 1954. Beitrag zur Kenntnis der jugoslawischen Cyclopiden // Acta Mus. Macedonici Sci. Nat. V. 2. P. 1–31.
- Petkovski T.K., 1975. Revision von *Acanthocyclops*-formen der *vernalis*-Gruppe aus Jugoslawien (Crustacea, Copepoda) // Acta Mus. Macadonici Sci. Nat. V. 14. P. 93–142.
- Rybak J.I., Błędzki L.A., 2010. Słodkowodne skorupiaki planktonowe. Klucz do oznaczania gatunków. Warsaw University Press, Warsaw. 366 p.
- Sars G.O., 1863. Oversigt af de indenlandske Ferskvand-copepoder // Forhandlingar i Videnskabs-Selskabet i Christiania. Aar 1862. P. 212–262.
- Stoch F., Bruno M.C., 2011. *Acanthocyclops magistridussarti* sp. nov., from ground waters of peninsular Italy, with comments on the intraspecific variability of the antennary basis ornamentation (Copepoda, Cyclopoida, Cyclopidae) // Studies on Freshwater Copepoda: a Volume in Honour of Bernard Dussart. Brill. P. 489–506.

REVISION OF THE *ACANTHOCYCLOPS VERNALIS-ROBUSTUS* GROUP (CYCLOPINAЕ, CYCLOPOIDA, COPEPODA) FROM CONTINENTAL WATER BODIES OF THE PALAEARCTIC WITH DESCRIPTION OF A NEW SPECIES

V. R. Alekseev*, O. A. Chaban

Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, Universitetskaya emb., 1,

St. Petersburg, 199034 Russia

* e-mail: alekseev@zin.ru

A revision of the complex *vernalis-robustus* group of *Acanthocyclops*, characterized by 17-segmented antennules and elongated caudal branches, from Palaearctic water bodies is carried out. In total, about 10 taxa of this group have been described from this region, including the invasive American species *Acanthocyclops americanus* (Marsh, 1892). After this revision, six taxa are recognized as valid, including another species, *A. borutzkyi* Chaban et Alekseev sp. n. from Sakhalin Island, described here as new. *Acanthocyclops magistridussarti* Stoch et Bruno, 2011, from groundwaters in Italy, is synonymized with *A. orientalis* Borutzky, 1966, which also inhabits caves in Primorye of Russia and in South Korea. *Acanthocyclops trajani* Mirabdullayev et Defaye, 2002 and *A. einslei* Mirabdullayev et Defaye, 2004, both described from France and Germany, are downgraded to junior synonyms of *A. americanus* and *A. robustus* (G.O. Sars, 1863), respectively. Descriptions of all six valid taxa are provided and an identification key is given to all species of this group from Palaearctic water bodies.

Keywords: systematics and taxonomy, Sakhalin, freshwater cyclopids, biological invasions

УДК 598.2:591.16

ШИРОТНЫЕ ТЕМПЕРАТУРНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ПРИЛЕТА, ГНЕЗДОВАНИЯ, ОТЛЕТА ВОРОБЬЕОБРАЗНЫХ ПТИЦ (PASSERIFORMES, AVES) СЕВЕРА ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

© 2024 г. В. Н. Рыжановский*, В. К. Рябицев**, А. В. Гилев***

*Институт экологии растений и животных УрО РАН,
ул. 8 марта, 202, Екатеринбург, 620144 Россия*

**e-mail: ryzhanovskiy@ya.ru*

***e-mail: riabits@ya.ru*

****e-mail: gilev-ural@ya.ru*

Поступила в редакцию 13.03.2024 г.

После доработки 03.04.2024 г.

Принята к публикации 16.04.2024 г.

Рассматриваются значения температуры воздуха (с учетом широтной изменчивости) на территории Приобской лесотундры и тундр п-ова Ямал в период пребывания здесь воробьеобразных птиц. При продвижении от лесотундры к арктическим тундрам наблюдается значимое снижение средних температур прилета, температуры начала яйцекладки, при этом влияние температуры на сроки отлета не отмечено. Потепление климата на севере Западной Сибири вызывает сдвиг сроков начала прилета и начала размножения на более ранние даты и смещение границ ареалов.

Ключевые слова: Арктика, воробьеобразные птицы, температура, прилет, яйцекладка, отлет, климат

DOI: 10.31857/S0044513424080068, **EDN:** twjhec

Зависимость между распространением птиц и температурными рубежами — явление, хорошо известное для Крайнего Севера (Успенский, 1969). Большинство воробьеобразных птиц Северной Евразии, мигрантов из низких широт, прилетают в гнездовой ареал в период устойчивого повышения температуры воздуха, гнездятся в период постоянно положительных температур, отлетают в направлении зимовки при устойчивом понижении температуры воздуха. Для севера Западной Сибири сроки сезонных явлений (прилета, откладывания яиц, вылупления птенцов, отлета) у разных видов птиц, без связи с конкретной температурой, рассматривались в работах Бойкова (1965); Леоновича, Успенского (1965); Головатина, Пасхального (Golovatin, Paskhalny, 2003). Жуков (2013) выявил сходство южных или северных границ ареалов значительного числа северных видов Западной Сибири с изотермами летних месяцев. Исследования последних десятилетий показали влияние текущих климатических изменений на сроки сезонных явлений ряда северных видов птиц (Jonsen et al., 2006; Zalakevicius et al., 2006; Соловьев и др., 2012; Рыжановский, Гилев, 2020; Волков, Поздняков, 2021).

Для умеренных широт орнитологи, пытаясь объяснить ежегодные вариации в сроках размножения, выделяют температурные пороги начала откладки яиц (Haartman Von, 1954; Болотников и др., 1973; Анорова, 1976; Hecke Von, 1979; Зимин, 1988). Известно также, что в северных частях ареала эти пороги ниже, чем в южных (Wiehe, 1979; Järvinen, Linden, 1980; Хохлова, Головань, 1981; Зимин, 1988). Но сроки отлета из умеренных широт практически не связаны с температурным режимом осени (Соколов, 2010), и нет значимой корреляции отлета или пролета дальних и средних мигрантов в Балтийском регионе со среднемесячными температурами.

Территория Северо-Западной Сибири, где проводились наши наблюдения, характеризуется относительно коротким периодом положительных температур, убывающим к северу, и снижением к северу суточных летних температур (Шиятов, Мазепа, 1995). Одновременно отмечается рост среднегодовой приземной температуры воздуха с конца прошлого века (Павлов, Гравис, 2000), не снижающейся в настоящее время, что связывают с глобальным потеплением. Отмечены положительные многолетние тренды смещения прилета и гнездования на более ранние сроки в связи

с увеличением весенне-летних температур в лесотундре (Рыжановский, Гилев, 2020). Целью настоящего сообщения является конкретизация температуры прилета, яйцекладки, отлета певчих птиц в Нижнем Приобье и на п-ове Ямал в годы наших исследований.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Полевыми наблюдениями охвачена территория от широты окрестностей г. Лабытнанги (66°30' с.ш., 66°25' в.д.) в Приобской лесотундре до широты пос. Сабетта (71°10' с.ш., 72°40' в.д.) на Северном Ямале. Основные материалы получены в лесотундре на полевых стационарах Октябрьский, Харп в окрестностях г. Лабытнанги и непосредственно в пределах города, где проведено наибольшее число наблюдений за период с 1971 по 2020 гг. В 1974–1976 и 1982–1988 гг. действовал стационар Хановэй на Среднем Ямале в районе пос. Мыс Каменный (68°40' с.ш., 73°50' в.д.). В 1975, 1989–1994 гг. наблюдения проводили на Северном Ямале – в районе пос. Сабетта (стационар Яйбари – 71°04' с.ш., 72°40' в.д.).

Повсеместно мы стремились регистрировать начало прилета (первая встреча, первая песня, первый отлов сетями и ловушкой), отыскивали и контролировали в дальнейшем гнезда для установления сроков начала яйцекладки. Общее число контрольных гнезд превышало 3700. В высоких широтах прилет и яйцекладка, как правило, протекают в сжатые сроки. Поэтому первые весенние встречи птиц и находки первых гнезд обычно отражают начало сезонного явления. Сроки отлета птиц фиксировали преимущественно в лесотундре. Температуру дат начала прилета, откладывания яиц, начала отлета определяли на основе данных метеостанций, ближайших к нашим стационарам.

Источником сведений о температуре воздуха в лесотундре были среднесуточные данные метеостанции Салехард (66°31' с.ш., 66°36' в.д.), температуру на Среднем Ямале брали из среднесуточных данных метеостанции Мыс Каменный (68°29' с.ш., 73°30' в.д.). Поскольку данных по метеостанции Тамбей (71°45' с.ш., 71°81' в.д.), ближайшей к стационару Яйбари, у нас нет, температуру на этом стационаре считали средней величиной между температурой Мыса Каменного и данными метеостанции острова Белый (73°24' с.ш., 72°30' в.д.). Непосредственно температуру начала прилета, яйцекладки, окончания отлета определяли по датам первой весенней встречи, датам откладки первого яйца и датам последней встречи особей вида. Поскольку данных по стационару Яйбари немного, для вычисления достоверности трендов изменения

температуры от лесотундры к тундрам объединяли данные по тундровым стационарам.

Материал был обработан статистическими методами, сравнение данных по температурам наступления тех или иных явлений в жизни птиц проводилось методами дисперсионного анализа. Для оценки характера многолетней динамики температур и построения трендов использовался линейный регрессионный анализ. Обработка данных проведена с использованием программ Statistica v. 6.0 (StatSoft Ink., 1984–2003) и Microsoft Excel 2010.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Прилет. Задолго до начала весеннего потепления, при температуре ниже -20°C в отдельные годы, на широту Полярного круга прилетали серые вороны (*Corvus cornix*) и пуночки (*Plectrophenax nivalis*). Средняя многолетняя температура начала прилета у этих видов была -8.9 ($n = 42$) и -9.7°C ($n = 39$) соответственно. Прилет остальных, обычных весной в лесотундре видов начинался при средней многолетней температуре выше 0°C , но в годы с поздними веснами некоторые виды начинали прилет при отрицательных температурах. При этом температура начала прилета воробьиных на Ямал была ниже, чем в лесотундре, т.е. чем севернее, тем ниже температуры, при которых происходит прилет (табл. 1). В лесотундре это чаще положительные температуры, на Ямале – чаще отрицательные.

У большинства видов Приобской лесотундры температура начала прилета в период 1971–2020 гг. постепенно повышалась параллельно росту весенней температуры в эти годы (Рыжановский, Гилев, 2020). Выявлены значимые положительные многолетние тренды температуры прилета у берингийской желтой (*Motacilla tschutschensis*) и белой (*M. alba*) трясогузок, веснички (*Phylloscopus trochilus*), рябинника (*Turdus pilaris*), овсянки-крошки (*Ocyris pusillus*), пуночки, подорожника (*Calcarius lapponicus*). Не значимые, но положительные тренды характерны для других видов лесотундры.

Период исследований на Среднем и Северном Ямале был более коротким, тем не менее в 1974–1976 и 1982–1994 гг. также отмечен рост температуры начала прилета в период от 1974 к 1994 г. На Среднем Ямале у рюма (*Eremophila alpestris*), лугового (*Anthus pratensis*) и краснозобого (*A. cervinus*) коньков, белой и желтоголовой (*M. citreola*) трясогузок, веснички и теньковки (*Phylloscopus collybita*), белобровика (*Turdus iliacus*), овсянки-крошки, на Северном Ямале – у краснозобого конька, белой трясогузки, варакушки (*Cyanecula svecica*), подорожника, чечетки тренды температуры начала прилета также положительные.

Табл. 1. Минимальная, максимальная и средняя температура воздуха (°C) в первый день прилета птиц в Приобскую лесотундру (66°30'), на Средний (68°40') и Северный Ямал (71°04')

Вид	Широта, град		
	66°30'	68°40'	71°04'
<i>Eremophila alpestris</i>	$\frac{-4.5-15.1}{1.1 \pm 0.9 (28)}$	$\frac{-5.6-0.6}{-2.2 \pm 1.2 (6)}$	$\frac{-7.0-0.8}{-3.4 \pm 1.5 (4)}$
<i>Anthus pratensis</i>	$\frac{-10.7-17.2}{2.5 \pm 1.0 (26)}$	$\frac{-4.5-0.8}{2.2 \pm 1.0 (6)}$	X
<i>Anthus cervinus</i>	$\frac{-2.8-5.4}{2.5 \pm 0.6 (21)}$	$\frac{-4.4-2.6}{-0.3 \pm 1.0 (6)}$	$\frac{-0.4-5.0}{1.6 \pm 0.9 (5)}$
<i>Motacilla tschutshensis</i>	$\frac{-0.8-20.0}{5.1 \pm 1.1 (22)}$	X	X
<i>Motacilla citreola</i>	$\frac{3.3-5.3}{4.3 (2)}$	$\frac{-0.7-1.3}{0.4 \pm (8)}$	2.6 (1)
<i>Motacilla alba</i>	$\frac{-8.8-12.2}{0.3 \pm 0.6 (42)}$	$\frac{-6.4-0.5}{-3.0 \pm 1.3 (6)}$	$\frac{-8.0-1.0}{-2.5 \pm 2.0 (4)}$
<i>Prunella montanella</i>	$\frac{-1.1-6.8}{2.7 \pm 0.7 (12)}$	$\frac{-0.4-1.4}{0.4 (3)}$	X
<i>Phylloscopus trochilus</i>	$\frac{-3.6-12.2}{3.4 \pm 0.6 (29)}$	$\frac{-1.6-2.8}{0.8 \pm 0.5 (9)}$	X
<i>Phylloscopus collybita</i>	$\frac{-0.6-7.8}{3.6 \pm 0.6 (17)}$	$\frac{-0.6-3.7}{1.7 \pm 0.5 (10)}$	X
<i>Phylloscopus borealis</i>	$\frac{0.8-21.5}{7.4 \pm 1.0 (27)}$	X	X
<i>Acrocephalus schoenobaenus</i>	$\frac{-0.4-13.6}{8.7 \pm 1.6 (9)}$	$\frac{0.5-5.3}{3.8 \pm 0.8 (7)}$	X
<i>Oenanthe oenanthe</i>	$\frac{-1.5-9.9}{3.6 \pm 0.8 (15)}$	$\frac{-5.8-3.1}{1.1 \pm 1.2 (7)}$	$\frac{-1.0-0.9}{0.1 \pm 0.4 (4)}$
<i>Cyanecula svecica</i>	$\frac{-1.8-14.3}{4.1 \pm 0.7 (27)}$	$\frac{-3.1-3.2}{-0.1 \pm 0.7 (8)}$	$\frac{-1.0-6.0}{1.6 \pm 1.5 (4)}$
<i>Turdus pilaris</i>	$\frac{-8.5-11.8}{1.3 \pm 1.0 (26)}$	—	X
<i>Turdus iliacus</i>	$\frac{-1.6-11.9}{2.4 \pm 0.5 (32)}$	$\frac{-2.5-2.8}{0.2 \pm 0.7 (7)}$	X
<i>Fringilla montifringilla</i>	$\frac{-2.8-10.3}{2.4 \pm 0.6 (34)}$	X	X
<i>Acanthis flammea</i>	$\frac{-7.5-4.9}{-1.0 \pm 0.9 (18)}$	—*	$\frac{-2.2-1.0}{0.1 \pm 0.6 (6)}$
<i>Schoeniclus schoeniclus</i>	$\frac{-3.6-14.1}{3.1 \pm 1.1 (21)}$	$\frac{-3.9-0.3}{-2.2 \pm (3)}$	X
<i>Ocyris pusillus</i>	$\frac{-5.9-11.7}{2.5 \pm 0.7 (29)}$	$\frac{-0.3-3.1}{1.4 \pm 0.4 (9)}$	X
<i>Calcarius lapponicus</i>	$\frac{-10.9-8.1}{1.0 \pm 0.8 (23)}$	$\frac{-3.9-2.8}{-1 \pm 0.7 (7)}$	$\frac{-3.9-0.9}{-0.3 \pm 0.9 (5)}$

Примечания. X — вид не гнездится, * вид (чечетка) начинал прилет раньше начала наших наблюдений, в скобках — число лет наблюдений, прочерк — нет данных.

На рис. 1 в качестве примера приведены тренды изменения температур прилета у белой трясогузки и пеночки-веснички. Видно, что линии трендов в лесотундре и тундре у этих видов располагаются параллельно, рост температуры прилета в этих подзонах идет сходными темпами.

Анализ широтных различий в температуре прилета в лесотундру и на Ямал с помощью дисперсионного анализа показал, что у видов, общих для всей территории, снижение средних температур при продвижении от лесотундры к арктическим тундрам достоверно: $F = 4.00$, $p = 0.05$

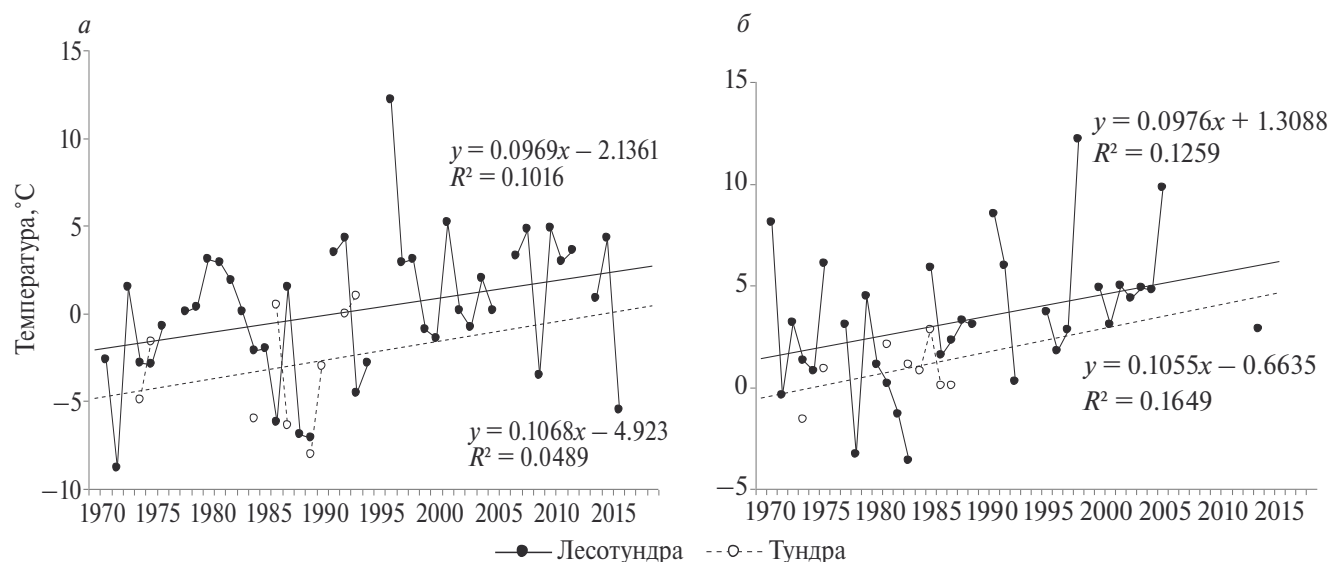


Рис. 1. Температуры прилета и многолетние тренды у белой трясогузки *M. alba* (а) и пеночки-веснички *Ph. trochilus* (б) в лесотундре и тундре Ямала.

у краснозобого конька, $F = 4.06$, $p = 0.05$ у подорожника, $F = 4.84$, $p = 0.03$ у белой трясогузки, $F = 5.22$, $p = 0.003$ у рюма, $F = 7.94$, $p = 0.01$ у варакушки, $F = 13.06$, $p = 0.001$ у каменки (*Oenanthe oenanthe*). Только у чечетки (*Acanthis flammea*) отличия не достоверны. Анализ post-hoc показал, что температуры начала прилета видов на Северный Ямал (в арктические тундры) и на Средний Ямал (в субарктические тундры) достоверно не различаются. При этом температуры прилета в лесотундру достоверно выше, чем в субарктические и арктические тундры.

Откладывание яиц в Приобской лесотундре у всех видов (табл. 2) начиналось при температурах выше нуля, средние величины колеблются от 5 (рябинник) до 13°C (таловка (*Phylloscopus borealis*)). На Среднем и Северном Ямале яйцекладка начиналась при средних температурах, близких к 0°C. Снижение температуры начала яйцекладки с продвижением к северу заметно при сопоставлении как минимальных величин (порогов), так и средних (табл. 2, рис. 2). Сравнение выборок из гнезд в лесотундре с гнездами на Ямале с помощью дисперсионного анализа показало, что практически у всех видов снижение средних температур при продвижении от лесотундры к тундрам высоко достоверны (от $F = 8.46$, $p = 0.01$ у чечетки до $F = 88.45$, $p = 0.001$ у белой трясогузки). Широтных различий в температуре начала яйцекладки не найдено только у каменки, возможно, из-за небольшой выборки.

В некоторые годы первые в сезон яйца в тундрах Ямала были отложены при температуре ниже

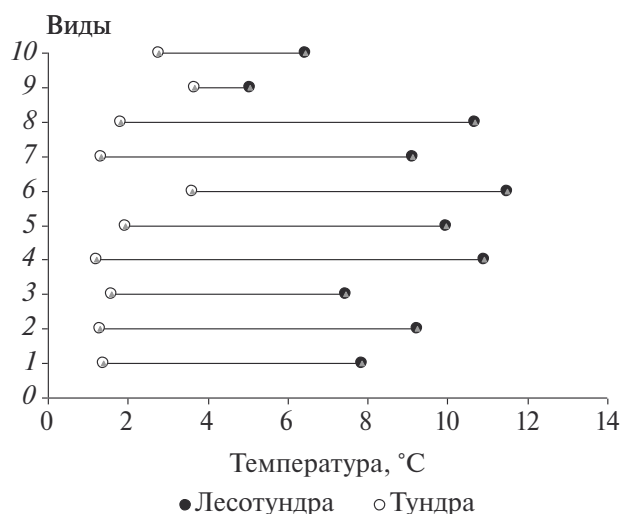


Рис. 2. Температуры начала яйцекладки в лесотундре и тундре Ямала у некоторых видов птиц: 1 – *A. pratensis*, 2 – *A. cervinus*, 3 – *M. alba*, 4 – *C. lapponicus*, 5 – *Ph. trochilus*, 6 – *Ph. collybita*, 7 – *G. svecica*, 8 – *O. pusillus*, 9 – *O. oenanthe*, 10 – *A. flammea*.

0°C. Последнее связано с тем, что яйцо формируется 4–5 суток (Зимин, 1988), и кратковременное похолодание, что на севере не редкость, овогенез и откладывание не останавливает. При этом температура воздуха в предшествующие 3–5 дней всегда была положительная, как и средняя за 5 суток.

Отлет. Осенняя миграция воробьеобразных птиц в Приобской лесотундре начинается в первой–второй

Табл. 2. Минимальная, максимальная и средняя температура воздуха (°C) в первый день начала яйцекладки в Приобской лесотундре (66°30'), на Среднем (68°40') и Северном Ямале (71°04')

Вид	Широта, град		
	66°30'	68°40'	71°04'
<i>Eremophila alpestris</i>	—	<u>0.4–4.0</u> 1.5 (3)	<u>–0.8–2.2</u> 0.7 (2)
<i>Anthus pratensis</i>	<u>5.5–13.1</u> 7.8 ± 1.3 (4)	<u>1.2–1.3</u> 1.3 (2)	—
<i>Anthus cervinus</i>	<u>4.9–12.3</u> 8.1 ± 1.5 (5)	<u>–0.8–3.5</u> 1.3 ± 0.4 (11)	<u>1–1.8</u> 1.4 (2)
<i>Motacilla tschutshensis</i>	<u>1.8–15.4</u> 7.4 ± 2.2 (6)	X	X
<i>Motacilla alba</i>	<u>2.8–12.9</u> 4.5 ± 1.4 (7)	<u>1.3–2.8</u> 2.0 (3)	<u>0.5–1.6</u> 1.0 (2)
<i>Phylloscopus trochilus</i>	<u>3.2–18.7</u> 9.9 ± 1.2 (14)	<u>0.2–6.1</u> 1.9 ± 0.8 (9)	X
<i>Phylloscopus collybita</i>	<u>3.5–22.6</u> 11.5 ± 2.7 (7)	<u>0.2–5.3</u> 3.6 ± 1.0 (5)	X
<i>Phylloscopus borealis</i>	<u>5.6–22.6</u> 13.4 ± 2.4 (7)	X	X
<i>Cyanecula svecica</i>	<u>1.4–15.6</u> 8.1 ± 1.4 (11)	<u>–0.8–2.3</u> 1.3 ± 0.5 (6)	—
<i>Turdus pilaris</i>	<u>0–13.2</u> 5.1 ± 1.6 (8)	—	X
<i>Turdus iliacus</i>	<u>2.9–11.4</u> 6.1 ± 0.1 (7)	—	X
<i>Oenanthe oenanthe</i>	<u>4.2–5.9</u> 5.1 (2)	<u>0–9.3</u> 3.4 ± 1.3 (7)	5.6 (1)
<i>Acanthis flammea</i>	<u>1.6–13.3</u> 6.4 ± 0.9 (15)	<u>1.8–4.7</u> 4.2 ± 1.3 (9)	<u>1.6–9.0</u> 5.3 (2)
<i>Ocyris pusillus</i>	<u>4.7–19.6</u> 10.7 ± 1.4 (11)	<u>–0.7–4.3</u> 1.8 ± 1.0 (5)	X
<i>Calcarius lapponicus</i>	<u>7.8–18.2</u> 10.9 ± 2.0 (5)	<u>0.5–2.9</u> 1.2 ± 0.5 (5)	<u>0–3.8</u> 1.4 ± 0.6 (6)

Примечания. X — вид не гнездится, в скобках — число лет наблюдений, прочерк — нет данных.

декадах августа, заканчивается в третьей декаде октября—первой декаде ноября (Рыжановский, 1997; Пасхальный, Головатин, 2018). Начинают отлет желтые трясогузки и таловки, заканчивают пуночки. Температура начала отлета птиц из лесотундры всегда положительная, т.к. средняя температура августа на широте Полярного круга 11.2°C, lim 7.5–15.1°C (Шиятов, Мазепа, 1995).

Температура окончания отлета у части видов также положительная, но рюмы, луговые коньки, белые трясогузки, рябинники, юрки (*Fringilla montifringilla*), камышовые овсянки (*Schoeniclus schoeniclus*) в отдельные раннеосенние годы (1981, 1984) заканчивали миграцию с первым снегопадом и при отрицательных температурах. Разброс температур последней встречи велик и составляет практически для всех видов 10–15, а иногда и 20°C,

что свидетельствует, видимо, об отсутствии температурных ограничений отлета.

Отлет из тундр Среднего Ямала (пос. Бованенково), по наблюдениям С.В. Шутова (личное сообщение), в 1989 г. заканчивался у желтоголовых трясогузок, весничек, овсянок-крошек в третьей декаде августа при температуре 6–15°C, варакушки, краснозобые коньки, белые трясогузки полностью отлетали в начале сентября при температуре 1–5°C. В эти же дни, в конце августа–сентябре, наблюдали пролет на юг пуночек, но в лесотундре они появлялись в начале зимы, в октябре–ноябре (Пасхальный, Головатин, 2018), при отрицательных температурах. У последнего вида линька заканчивается в середине–конце сентября (Рыжановский, 1997), затем формируется миграционное

Табл. 3. Минимальная, максимальная и средняя температура воздуха (°C) в последний день отлета из Приобской лесотундры

Вид	Температура	Вид	Температура
<i>Eremophila alpestris</i>	<u>-4.4–9.0</u> 1.1 ± 0.9 (12)	<i>Luscinia svecica</i>	<u>1.8–13.9</u> 6.9 ± 1.3 (10)
<i>Anthus pratensis</i>	<u>-1.6–10.3</u> 3.6 ± 0.9 (20)	<i>Turdus pilaris</i>	<u>-4.3–4.3</u> 0.2 ± 0.7 (14)
<i>Anthus cervinus</i>	<u>0.3–14.6</u> 6.0 ± 1.2 (13)	<i>Turdus iliacus</i>	<u>1.1–8.5</u> 5.4 ± 1.3 (5)
<i>Motacilla tschutshensis</i>	<u>7–15.2</u> 9.7 ± 1.2 (6)	<i>Fringilla montifringilla</i>	<u>-0.8–21.0</u> 6.2 ± 1.4 (14)
<i>Motacilla alba</i>	<u>-1–9.1</u> 3.5 ± 0.7 (14)	<i>Emberiza pusilla</i>	<u>1.1–14.3</u> 6.3 ± 0.8 (15)
<i>Phylloscopus trochilus</i>	<u>1.7–14.5</u> 6.4 ± 1.1 (14)	<i>Emberiza schoeniclus</i>	<u>-3.9–10.2</u> 2.9 ± 0.7 (22)
<i>Phylloscopus collybita</i>	<u>2.6–14.6</u> 8.0 ± 1.4 (8)	<i>Calcarius lapponicus</i>	<u>1.1–10.1</u> 5.7 ± 1.1 (7)
<i>Phylloscopus borealis</i>	<u>2.7–12.7</u> 6.7 ± 0.9 (6)	<i>Plectrophenax nivalis</i>	<u>-9.6–1.2</u> -2.6 ± 0.9 (15)

В скобках — число лет наблюдений.

состояние, начинается ожирение, но отлет из тундры затягивается до холодов.

ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ многолетних данных (Рыжановский, Гилев, 2020) показал, что в лесотундре кратковременные подъемы и спады температуры могут не оказывать существенного влияния на начало прилета птиц. Большее значение имеет общий ход весны, который можно охарактеризовать средними температурами за определенный период. Найдены значимые отрицательные корреляции дат начала прилета и среднемесячных температур мая: чем выше температуры, тем раньше начинается прилет, что следовало ожидать.

Средние температуры начала яйцекладки в лесотундре и на Ямале достаточно сильно различаются. В лесотундре это температуры не ниже 5, чаще — около 10 градусов, на севере Ямала это обычно 1–3 градуса (табл. 2, рис. 2). Отметим, что у близких видов (видов одного рода) температуры начала яйцекладки весьма сходны. Так, в лесотундре у коньков они составляют 8–9 градусов, у трясогузок практически совпадают, составляя 7.45 градуса, у пеночек — 10–13 и у дроздов — 5–6 градусов (табл. 2). Возможно, это связано со сходством физиологических особенностей этих птиц. Можно предполагать, что это температуры, при которых птицы этих видов предпочитают начинать яйцекладку. Резкое понижение температуры начала яйцекладки при продвижении на север Субарктики отражает более суровые условия и необходимость

начинать яйцекладку раньше, практически, как только температура станет чуть выше 0, иначе велика вероятность не успеть вывести потомство.

Сроки отлета первогодков определяет миграционное состояние, наступающее как следствие реализации программы онтогенеза и фотопериодических условий второй половины лета (Gwinner, 1972; Дольник, 1975; Носков, Рымкевич, 2010). Сроки отлета взрослых птиц устанавливаются во время весенней фотостимуляции. Они корректируются брачной активностью, линькой и фотопериодом (Дольник, 1975; Соколов, 2006). Температура воздуха определяется сезонностью климата высоких широт, и постепенное её осеннее снижение в одни годы, резкое в другие годы мало влияет на сроки окончания отлета. Но стимулом для отлета пуночек, наравне с сокращающимся днем, возможно, является именно температура, в отличие от заканчивающих отлет в конце лета желтых трясогузок, таловок, камышевок-барсучков (*Acrocephalus schoenobaenus*), явно не имеющих температурных пределов отлета.

Каждый вид птиц в силу особенностей метаболизма толерантен к определенному интервалу температур, поэтому температурный режим конкретной местности непосредственно влияет на возможность существования этого вида (Шилов, 1985). Наблюдается общая тенденция увеличения видового состава птиц лесотундры и субарктических тундр на фоне снижения численности отдельных видов в лесотундре, вплоть до их исчезновения при гнездовании. В 1970 г., к началу нашего изучения орнитофауны Приобской лесотундры и тундр

полуострова Ямал, список птиц включал 116 видов. В 1984 г. в нашем обзоре для этой территории (Данилов и др., 1984) приведено 186 видов, включая 121 вид гнездящихся птиц, в 2020 г. в новом обзоре (Рябицев, Рыжановский, 2022) приведено 227 видов, включая 163 гнездящихся. Большинство новых видов птиц сначала входили в список залетных, гнездились в северной тайге и южной лесотундре, продвигаясь по мере потепления на север. Параллельно происходит смещение к северу видов-субарктов. В частности, подорожники и рюмы практически исчезли из лесотундры, снизилась в лесотундре численность краснозобых коньков, но в тундрах эти птицы обычны, как и раньше. Дальнейшее изменение климата отразится на авифауне высоких широт.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

При продвижении от лесотундры к арктическим тундрам наблюдаются значимое снижение средних температур для прилета воробьиных птиц, снижение температуры для начала яйцекладки, при отсутствии температурного влияния на сроки отлета. Текущее изменение климата влияет на сроки прилета и размножения птиц смещением этих сроков на более ранние даты и на движение границ ареалов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубокую признательность сотруднику Института экологии растений и животных УрО РАН Агафонову Л.И. за материалы по климату Западной Сибири, директору Арктического стационара УрО РАН В.Г. Штро за некоторые сведения о прилете птиц в г. Лабытнанги. Авторы чрезвычайно благодарны участникам наших экспедиций за их вклад в сбор полевых материалов.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках госзадания Института экологии растений и животных УрО РАН.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

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

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы декларируют отсутствие конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Анорова Н.С., 1976. Размножение популяции мухоловки-пеструшки в зависимости от возраста птиц // Орнитология. М. Вып. 12. С. 77–86.
- Бойков В.Н., 1965. Материалы по фенологии птиц северной лесотундры (низовья р. Полюя) // Экология позвоночных животных Крайнего Севера. Свердловск. Труды Ин-та биол. УФАН СССР. Вып. 38. С. 111–140.
- Болотников А.М., Шураков А.И., Шкарин В.С., 1973. К экологии размножения дроздов в Предуралье // Сб. статей по орнитологии. Пермь. С. 29–34. (Учен. Зап. Пермского пед. ин-та. Т. 113).
- Волков С.В., Поздняков В.И., 2021. Влияние погодных условий на сроки прилета и репродуктивные показатели розовой чайки (*Rhodostethia rosea*) в дельте реки Лены (Якутия) // Зоологический журнал. Т. 100. 1. С. 57–67.
- Данилов Н.Н., Рыжановский В.Н., Рябицев В.К., 1984. Птицы Ямала. М.: Наука. 333 с.
- Дольник В.Р., 1975. Миграционное состояние птиц. М.: Наука. 398 с.
- Жуков В.С., 2013. Сходство границ ареалов птиц с изотермами летних месяцев в тундровой зоне Западно-Сибирской равнины // Поволжский экологический журнал. № 1. С. 16–28.
- Зимин В.Б., 1988. Экология воробьиных птиц северо-запада СССР. Л.: Наука. 184 с.
- Леонович В.В., Успенский С.М., 1965. Особенности климата и жизнь птиц в Арктике // Экология позвоночных животных Крайнего Севера. Свердловск. С. 141–148.
- Носков Г.А., Рымкевич Т.А., 2010. Регуляция параметров годового цикла и ее роль в микроэволюционном процессе у птиц // Успехи современной биологии. Т. 130. № 4. С. 346–359.
- Павлов А.В., Гравис Г.Ф., 2000. Вечная мерзлота и современный климат // Природа. № 4. С. 10–17.
- Пасхальный С.П., Головатин М.Г., 2018. Характеристики завершающих этапов осенней миграции воробьиных птиц Passeriformes в низовьях Оби // Русский орнитологический журнал. Т. 27. № 1681. С. 5041–5062.
- Рыжановский В.Н., 1997. Экология послегнездового периода жизни воробьиных птиц Субарктики. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та. 282 с.
- Рыжановский В.Н., Гилев А.В., 2020. Об иерархии факторов, определяющих сроки начала прилета воробьеобразных птиц (Passeriformes) в Приобскую лесотундру // Зоологический журнал. Т. 99. № 4. С. 436–449.
- Рябицев В.К., Рыжановский В.Н., 2022. Птицы полуострова Ямал и Приобской лесотундры. Т. 1, 2. 1016 с.

- Соколов Л. В., 2006. Влияние глобального потепления климата на сроки миграции и гнездования воробьиных птиц в XX веке // Зоологический журнал. Т. 85. № 3. С. 317–341.
- Соколов Л. В., 2010. Климат в жизни растений и животных. СПб.: Тесса. 343 с.
- Соловьев М. Ю., Поповкина А. Б., Головнюк В. В., 2012. Некоторые результаты многолетнего мониторинга популяций куликов на Таймыре // Бутурлинский сборник: Материалы IV Международных Бутурлинских чтений. Ульяновск. С. 268–276.
- Успенский С. М., 1969. Жизнь в высоких широтах. На примере птиц. М.: Мысль. 463 с.
- Хохлова Т. Ю., Головань В. И., 1981. К биологии мухоловки-пеструшки в Южной Карелии // Экология наземных позвоночных Северо-Запада СССР. Петрозаводск. С. 11–29.
- Шилов И. А., 1985. Физиологическая экология животных: Учебное пособие. М.: Высшая школа. 328 с.
- Шиятов С. Г., Мазена В. С., 1995. Климат / Природа Ямала. Екатеринбург: Наука. С. 32–68.
- Golovatin M. G., Paskhalny S. P., 2003. Timing of arrival and breeding of birds in the North of Western Siberia: relationship with the weather // Avian Ecology Behavior. V. 11. P. 47–69.
- Gwinner E., 1972. Endogenous timing factors in bird migration // Animal orientation and navigation. NASA. Washington. D.C. P. 321–328.
- Haartman L. Von, 1954. Der Trauerfliegenschnäpper. III. Die Nahrungsbiologie // Acta Zool. Fenn. № 83. P. 1–96.
- Hecke P. Von, 1979. Zur Brutbiologie des Baumpiepers (*Anthus t. trivialis*): Legeperiode, Gelegegröße, Brutfolge // J. Ornithol. Bd. 120. № 1. S. 12–29.
- Järvinen A., Linden H., 1980. Timing of breeding and clutch size in Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* in Finnish Lapland // Ornis fenn. V. 57. № 3. P. 112–116.
- Jonsen N., Linden A., Ergon T., Knudsen E., Vik J. O., Rubolini D., et al., 2006. Rapid advance of spring arrival dates in long-distance migratory birds // Science. V. 312. P. 1959–1961.
- Wiehe H., 1979. Brutbiologische untersuchungen an Gelbspöttern (*Hippolais icterina*) // Ornithol. Mitt. Bd. 31. № 7. S. 151–155.
- Zalakevicius M., Bartkeviciene G., Raudonikis L., Janulaitis J., 2006. Spring arrival response to climate change in birds: a case study from eastern Europe // Journal Ornithology. V. 147. P. 326–343.

LATITUDINAL TEMPERATURE CHARACTERISTICS OF THE ARRIVAL, NESTING AND DEPARTURE OF PASSERINE BIRDS (PASSERIFORMES, AVES) IN THE NORTH OF WESTERN SIBERIA

V. N. Ryzhanovskiy*, V. K. Ryabitsev**, A. V. Gilev***

*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences,
March 8th Street, 202, Ekaterinburg, 620144 Russia*

*e-mail: ryzhanovskiy@ya.ru

**e-mail: riabits@ya.ru

***e-mail: gilev-ural@ya.ru

Temperature indicators of the presence of passerine birds in the near-Ob forested tundra and tundra of Yamal Peninsula are considered, with special reference to latitudinal variability. When moving from the forested tundra to the Arctic tundra, a significant decrease in average arrival temperatures and a temperature decrease at the beginning of oviposition are observed, with no temperature effect revealed on the timing of departure.

Keywords: Arctic, passerine birds, temperature, arrival, egg-laying, departure, climate

УДК 591.446:591.438-936.3

PANCREAS ASELLI, ЦЕНТРАЛЬНОЕ ЖИРОВОЕ ВКЛЮЧЕНИЕ ИЛИ БОЛЬШОЙ БРЫЖЕЕЧНЫЙ ЛИМФАТИЧЕСКИЙ УЗЕЛ ЗЕМЛЕРОЕК (SORICIDAE, EULIPOTYPHILA)

© 2024 г. Ю. А. Давыдова^{a, *}, Д. В. Нестеркова^a, Л. И. Дроздова^b

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

^bУральский государственный аграрный университет, Екатеринбург, 620075 Россия

*e-mail: davydova@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 26.03.2024 г.

После доработки 11.06.2024 г.

Принята к публикации 11.06.2024 г.

Представлен обзор исследований большого брыжеечного лимфатического узла (ББЛУ) землероек (Soricidae, Eulipotyphla) — органа, значение которого долгое время было предметом дискуссии. Одни исследователи из-за высокой изменчивости массы и размеров приписывали ему метаболические или даже запасающие функции, другие — считали его аналогом фабрициевой сумки птиц, ответственной за иммунитет. Мы проследили изменение взглядов на роль этого органа в лимфатической и иммунной системах и оценили перспективность его дальнейшего изучения.

Ключевые слова: лимфатические узлы, брыжейка, nodus lymphaticus mesentericus magnus

DOI: 10.31857/S0044513424080071, **EDN:** twfuev

Исследователи давно обратили внимание на большой железоподобный орган в брюшной полости землероек (Soricidae, Eulipotyphla) (Holmes, 1964, 1965; Межжерин, Мельникова, 1966; Окулова, 1970; Twigg, Hughes, 1970). Орган имел овальную форму и был покрыт тонкой оболочкой с хорошо выраженными кровеносными сосудами. Ткань органа представляла собой прозрачную массу, похожую по консистенции на ткани тимуса. Больше всего исследователей поражали масса и размеры органа, сопоставимые с массой и размерами почки (например, у обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus*) средняя масса органа составляла 52.6 мг, а средняя масса почки — 54.8 мг; цит. по: Tshiperson, 1997)).

Впервые этот орган у землероек подробно описал в 1964–1965 гг. английский анатом R.L. Holmes. Результаты детального макро- и микроморфологического исследования не оставляли сомнений, что этот орган — брыжеечный лимфатический узел, часть лимфатической системы. Однако дальнейшая история изучения особенностей строения и функций органа была не простой. Некоторые авторы отводили ему роль резерва питательных веществ и долгое время именовали “центральным внутриполостным жировым включением” (Межжерин, Мельникова, 1966; Ивантер, 1974; Ивантер и др., 1985). Только в 1997 г. Tshiperson, выполнив цитологический анализ большого брыжеечного

узла, “вернул” в литературу представление об этом органе как лимфатическом (Tshiperson, 1997).

В настоящей работе представлен обзор исследований, посвященных большому брыжеечному лимфатическому узлу землероек. Обзор позволил проследить изменение взглядов на роль этого органа сначала в лимфатической, а затем в иммунной системах и оценить перспективность его дальнейшего изучения. Необходимость проведения такого анализа была продиктована и тем, что среди териологов до сих пор встречается заблуждение относительно функции этого органа.

При описании большого брыжеечного лимфатического узла землероек авторы использовали различные термины — большая брыжеечная железа и большое лимфоидное тело, центральное внутриполостное жировое включение и жировое тело, и др. Наиболее часто использовали историческое название брыжеечных лимфатических узлов — “Pancreas Aselli” (Азеллиев орган, или поджелудочная железа Азелли), которое они получили в честь первооткрывателя лимфатической системы и которое распространилось на большой брыжеечный лимфатический узел. Поскольку общепринятого обозначения этого органа в настоящее время нет, мы будем называть его “большой брыжеечный лимфатический узел” (сокращенно ББЛУ). Вместе с тем мы сохранили в обзоре терминологию,

которую авторы использовали в своих исследованиях. Для удобства читателя мы также привели краткие сведения о строении лимфатических узлов млекопитающих.

Лимфатические узлы — часть лимфатической системы млекопитающих

Лимфатическая система млекопитающих состоит из специализированных сосудов и органов и отвечает за множество функций в организме. От кровеносной системы лимфатическую систему (которую считают ее частью) отличает наличие лимфатических узлов. Эти узлы выполняют следующие функции: барьерно-фильтрационную (задерживают бактерии и чужеродные частицы), гемопоэтическую (принимают участие в образовании лимфоцитов) и иммуноцитопоэтическую (образуют плазматические клетки, вырабатывающие антитела). Узлы располагаются по ходу лимфатических и кровеносных сосудов (чаще возле крупных вен) и, сокращаясь, способствуют продвижению лимфы.

Размеры и количество лимфатических узлов у разных видов млекопитающих различаются, например у человека длина лимфатического узла может достигать 50 мм, а у домашней лошади — 5 см. При этом у человека насчитывают до 500–600 лимфатических узлов, у домашней лошади — до 8000 (Жеденов, 1958). Лимфатические узлы могут образовывать группы (или пакеты). Группы могут состоять как из 2–3, так и из 10–20 узлов (Кутырев и др., 2011). Жеденов (1958) предположил, что пакеты (у домашней лошади пакет может включать до 40 лимфатических узлов) аналогичны единичным узлам у других видов. Форма лимфатических узлов млекопитающих может быть разнообразной. Кроме обычной бобовидной или округлой формы, встречаются узлы лентовидной, сегментарной формы, которые рассматривают как результат слияния более мелких узлов (Анатомия человека, 1993).

Макро- и микроморфологическое строение лимфатического узла млекопитающих также хорошо известно (Руководство по гистологии, 2011). Узел обычно имеет выпуклую сторону, к которой подходят сосуды, приносящие лимфу, и вогнутую сторону — ворота, через которые в него проникают артерии и нервы и выходят выносящие лимфатические сосуды. Узел покрыт капсулой, образованной соединительной тканью и гладкими мышечными волокнами, благодаря которым он может сокращаться. От капсулы вглубь узла направляются трабекулы, образующие строма. Строма, в свою очередь, образована ретикулярной соединительной тканью, в составе которой присутствуют фагоцитирующие клетки — макрофаги.

В лимфатическом узле выделяют корковое (ближе к капсуле) и мозговое вещество. В корковом

веществе располагаются фолликулы. В герминативном центре фолликула (бурсазависимая зона) и в паракортикальной зоне (тимусзависимая зона) происходят антигензависимая пролиферация и дифференцировка В- и Т-лимфоцитов. В мозговом веществе скопления лимфоидной ткани представлены мозговыми тяжами, в которые мигрируют В-лимфоциты из коркового вещества. Здесь В-лимфоциты дифференцируются окончательно в плазматические клетки, которые продуцируют антитела (иммуноглобулины). Чужеродные антигены, попадая вместе с лимфой в лимфатический узел, приводят к развитию иммунных реакций. В зависимости от типа антигенов эти реакции развиваются в бурса- или тимусзависимых зонах, что приводит к увеличению в них лимфоидных скоплений.

Существуют разные классификации лимфатических узлов у млекопитающих, в основе большинства из них лежит топографический принцип — отношение к областям тела, органам или крупным сосудам (Анатомия человека, 1993). Так, например, различают узлы аппарата движения — конечностей, головы и шеи (соматические) и узлы грудной и брюшной полости (висцеральные). В висцеральные узлы собирается лимфа от внутренних органов, о чем свидетельствует их название: трахеобронхиальные, брыжеечные и т.д.

Pancreas Aselli — историческое название брыжеечных лимфатических узлов

Брыжейка — анатомическое образование брюшины, с помощью которого кишечник крепится к задней стенке живота. Лимфатические узлы, расположенные в брыжейке, называют брыжеечными (*nodi lymphatici mesenterici*) и относят к висцеральным лимфатическим узлам брюшной полости (World Association of Veterinary Anatomists, 2017). Количество и расположение брыжеечных узлов у разных видов млекопитающих различается. Например, у собаки брыжеечные узлы сосредоточены у корня брыжейки (непосредственное место прикрепления тонкого кишечника), у домашней лошади — в ее краниальном отделе (Кутырев и др., 2011).

Брыжеечные, как и другие лимфатические узлы, могут образовывать дискретные (человек) или компактные (кролик) группы, или могут быть сгруппированы в один большой орган (некоторые хищные, ластоногие, а также кошки, собаки и др.). Например, у байкальской нерпы (*Pusa sibirica*) брыжеечные лимфатические узлы сгруппированы в два длинных (~8 см) и плотных пакета, в которых они тесно прилегают друг к другу (Кутырев и др., 2011).

До сих пор плотное скопление брыжеечных узлов или один большой узел млекопитающих называют “Pancreas Aselli” (Bray et al., 2008; Крысанов и др., 2009). Свое название орган получил в честь

первооткрывателя лимфатической системы — итальянского анатома XVII в. Гаспаре Азелли. Он первым обнаружил, что лимфа (ее называли “белой кровью”) скапливается в брыжеечных лимфатических узлах и переносится по сосудам в печень (Этинген, 2003; Прокопьев, 2015).

Пример описания особо крупных брыжеечных узлов можно встретить в “Энциклопедическом словаре Ф.А. Брокгауза и И.А. Ефрона” (1891): “у хищных и ластиногих животных ... часть брыжеечных желез сливается вместе и образует довольно крупное тело продолговатой формы, известное под *неправильным* (курсив наш) названием Азеллиева органа (Pancreas Aselli)” (табл. 1). Упоминание о крупных брыжеечных узлах у хищных животных, тюленей и дельфинов, образующих единый крупный дольчатый конгломерат — поджелудочную железу Азелли (pancreas Aselli), — также можно встретить в старых руководствах по анатомии (Жеденов, 1958).

В работах Yoffey (1931, 1936), посвященных исследованию лимфоидной ткани млекопитающих, упоминается большой брыжеечный узел у кошек и собак, образованный многочисленными лимфатическими сосудами. Автор отметил, что этот узел (или совокупность узлов) получил специальное название — “glandula mesenterica magna”, или “pancreas Asellii”, благодаря необыкновенно большим размерам (Yoffey, 1931, 1936). Yoffey подчеркивал функциональные, циркуляторные и даже метаболические различия между брыжеечными и небрыжеечными лимфатическими узлами (например,

паховыми или подмышечными). Он полагал, что лимфа, проходящая через брыжеечные узлы, несет продукты пищеварения, жиры и жироподобные вещества. Через небрыжеечные узлы лимфа транспортирует отходы продуктов обмена веществ.

При изучении цитологической реакции на эктомию лимфатических узлов у крысы и кролика Sanders и Florey (1940) обнаружили один большой брыжеечный узел у крысы и скопление брыжеечных желез (mesenteric mass of glands или pancreas Aselli) у кролика. Авторы показали, что при удалении pancreas Aselli количество лимфоцитов существенно снижается (Sanders, Florey, 1940). В другой экспериментальной работе, посвященной исследованию радиационных эффектов в лимфоидной ткани морских свинок (показано истощение лимфоидной ткани после гамма-облучения, а затем ее восстановление), среди лимфатических узлов также упоминается pancreas Aselli (или mesenteric lymph node) (Harris, 1958).

Cowan и Smith (1999), описывая лимфоидные органы бутылконового дельфина (*Tursiops truncatus*), отмечали, что брыжеечные лимфатические узлы представляют собой последовательность дискретных узлов, которые следуют за брыжеечной артерией на протяжении 25–30 см. Иногда эта структура может быть очень большой: у некоторых особей узлы образовывали конденсированную массу около 15 см в длину и 4 см в диаметре, в других случаях — кластер из 15–20 дискретных узлов. Авторы особо подчеркивали, что брыжеечные

Таблица 1. Варианты наименований брыжеечного лимфатического узла млекопитающих

Авторы	Наименование
Брокгауз и Ефрон (1891)	Pancreas Aselli, Азеллиев орган
Yoffey (1931)	Pancreas Aselli, glandula mesenterica magna
Sanders и Florey (1940)	Pancreas Aselli, mesenteric mass of glands
Жеденов (1958)	Pancreas Aselli, поджелудочная железа Азелли
Harris (1958)	Pancreas Aselli, mesenteric lymph node
Holmes (1964, 1965)	Large lymphoid organ, large abdominal lymphoid body (LB)
Межжерин и Мельникова (1966)	Центральное внутриполостное жировое включение (ЦЖВ)
Пучковский (1969)	Большой лимфоидный орган
Окулова (1970, 1996)	Pancreas Aselli (PA), большой лимфоидный орган (БЛО)
Pilleri и Arvy (1971)	Pseudopancreas
Ивантер и др. (1985)	Центральное внутриполостное жировое включение (ЦЖВ)
Tsiperson (1997)	Pancreas of Aselli, gland of Aselli, glandula mesenterica magna
Twigg и Hughes (1970)	“Pancreas of Aselli”, glandula mesenterica magna
Bray et al. (2008)	Pancreas of Aselli

узлы в микроскопическом плане более “мускульные” по сравнению с другими висцеральными лимфатическими узлами и предположили, что сокращение мышечных волокон, простирающихся в узел как часть трабекулы, способствует более активному движению лимфы. Однако историческое название узлов не удовлетворяло авторов: вместо неясного термина “псевдопанкреатические узлы” (*pseudopancreas*), предложенного ранее Pilleri и Arvy (1971), они поддержали идею Romano с соавт. (1993) использовать термины “брыжеечная лимфатическая масса”, или “брыжеечные лимфатические узлы” (*mesenteric lymphoid mass*, или *mesenteric lymph nodes*).

Таким образом, отношение к названию “*pancreas Aselli*” было разным. Одних авторов оно не удовлетворяло, и они предлагали именовать орган по-другому, других — вполне устраивало, и они относились к нему как исторически устоявшемуся, были и те, кто считали этот термин удачным.

В морфологии есть много примеров эпонимов (терминологических словосочетаний, в составе которых присутствует фамилия исследователя), когда структурам присваивались имена их первооткрывателей: пучки Гиса (W. His) и волокна Пуркинье (J. Purkinje) в сердце, островки Лангерганса (P. Langerhans) в поджелудочной железе, графовы пузырьки (R. De Graaf) в яичнике и др. (Денисов, Пивченко, 2012). Эпонимы отражают историю развития биологии и медицины и увековечивают имена ученых, внесших вклад в науку. Однако после утверждения медицинской анатомической номенклатуры (PNA, 1955 г.), а затем и ветеринарной (WAVA, 1967 г.) использование эпонимов в качестве официальных терминов не допускается (Международная ..., 2013; Kachlik et al., 2015; World Association of Veterinary Anatomists, 2017).

“*Pancreas Aselli*” у землероек — это брыжеечный лимфатический узел (*nodus lymphaticus mesentericus*), название которого могло бы включать прилагательное “большой” [*magnus*]. Такое добавление позволило бы “персонифицировать” этот узел, подчеркнуть его уникальность и морфологические особенности. Кроме того, это название не противоречило бы основным принципам анатомической номенклатуры (простота, точность, последовательность) и учитывало бы “дидактическую полезность” термина (Chmielewski, Strzelec, 2020).

Первые исследования ББЛУ землероек

Первооткрывателем ББЛУ землероек можно считать Holmes (1964, 1965). При вскрытии обыкновенной бурозубки он обнаружил в верхней части брюшной полости необычное “бледное тело” и предположил, что это лимфоидный орган (*large lymphoid organ*) с неизвестными пока функциями.

В литературе (в частности, у Ellenberger, Baum, 1894; Reighard, Jennings, 1957; цит. по: Holmes, 1965) Holmes встретил описание больших брыжеечных агрегаций (*pancreas Aselli*) у кошек и собак. Не найдя сведений об этом органе у землероек, он провел подробное исследование брюшных лимфоидных узлов (брыжеечных, паховых, большого брыжеечного и парааортального) у *S. araneus*. Для сравнения брыжеечные узлы были исследованы также у крысы и ежа (точные названия видов не приведены).

Holmes подробно описал анатомические, гистологические и даже ультраструктурные особенности лимфатических узлов *S. araneus* (включая возрастные морфологические изменения), указав при этом на разницу их архитектоники и клеточного состава. Сравнив паховые (периферические) узлы с брыжеечными (абдоминальными), Holmes не обнаружил в первых такого обилия плазматических клеток и таких морфологических особенностей мозгового вещества, как в узлах брюшной полости. По его мнению, лимфатические узлы брюшной полости могли быть связаны с иммунологическими функциями, поэтому он предложил подробно исследовать их на этот предмет. Кроме того, он считал необходимым оценить сходство брыжеечных лимфатических узлов с фабрициевой сумкой (*bursa fabricii*) — органом, ответственным за иммунитет у птиц (Holmes, 1965).

Следует упомянуть, что Holmes впервые обнаружил и дал краткую характеристику еще одному лимфоидному узлу в брюшной полости землероек — парааортальному (*para-aortic node*) (Holmes, 1965). Размер этого узла был намного меньше, чем размер ББЛУ. Парааортальный узел окружала тонкая капсула, а сам орган содержал те же типы клеток, что и ББЛУ, но их распределение было более разнообразным. Мелкие лимфоциты были сосредоточены в основном в медуллярной зоне, а плазматические и ретикулярные клетки — в кортексе. Но в некоторых случаях, наоборот, лимфоциты распространялись за пределы медуллярной зоны в поверхностные слои, а плазматические клетки занимали центральную зону.

Макро- и микроморфологические особенности ББЛУ землероек

Благодаря работе R.L. Holmes мы имеем исчерпывающее и до сих пор не устаревшее морфологическое описание ББЛУ землероек. Здесь приведем его в кратком виде.

Орган представляет собой яйцевидное образование белого цвета разной интенсивности и расположен в корне брыжейки позади пилорической части желудка (рис. 1). Его передняя часть (ростральный полюс) направлена к печени, каудальная — лежит

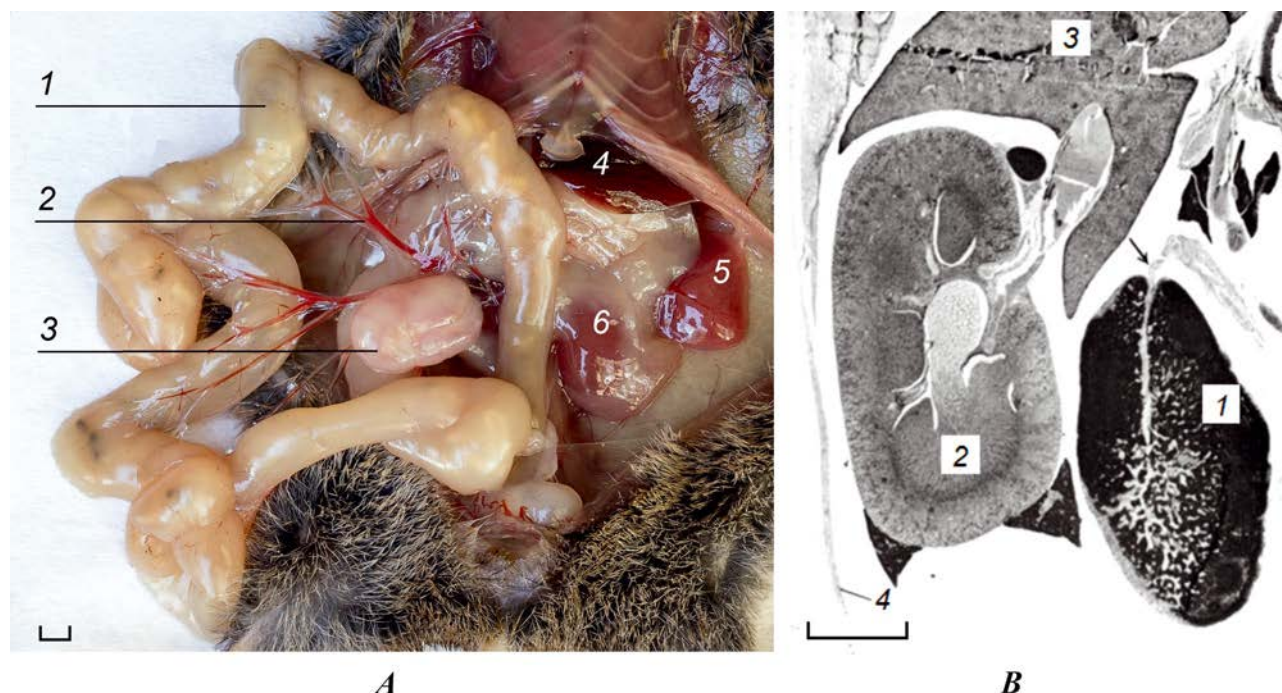


Рис. 1. Большой брыжеечный лимфатический узел *S. araneus*: *A* — вид снаружи (1 — кишечник, 2 — брыжейка, 3 — ББЛУ, 4 — печень, 5 — селезенка, 6 — левая почка), фото авторов; *B* — парасагитальный разрез верхней части живота (1 — большое лимфоидное тело (ББЛУ), стрелка указывает на его главную артерию; 2 — правая почка; 3 — печень; 4 — спинная стенка брюшной полости), цит. по: Holmes, 1965. Масштаб 1 мм.

рядом с правой почкой латерально и чуть дорсально. Лимфатические сосуды проходят через орган в брыжейку и выходят в различных точках вдоль его левой границы или на ее передней поверхности. Один крупный лимфатический сосуд выходит из рострального полюса и проходит под правой частью диафрагмы чуть правее от спинной аорты и впадает в объединенный грудной проток. Артерия входит в орган с рострального полюса, в центральной области делится на ветви и затем отводится через вены (мезентериальные сосуды). Орган ограничен тонкой капсулой из соединительной ткани, содержащей коллагеновые и ретикулярные волокна; последние образуют частую сеть, располагаясь по всей паренхиме. Кортиковое и мозговое вещество разделяет четкая, но не регулярная граница (Holmes, 1965).

Кортиковое вещество состоит из ретикулярной и лимфоидной ткани. Ретикулярная ткань образует периферийную субкапсулярную зону и простирается к мозговому веществу между скоплениями лимфоидных клеток. Лимфоидная ткань коркового вещества состоит в основном из мелких лимфоцитов с сильно окрашенными ядрами и небольшой цитоплазмой. Среди мелких лимфоцитов рассеянно расположены крупные клетки (~15 мкм в диаметре) с бледно окрашенными ядрами.

Среди лимфоцитов можно встретить плазматические клетки. Первичные фолликулы многочисленны в корковом веществе, у взрослых животных они обычно имеют герминативные центры с крупными клетками и большими ядрами. Периферийная область узлов состоит из лимфоцитов среднего и малого размера. Еще один тип клеток, который обычно присутствует в корковом веществе, — гранулярные эозинофилы. Мозговое вещество у взрослых животных состоит в основном из плазматических клеток, которые окружают кровеносные сосуды небольшого диаметра и отделены друг от друга ретикулярными клетками. Многие плазматические клетки имеют темно окрашенные ядра и располагаются в цитоплазме эксцентрично, другие — имеют слабо окрашенные ядра большего размера с крупными ядрышками и напоминают плазмобласты (Holmes, 1965).

Позже, в 1970 г., G.I. Twigg и D.M. Hughes провели исследование ББЛУ (glandula mesenterica magna или “Pancreas of Aselli”) у четырех видов семейства Soricidae разного возраста: *S. araneus*, *S. minutus*, *Neomys fodiens* и *Crocidura russula*. Они отметили (возможно, первыми), что ББЛУ присутствует у мелких насекомоядных на протяжении всей жизни, но с возрастом масса железы

уменьшается: у взрослых животных она в 2–4 раза меньше, чем у молодых (Twigg, Hughes, 1970).

Они также обнаружили (возможно, независимо от R.L. Holmes), что микроскопически железа состоит из плотно упакованных лимфоцитов и представляет собой лимфатический узел для приема лимфы из сосудов, дренирующих тонкую кишку. Кроме того, они подчеркнули, что термин “узел” как нельзя более подходит для описания этой железы, хотя и отметили отсутствие дискретных фолликулов и системы трабекул, характерных для лимфатических узлов других млекопитающих и фабрициевой сумки птиц (Twigg, Hughes, 1970). Авторы обратили особое внимание на то, что ни у одного из других исследованных ими видов животных (еж, крот и восемь видов мышевидных грызунов; точные названия видов не приведены) ББЛУ не достигает такого большого размера (относительно размеров тела и других органов), как у землероек.

Отметив тенденцию к замене одного большого лимфатического узла у землероек несколькими небольшими узлами у других, более продвинутых эволюционно таксонов, G.I. Twigg и D.M. Hughes заявили о необходимости проведения филогенетических исследований лимфатической системы млекопитающих.

Экологический взгляд на ББЛУ землероек

Первые отечественные работы, посвященные изучению ББЛУ землероек, также приходится на вторую половину 1960-х гг., однако мнения их авторов в оценке функций этого органа расходятся. Некоторые полагали, что этот орган или “центральное внутриполостное жировое включение” (ЦЖВ) ответствен за накопление и расходование резервных веществ в организме и связан с упитанностью животных (Межжерин, Мельникова, 1966). Свои заключения авторы основывали на результатах сезонных измерений упитанности обыкновенной бурозубки. Так, они обнаружили, что жировое включение с ноября по январь теряло около 33% своей массы. В то же время, Пучковский (1969), исследуя биотопические особенности массы тела и внутренних органов бурозубок (*S. araneus*, *S. caecutiens*, *S. centralis* [isodon]), считал, что “большой лимфоидный орган” связан с иммунными реакциями организма.

В масштабном исследовании, посвященном эколого-морфологическим и физиологическим адаптациям мелких млекопитающих, ЦЖВ посвящен целый раздел (Ивантер и др., 1985). Авторы измеряли массу и индекс (отношение массы органа к массе тела) ЦЖВ у *S. araneus*, *S. caecutiens* и *S. minutus* разного возраста, пола и в разные сезоны года и пришли к выводу о специфической роли этого органа как депо запасаемых питательных

веществ. Авторы полагали, что по мере роста и развития бурозубок питательные вещества расходуются тем больше, чем хуже складываются экологические условия. Они считали, что обнаруженные видовые различия размеров ЦЖВ можно объяснить различиями метаболизма: у мелких видов бурозубок (например, *S. minutus*) по сравнению с более крупными (*S. araneus*) индекс ЦЖВ выше из-за относительно большей площади теплоотдачи, более интенсивного обмена веществ и быстрого расхода запасаемых веществ. Сезонные изменения индекса ЦЖВ объясняли изменениями в накоплении и расходовании резервных веществ в наиболее ответственные периоды жизни землероек (прибылые зверьки покидают гнездо с крупным жировым телом, но в связи с трудностями адаптации к самостоятельной жизни и процессами линьки размеры ЦЖВ снижаются). Снижение массы ЦЖВ с возрастом могло свидетельствовать о постепенном расходовании запасенных в нем веществ (Ивантер и др., 1985).

В работах этого времени можно встретить и “компромиссный” взгляд на ББЛУ, при котором орган определяли как лимфоидный, но приписывали ему исключительно метаболические функции. Так, по предположению Окуловой (1970) уменьшение массы ББЛУ (pancreas Aselli, или ПА; большой лимфоидный орган, или БЛО) с возрастом (аналогично уменьшению массы тимуса), связано с особенностями роста и обмена веществ у землероек. Она отметила также связь индекса ББЛУ с плотностью популяции *S. araneus*: максимальные значения индекса приходились на годы с низкой численностью, минимальные — на годы пиков. Автор считала, что степень развития ББЛУ у бурозубок отражает условия их развития, которые становятся менее благоприятными в годы высокой численности (Окулова, 1970, 1996).

Возможно, формирование у отечественных экологов представления о ББЛУ землероек как резерве питательных веществ было обусловлено недоступностью зарубежных публикаций, а также бурным развитием популяционной экологии и искренним увлечением появившимся методом морфофизиологических индикаторов (Шварц и др., 1968). Новый метод позволял на массовом материале оценивать по массе и индексу внутренних органов физиологическое состояние особей в популяции. Большой размер и целостность ББЛУ землероек давали возможность в полевых условиях проводить с ним те же манипуляции, что и с другими внутренними органами (печенью, почками и др.) мелких млекопитающих — т.е. взвешивать и измерять. В результате этого для многих видов бурозубок были накоплены обширные данные о половозрастной, сезонной, межгодовой и биотопической изменчивости массы ББЛУ (табл. 2).

Таблица 2. Исследования большого брыжеечного лимфатического узла насекомоядных

Вид	Аспекты изучения ББЛУ	
	морфологические и функциональные (масса и строение органа, тип и количество клеток)	экологические (связь массы органа с полом, возрастом, сезонной и межгодовой динамикой численности, типом биотопа)
Обыкновенная бурозубка (<i>Sorex araneus</i> Linnaeus 1758)	Holmes, 1965; Twigg, Hughes, 1970; Tsiperson, 1997; Bray et al., 2008	Межжерин, Мельникова, 1966; Пучковский, 1969; Twigg, Hughes, 1970; Окулова, 1970, 1996; Ивантер и др., 1985; Bray et al., 2008
Средняя бурозубка (<i>Sorex caecutiens</i> Laxmann 1788)	—	Пучковский, 1969; Ивантер и др., 1985
Малая бурозубка (<i>Sorex minutus</i> Linnaeus 1766)	Twigg, Hughes, 1970	Twigg, Hughes, 1970; Ивантер и др., 1985
Равнозубая бурозубка (<i>Sorex isodon</i> Turov 1924)	—	Пучковский, 1969
Водяная кутора (<i>Neomys fodiens</i> Pennant 1771)	Twigg, Hughes, 1970; Tsiperson, 1997	Twigg, Hughes, 1970
Обыкновенная белозубка (<i>Crocidura russula</i> Hermann 1780)	Twigg, Hughes, 1970	Twigg, Hughes, 1970
(?) Европейский еж (<i>Erinaceus europaeus</i> Linnaeus 1758)	Holmes, 1965; Twigg, Hughes, 1970	—
(?) Европейский крот (<i>Talpa europaea</i> Linnaeus 1758)	Twigg, Hughes, 1970	—

Прочерк — отсутствие литературных источников.

О сходстве функций ББЛУ землероек и фабрициевой сумки птиц

Поскольку у млекопитающих не был обнаружен орган, эквивалентный бурсе Фабрициуса у птиц и отвечающий за производство В-лимфоцитов (впервые были обнаружены именно в bursa fabricii), Tsiperson (1997) предположил (независимо от Holmes), что эту функцию у землероек наряду с пейеровыми бляшками и костным мозгом выполняет ББЛУ (pancreas of Aselli, или gland of Aselli, или glandula mesenterica magna). Для выяснения функции он по отпечаткам органа определил клеточный состав и соотношение различных клеточных популяций у *S. araneus* и *Neomys fodiens*.

V.P. Tsiperson подтвердил, что ББЛУ содержит гетерогенную популяцию клеток: общий пул был представлен, в основном, малыми лимфоцитами (74.9%), в меньшем количестве присутствовали средние и крупные лимфоциты (2.9%) и активированные (клетки с крупными ядрами) лимфоциты (0.74%). В значительных количествах обнаружены плазматические клетки на разных стадиях

созревания (14.0%). Наиболее зрелые плазматические клетки имели эксцентрично расположенное ядро с характерным расположением хроматина (в форме колеса со спицами) и удлиненной цитоплазмы. По морфологическим критериям зрелые плазматические клетки были разделены на два типа: небольшие клетки с маленькими ядрами, сильно выраженным базофильным окрашиванием и менее развитой цитоплазмой; крупные клетки с большим ядром, более развитой цитоплазмой и меньшей базофильностью. В составе популяции плазматических клеток встречались плазмобласты (5.6%) — крупные клетки с массивными ядрами и базофильной цитоплазмой, двоядерные клетки (0.12%), клетки с вакуолизированной цитоплазмой (0.04%), митотические клетки (0.1%). Помимо популяций лимфоцитов и плазматических клеток, встречались макрофаги (0.5%), зрелые (0.8%) и молодые (0.1%) формы эозинофилов (Tsiperson, 1997).

V.P. Tsiperson заключил, что ББЛУ — главный орган иммунной системы землероек, в котором происходят образование, дифференциация и созревание иммунокомпетентных клеток, ответственных

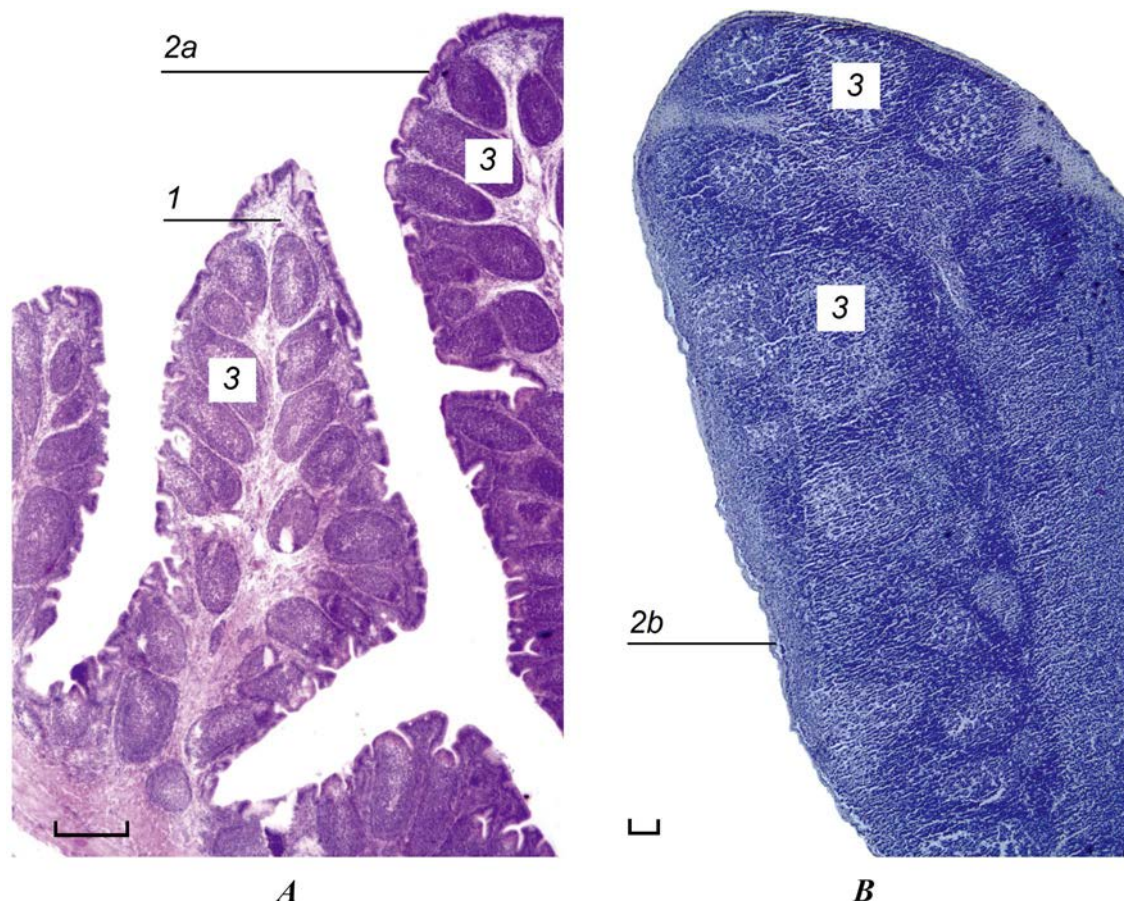


Рис. 2. Микроструктура фабрициевой сумки *Gallus gallus* (A) и большого брыжеечного лимфатического узла *S. araneus* (B): 1 – участок складки фабрициевой сумки; 2a – поверхностный (цилиндрический) эпителий; 2b – соединительнотканная капсула; 3 – фолликулы, гематоксилин-эозин, фото авторов. Масштаб 100 мкм.

за гуморальный тип иммунного ответа, и этот орган не участвует в метаболических процессах. Он предположил, что функционально ББЛУ аналогичен фабрициевой сумке птиц, где стволовые клетки превращаются в различные В-клетки. Последние подвергаются дальнейшему распространению и дифференцировке в плазматические клетки, которые продуцируют антитела против различных антигенов в периферических лимфоидных органах. Но, в отличие от фабрициевой сумки, ББЛУ выполняет две функции: во-первых, продуцирует В-клетки, во-вторых, отвечает за активацию, пролиферацию и терминальную дифференцировку В-клеток в плазматические клетки (Tsiperson, 1997). Подчеркнем, что внимание V.P. Tsiperson было сфокусировано на лимфатической системе как “морфологическом носителе” иммунных функций, обеспечивающих защиту организма. В настоящее время доказано, что лимфатическая система играет определяющую роль в иммунитете, которая выходит

далеко за рамки простого транспорта иммунных клеток и антигенов (Лобов, 2023).

Так как представители отряда насекомоядных – одни из самых примитивных и древних отрядов среди плацентарных млекопитающих, V.P. Tsiperson предположил, что ББЛУ представляет собой (в эволюционном смысле) промежуточную стадию развития иммунной системы между птицами и высшими животными. Он считал, что детальное иммунологическое исследование ББЛУ у представителей этого отряда позволило бы подтвердить гипотезу о его сходстве с фабрициевой сумкой и расширило бы взгляд на онто- и филогенетическое развитие этого органа у насекомоядных.

V.P. Tsiperson цитировал работу Twigg и Hughes (1970), но, по-видимому, не был знаком с работами Holmes (1964, 1965) и не учитывал, что гистологическое строение фабрициевой сумки – лимфоэпителиального органа птиц – принципиально отличается от строения лимфатического узла (рис. 2). Позже Bray с соавт. (2008) указали

на несостоятельность предположения Tsiperson об аналогии ББЛУ землероек и фабрициевой сумки птиц.

Современный взгляд на ББЛУ землероек

Современные исследования ББЛУ землероек немногочисленны. Нам известна только одна работа — обзор гемолимфатических тканей обыкновенной бурозубки *Bray* с соавт. (2008), включающий и анализ ББЛУ. Используя методы световой и электронной микроскопии и иммуногистологии, авторы сравнили состав и функции тканей костного мозга, селезенки, лимфатических узлов и ББЛУ (*pancreas of Aselli*) у землероек разного возраста, а также в связи с разными типами и степенью выраженности воспалительных реакций на паразитарные инфекции. Эффективность реакции землероек на естественных паразитов (иммунный ответ) обеспечивал в основном ББЛУ за счет большого количества плазматических клеток.

Bray с соавт. (2008) еще раз показали, что строение и функции ББЛУ в целом соответствуют строению и функциям лимфатического узла и тем самым, на наш взгляд, завершили дискуссию о назначении этого органа. Наличие коркового вещества, фолликулов и паракортикальной зоны с Т-клетками, по их мнению, полностью исключает представление о ББЛУ как о функциональном аналоге фабрициевой сумки птиц и эксклюзивном органе продукции В-клеток.

Тем не менее ББЛУ отличается от обычных лимфатических узлов высокой долей плазматических клеток в мозговом веществе. У взрослых землероек количество плазматических клеток и относительный размер мозгового вещества в ББЛУ увеличивался до тех пор, пока почти чуть ли не весь орган оказывался состоящим из плазматических клеток (*Bray et al.*, 2008). Эта особенность ранее не была описана, поэтому авторы предположили, что ББЛУ у землероек (в частности, у *S. araneus*) служит местом хранения плазматических клеток. А поскольку лимфатические узлы землероек содержат большее количество плазматических клеток, что обычно наблюдается у других видов (например, кошки и собаки), это может свидетельствовать об общей для землероек тенденции в направлении прогрессивного хранения плазматических клеток. Авторы согласились с *Holmes* (1965), что этот орган землероек можно рассматривать как большой специализированный (резерв плазматических клеток) лимфатический узел.

Авторы также описали возрастные изменения органа у взрослых землероек, которые сопровождались уменьшением количества и размеров вторичных фолликулов. Сами фолликулы имели при этом признаки истощения, оцениваемого

по “ячеистости” их генеративных центров. Отметим, что если рассматривать ББЛУ как специфический, но все же лимфатический узел, то признаки истощения лимфоидной ткани можно отнести к типичным возрастным инволютивным изменениям, на что в свое время указывал *Жеденов* (1958). В современных исследованиях показано, что с возрастом в лимфатических узлах животных (в том числе человека) происходят дегенеративные изменения, которые можно считать морфологическим свидетельством снижения иммунологической реактивности организма (*Pahlavani et al.*, 1987; *Turner, Mabbott*, 2017; *Тверской и др.*, 2020).

Reversusque, или назад к землеройкам

Обсуждая размер и строение ББЛУ, необходимо вернуться к уникальности самих землероек, для которых характерна чрезвычайно высокая скорость основного обмена (даже с поправкой на небольшой размер тела). Средняя скорость основного обмена у шести видов рода *Sorex*, рассчитанная с помощью аллометрического уравнения, составляла 261–366% от значений для “модельного” млекопитающего с той же массой тела (*Taylor*, 1998; *Ochocińska, Taylor*, 2005). Считают, что рекордный уровень метаболизма обуславливают высокая скорость кругооборота воды и относительно высокая обводненность состава пищи землероек (*Ochocińska, Taylor*, 2005). В целом, энергетические затраты “на жизнь” у землероек близки к предельному уровню их физиологических возможностей. Для поддержания такого уровня метаболизма землеройкам необходимо иметь пищевой рацион, масса которого или сопоставима с массой тела самого животного, или превышает ее (*Зайцев и др.*, 2014). Так, у *S. araneus* суточный рацион составляет 150% (~15 г) от ее массы, у *S. caecutiens* — 170% (~10 г) (*Юдин*, 1962).

Исходя из этого, внушительный размер ББЛУ можно объяснить его сверхфункциональностью — необходимостью обеспечивать в режиме non-stop детоксикацию веществ, проходящих через тонкий кишечник, и выдерживать при этом мощную антигенную нагрузку. Другим (или еще одним) объяснением, высказанным ранее *Twigg и Hughes* (1970), может быть своеобразная анатомическая оптимизация — объединение нескольких небольших узлов в один компактный большой узел. Свойство лимфатических узлов образовывать пакеты или объединяться в один большой узел могло быть реализовано у землероек благодаря небольшим размерам и форме (вальковатости) тела, а также ограниченному объему брюшной полости.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В настоящее время принадлежность ББЛУ к лимфатической системе землероек не вызывает сомнений, однако до сих пор многие вопросы, связанные с этим органом, не получили ответа. Наряду с морфологическим феноменом — чрезвычайно большими размерами — в изучении нуждается и функциональный феномен ББЛУ. Остается неясным, в чем заключается биологический смысл “специализации” ББЛУ землероек как источника плазматических клеток и характерна ли такая специализация для брыжеечных узлов других млекопитающих.

Практически все исследователи ББЛУ пытались расширить свои представления о распространенности феномена или найти его аналог у других позвоночных животных, настойчиво указывая при этом на необходимость филогенетических исследований лимфатической системы млекопитающих. Согласимся, что данные об эволюционном развитии ББЛУ как части лимфатической и иммунной систем млекопитающих позволят объяснить морфофункциональные особенности этого узла, в первую очередь, природу его плазмоклеточного происхождения.

Возможно, что на следующем этапе исследований ББЛУ будет востребован и огромный пул знаний, накопленный экологами. Данные по изменчивости массы ББЛУ в связи с полом и возрастом животных, сезонной и многолетней популяционной динамикой могут быть осмыслены по-новому, с точки зрения функционирования иммунной системы землероек.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю благодарность Т.В. Струковой за обсуждение рукописи, анонимному рецензенту — за ценные замечания.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН (проект № 122021000076-9). Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных, соответствующих критериям Директивы 2010/63/EU. Использованы данные из литературных источников, приведены макро- и микрофотографии из архивов авторов.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Анатомия человека, 1993. Под. ред. М.Р. Сапина., 2-е изд. перераб. и доп. М.: Медицина. Т. 2. 560 с.
- Денисов С.Д., Пивченко П.Г., 2012. Эпонимы в анатомии: словарь. Минск: БГМУ. 67 с.
- Жеденов В.Н., 1958. Общая анатомия домашних животных. М.: Советская наука. 563 с.
- Зайцев М.В., Войта Л.Л., Шефтель Б.И., 2014. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Насекомоядные. СПб.: Наука. 391 с.
- Ивантер Э.В., 1974. Морфофизиологические особенности обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L.) в свете ее сезонной и возрастной экологии // Вопросы экологии животных. Петрозаводск. С. 36–94.
- Ивантер Э.В., Ивантер Т.В., Туманов И.Л., 1985. Адаптивные особенности мелких млекопитающих: Эколого-морфологические и физиологические аспекты. Л.: Наука. 318 с.
- Крысанов Е.Ю., Демидова Т.Б., Шефтель Б.И., 2009. Простой метод приготовления хромосом мелких млекопитающих // Зоологический журнал. Т. 88. № 2. С. 234–238.
- Кутырев И.А., Ламажапова Г.П., Жамсаранова С.Д., 2011. Брыжеечные лимфатические узлы байкальской нерпы: гистоморфология в постнатальном онтогенезе. LAP LAMBERT. Academic Publishing. 167 с.
- Лобов Г.И., 2023. Иммунная функция лимфатической системы // Успехи физиологических наук. Т. 54. № 3. С. 3–24.
<https://doi.org/10.31857/S0301179823030049>
- Международная ветеринарная анатомическая номенклатура на латинском и русском языках. 5-я редакция: Справочник, 2013. Перевод и русская терминология проф. Н.В. Зеленецкого. СПб.: Издательство “Лань”. 400 с.
- Межжерин В.А., Мельникова Г.Л., 1966. Адаптивное значение сезонных изменений некоторых морфо-физиологических показателей землероек-бурозубок // Acta Theriologica. V. 11. № 25. P. 503–521. [Mezhzherin V.A., Melnikova G.L., 1966. Adaptive importance of seasonal changes in some morphophysiological indices in shrews // Acta Theriologica. V. 11. № 25. P. 503–521.]
- Окулова Н.М., 1970. Зобная железа и Pancreas aselli (PA) у землероек-бурозубок. Оптимальная плотность и оптимальная структура популяций животных. Отв. ред. Добринский Л.Н. // Информ. материалы. Свердловск. Вып. 2. С. 163–164.

- Окулова Н.М., 1996. Морфометрическая характеристика обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* L. окрестностей г. Плеса // Живая природа Плесского заповедника. Межвузовский сборник научных трудов. С. 109–122.
- Прокопьев Н.Я., 2015. Выдающиеся анатомы XV–XVI веков и их вклад в мировую науку // Педагогика высшей школы. № 1. С. 7–15.
- Пучковский С.В., 1969. Биотопические особенности веса тела и некоторых внутренних органов бурозубок (*Sorex*, Soricidae, Insectivora) // Биологические науки. № 9 (69). С. 43–48.
<https://www.elibrary.ru/item.asp?id=29856269>
- Руководство по гистологии, 2011. Ред. Р.К. Данилов, 2-е изд., испр. и доп. СПб.: “СпецЛит”. Т. 1. 831 с.
- Тверской А.В., Морозов В.Н., Морозова Е.Н., Тверская А.В., Заболотная С.В., Яценко Е.А., Ткаченко О.О., 2020. Возрастные изменения лимфатических узлов (собственные данные и обзор литературы) / Медицинская наука и образование Урала. № 3. С. 54–58. <https://doi.org/10.36361/1814–8999–2020–21–3–54–58>
- Шварц С.С., Смирнов В.С., Добринский Л.Н., 1968. Метод морфологических индикаторов в экологии наземных позвоночных. Свердловск: УФ АН СССР. 389 с.
- Энциклопедический словарь Ф.А. Брокгауза и И.А. Ефрона, 1891. Под ред. проф. И.Е. Андреевского. СПб.: Семеновская Типо-Литография (И.А. Ефрона). Т. 4^А(8): Бос–Бунчук. С. 772.
- Этинген Л.Е., 2003. Млечные сосуды и другие загрудные органы // Наука и жизнь. № 2. С. 18–23.
- Юдин Б.С., 1962. Экология бурозубок (род *Sorex*) Западной Сибири // Труды биол. ин-та СО РАН. Вып. 8. С. 33–134.
- Bray D.P., Bennett M., Stockley P., Hurst J.L., Kipar A., 2008. Composition and function of haemolymphatic tissues in the european common shrew // PLoS ONE. V. 3. № 10. P. 1–10. (e3413).
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0003413>
- Chmielewski P.P., Strzelec B., 2020. Should Terminologia Anatomica be revised and extended? A critical literature review // Folia Morphologica. V. 79. № 1. P. 1–14.
<https://doi.org/10.5603/FM.a2019.0047>
- Cowan D.F., Smith T.L., 1999. Morphology of the lymphoid organs of the bottlenose dolphin, *Tursiops truncatus* // Journal of Anatomy. V. 194. P. 505–517.
<https://doi.org/10.1046/j.1469–7580.1999.19440505.x>
- Harris P.F., 1958. Changes in thymus and lymph node activity, and alterations in bone marrow lymphocyte levels during recovery of the guinea-pig from whole body gamma irradiation // British journal of experimental pathology. V. 39. № 5. P. 557–573.
<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC2082338>
- Holmes R.L., 1964. An abdominal lymphoid organ in the shrew // Journal of Anatomy. V. 98. P. 296–297.
- Holmes R.L., 1965. Abdominal lymphoid tissue in the shrew // Journal of Anatomy. V. 99. P. 445–457.
<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC1270687>
- Kachlik D., Musil V., Baca V., 2015. Terminologia Anatomica after 17 years: inconsistencies, mistakes and new proposals // Annals of Anatomy – Anatomischer Anzeiger. V. 201. P. 8–16.
<https://doi.org/10.1016/j.aanat.2015.04.006>
- Ochocińska D., Taylor J.R.E., 2005. Living at the physiological limits: field and maximum metabolic rates of the common shrew (*Sorex araneus*) // Physiological and Biochemical Zoology. V. 78. № 5. P. 808–818.
<https://doi.org/10.1086/431190>
- Pahlavani M.A., Richardson A., Cheung H.T., 1987. Age-dependent changes of the mesenteric lymph node of Fischer F344 rats: Morphological and histometric analysis // Mechanisms of Ageing and Development. V. 39. № 2. P. 137–146.
[https://doi.org/10.1016/0047–6374\(87\)90005–4](https://doi.org/10.1016/0047–6374(87)90005–4)
- Pilleri G., Arvy L., 1971. Aselli's pseudopancreas (nodi lymphatici mesenterici) in two delphinids: *Delphinus delphis* and *Stenella coeruleoalba*. In Investigations on Cetacea, V. 3 (ed. Pilleri G.). Berne, Switzerland: “Der Bund”. P. 189–193.
- Romano T.A., Felten S.Y., Olschowka J.A., Felten D.L., 1993. A microscopic investigation of the lymphoid organs of the beluga, *Delphinapterus leucas*. Journal of Morphology. V. 215. P. 261–287.
<https://doi.org/10.1002/jmor.1052150307>
- Sanders A.G., Florey H.W., 1940. The effects of the removal of lymphoid tissue // British journal of experimental pathology. V. 21. № 5. P. 275–287.
<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC2065454>
- Taylor J.R.E., 1998. Evolution of energetic strategies in shrews. In: Evolution of shrews / eds. J.M. Wójcik and M. Wolsan. Mammal Research Institute Polish Academy of Sciences: Białowieża. V. 30. P. 309–346.
- Tsiperson V.P., 1997. Pancreas of Aselli in some species of the shrews (*Sorex araneus* and *Neomys fodiens*) as an analogue of the bursa of Fabricius in birds // Cell Biology International. V. 21. № 6. P. 359–365.
<https://doi.org/10.1006/cbir.1997.0135>
- Turner V.M., Mabbott N.A., 2017. Influence of ageing on the microarchitecture of the spleen and lymph nodes // Biogerontology. V. 18. P. 723–738.
<https://doi.org/10.1007/s10522–017–9707–7>
- Twigg G.I., Hughes D.M., 1970. The “pancreas of Aselli” in shrews // Journal of Zoology. V. 162. P. 541–544.
<https://doi.org/10.1111/j.1469–7998.1970.tb01294.x>
- World Association of Veterinary Anatomists (WAVA), Nomina Anatomica Veterinaria, Sixth edition. 2017.

URL: <http://www.wava-amav.org/wava-documents.html> (дата обращения 15.03.2024).

<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC1248857>

Yoffey J. M., 1931. Preliminary note on mammalian lymphoid tissue and its relation to the remainder of the haemopoietic system // *Journal of Anatomy*. V. 65. P. 333–338.

Yoffey J. M., 1936. Variation in lymphocyte production // *Journal of Anatomy*. V. 70. Pt. 4. P. 507–514. <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC1249143>

THE PANCREAS ASELLI, CENTRAL FATTY INCLUSION OR LARGE MESENTERIC LYMPH NODE OF SHREWS (SORICIDAE, EULIPOTYPHLA)

Yu. A. Davydova^{1, *}, D. V. Nesterkova¹, L. I. Drozdova²

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

²*Ural State Agrarian University, Yekaterinburg, 620075 Russia*

**e-mail: davydova@ipae.uran.ru*

Pancreas Aselli, large mesenteric gland, central fatty inclusion, fatty or large lymphoid body are some of the names for the large mesenteric lymph node characteristic of shrews. Despite the attention this organ has attracted due to its large size comparable to that of a kidney, it has long remained a mystery to theriologists. Due to the seasonal and age-related variability in weight and size revealed, it has been allotted exclusively metabolic or even storage functions. An analysis of the studies on the large mesenteric lymph node has made it possible to trace the changing views on the roles this organ play in the lymphatic and immune systems of shrews, and to assess the prospects for its further study.

Keywords: lymph nodes, mesentery, nodus lymphaticus mesentericus magnus

УДК 599.742.21-22:591.431.4

МОРФОТИПИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВТОРОГО ВЕРХНЕГО МОЛЯРА (M2) БУРОГО (*URSUS ARCTOS*) И БЕЛОГО (*URSUS MARITIMUS*) МЕДВЕДЕЙ (CARNIVORA, URSIDAE)

© 2024 г. Д. О. Гимранов*

Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург, 620008 Россия

*e-mail: djulfa250@rambler.ru

Поступила в редакцию 26.01.2024 г.

После доработки 26.04.2024 г.

Принята к публикации 18.05.2024 г.

Изучено строение второго верхнего моляра (M2) бурого (*Ursus arctos*) и белого (*U. maritimus*) медведей, выделено 9 признаков, обладающих полиморфизмом, приведены их описания. Обнаружена географическая закономерность в изменчивости лингвального цингулюма M2 у материковых *U. arctos* с запада на восток. У популяций *U. arctos* Хоккайдо отмечается уменьшение талона M2 с запада на восток. В целом, M2 у бурого и белого медведей является достаточно изменчивым зубом. Бурого медведя можно достоверно дифференцировать от белого медведя на основе строения M2 по шести признакам. Изменение строения M2 у *U. maritimus* связано с переходом на миофагию. Зуб редуцируется — утрачивает в первую очередь второстепенные элементы и сокращает давящую поверхность за счет талона. Наибольшим количеством прогрессивных черт среди древних и современных представителей рода *Ursus* обладает *U. maritimus*. В эволюционном отношении изменчивость M2 у представителей рода *Ursus* выглядит достаточно высокой и отражает основные филогенетические направления.

Ключевые слова: медведь, зубы, моляр, изменчивость, морфотипы, видовая дифференциация, эволюция

DOI: 10.31857/S0044513424080088, **EDN:** twcrpg

Публикация является продолжением работ по изучению изменчивости зубов бурого (*Ursus arctos* L. 1758) и белого (*U. maritimus* Phipps 1774) медведей. Ранее нами опубликованы результаты исследования изменчивости резцов, четвертых премоляров (P4, p4) и первого верхнего моляра (M1) медведей (Гимранов, Косинцев, 2017; Гимранов, 2018, 2021). В этой работе внимание будет уделено верхнему второму моляру (M2). По-прежнему на сегодняшний день работ, посвященных изменчивости зубов крупных наземных млекопитающих (Carnivora), достаточно мало. Без детального анализа изменчивости дентальных структур невозможно проводить корректные палеонтологические исследования, включающие и изучение предковых форм. Без исследований особенностей строения зубов современных таксонов невозможно интерпретировать изменения зубов, происходившие в геологическом масштабе времени. Из всех элементов скелета, пожалуй, зубы чаще всего сохраняются наименее поврежденными в ископаемом состоянии. Более подробные сведения об актуальности исследований и обоснованности выбора

именно бурого и белого медведей в рамках изучения изменчивости зубов хищных млекопитающих можно найти в нашей предыдущей работе (Гимранов, Косинцев, 2017). Там же приводится обзор литературных данных по проблеме изменчивости зубов у представителей рода *Ursus*. В задачи настоящего исследования входят описание морфологии верхнего второго моляра (M2), составление морфотипических схем; вычисление показателя усложненности коронки зуба и описание видовых диагностических признаков.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследованы краниологические коллекции Зоологического музея МГУ (Москва), Зоологического института РАН (Санкт-Петербург), Музея ИЭРиЖ УрО РАН, зоологического музея Томского ГУ, коллекционных фондов ИСиЭЖ СО РАН, The Hokkaido University Museum (Саппоро, Япония), Hokkaido Museum (Саппоро, Япония), Department of Archaeology, the University of Tokyo (Токио, Япония), Shiretoko Museum (Шари, Япония).

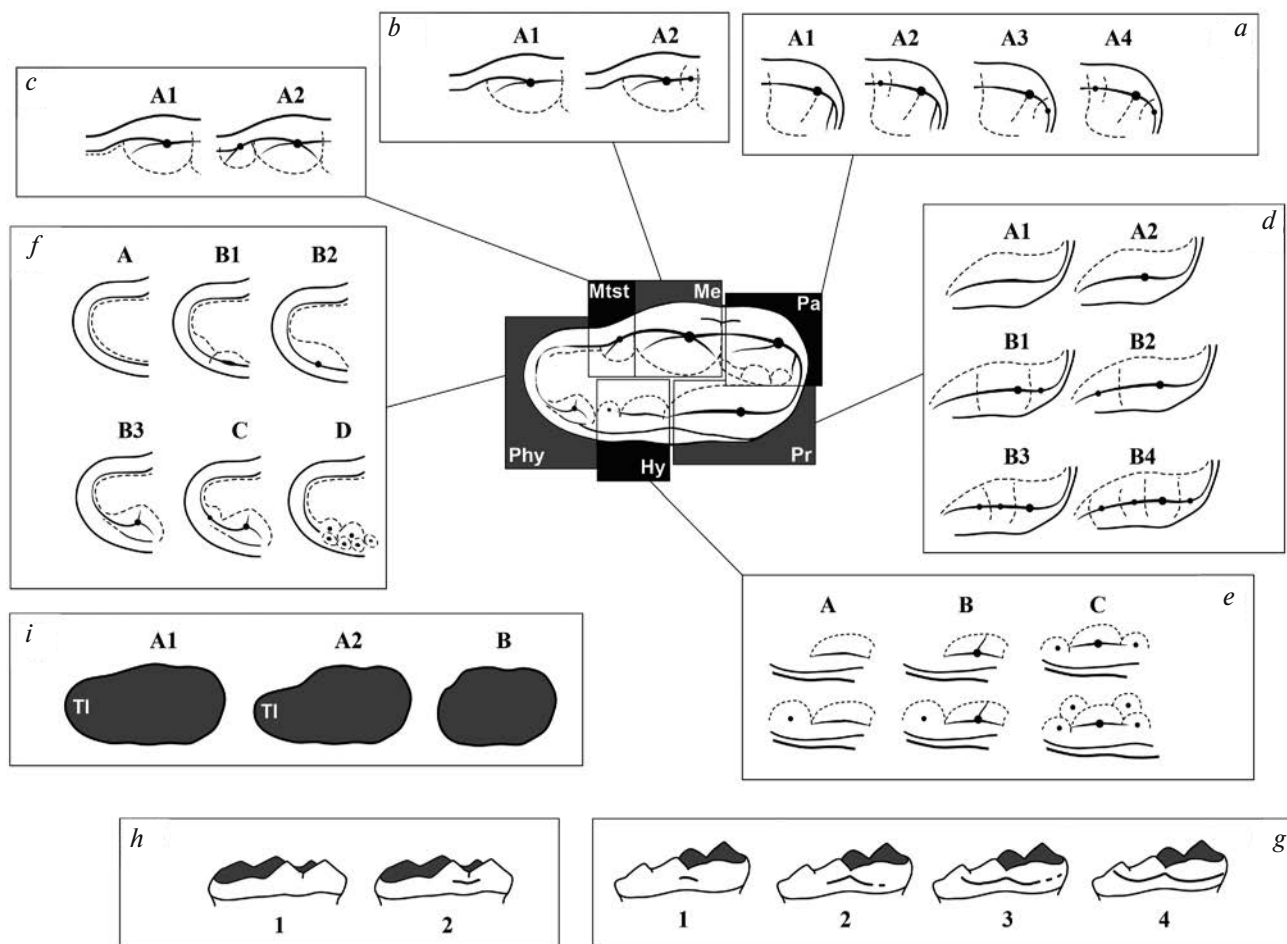


Рис. 1. Морфотипы M2 бурого и белого медведей (название элементов зуба см. табл. 1). Части зуба: *a* – паракон (Pa), *b* – метакон (Me), *c* – метастиль (Mtst), *d* – протокон (Pr), *e* – метаконкуль (Mtcl), *f* – постметаконкуль (Pmtl), *h* – буккальный цингулюм (в баллах), *g* – лингвальный цингулюм (в баллах), *i* – форма окклюзионной поверхности (Ti – талон).

Географическое распределение изученных выборок медведей приведено в работе по изменчивости резцов (Гимранов, Косинцев, 2017, рис. 1).

Локалитеты изученных особей (черепов) бурого медведя объединялись в крупные выборки. Кавказ горный [$n = 58$: Азербайджанская республика ($n = 1$), Грузия ($n = 2$), Республика Абхазия ($n = 2$), Республика Дагестан ($n = 3$), Карачаево-Черкесская Республика ($n = 2$), Республика Северная Осетия-Алания ($n = 15$), Чеченская Республика ($n = 2$), без точного локалитета ($n = 30$)]; Кавказ равнинный [$n = 36$: Республика Адыгея ($n = 30$), Краснодарский край ($n = 6$)]; Центр европейской части России [$n = 15$: Костромская обл. ($n = 5$), Московская обл. ($n = 1$), Смоленская обл. ($n = 4$), Тверская обл. ($n = 4$), Ярославская обл. ($n = 1$)]; Север европейской части России [$n = 85$: Архангельская обл. ($n = 4$), Вологодская обл. ($n = 10$),

Ленинградская обл. ($n = 41$), Мурманская обл. ($n = 4$), Новгородская обл. ($n = 14$), Псковская обл. ($n = 7$), Республика Карелия ($n = 5$)]; Урал Южный [$n = 12$: Республика Башкортостан ($n = 11$), Оренбургская обл. ($n = 1$)]; Урал Северный и Средний [$n = 98$: Коми ($n = 30$), Свердловская обл. ($n = 20$), Пермская обл. ($n = 3$), Тюменская обл. ($n = 29$), Ханты-Мансийский автономный округ ($n = 3$), Ямало-Ненецкий автономный округ ($n = 1$), Урал северный без точного локалитета ($n = 12$)]; Западная Сибирь [$n = 27$: Новосибирская обл. ($n = 2$), Томская обл. ($n = 15$), Тюменская обл. ($n = 10$)]; Алтай (Республика Алтай) [$n = 15$]; Прибайкалье (Иркутская обл.) [$n = 19$]; Центральная Сибирь (Красноярский край) [$n = 30$]; Восточная Сибирь [$n = 15$: Республика Саха ($n = 8$), Магаданская обл. ($n = 3$), Чукотский автономный округ ($n = 4$)]; Приморье (Приморский край) [$n = 15$]; Камчатка (Камчатский край) [$n = 117$]; Сахалинская обл.

Таблица 1. Характеристика выделенных морфотипов М2 бурого и белого медведей

Часть зуба	Бугор	Морфотип	Фактор	Характеристика морфотипа
Буккальный отдел (паракон-метаконный)	Паракон	A1	1	Паракон (Pa) без дополнительных бугорков
		A2	2	Имеется дополнительный бугорок на постериальном гребне паракона
		A3	2	Имеется парастиль
		A4	3	Имеется дополнительный бугорок на постериальном гребне паракона и парастиль
	Метакон	A1	1	Метакон (Me) без дополнительных бугорков
		A2	2	Имеется преметакон (Premetacone по: Jiangzuo et al., 2019)
	Метастиль	A1	1	Метастиль (Mtst) отсутствует (Metastyl по: Rabeder, 1999)
		A2	2	Метастиль имеется
Лингвальный отдел (прото-конный)	Протокон	A1	0.5	Протокон (Pr) в виде гребня, без выраженной вершины
		A2	1	Протокон с выраженной вершиной
		B1	2	Протокон с выраженной вершиной и бугорком в передней части
		B2	2	Протокон с выраженной вершиной и бугорком в задней части (Mesocoon по: Jiangzuo et al., 2019)
		B3	3	Протокон с выраженной вершиной и двумя бугорками в задней части
		B4	4	Протокон с выраженной вершиной, одним бугорком в передней части и двумя бугорками в задней части
	Метаконуль	A	1	Метаконуль (Mtl) в виде гребня, иногда с дополнительным бугорком в задней части
		B	2	Метаконуль имеет вершину, иногда с дополнительным бугорком в задней части
		C	3	Метаконуль имеет вершину, иногда с дополнительными бугорками в передней и задней частях
Дистальный отдел	Постметаконуль	A	0.5	Постметаконуль (Pmtl) отсутствует
		B1	0.5	Постметаконуль в виде вздутия
		B2	1	Постметаконуль в виде гребня с вершиной
		B3	1	Постметаконуль в виде хорошо развитого бугра
		C	2	Постметаконуль в виде хорошо развитого бугра с дополнительным бугорком в задней части
		D	2	Постметаконуль представляет собой скопление маленьких бугорков
Буккальный цингулюм (в баллах)		1	1	Буккальный цингулюм отсутствует
		2	2	Имеется развитый (но небольшой) буккальный цингулюм
Лингвальный цингулюм (в баллах)		1	1	Имеется небольшой лингвальный цингулюм на границе протокона и гипокона
		2	2	Лингвальный цингулюм частично развит на участке под протоконом и гипоконном
		3	3	Лингвальный цингулюм достаточно хорошо развит под протоконом и гипоконном
		4	4	Лингвальный цингулюм очень хорошо развит от переднего края коронки до постгипокона

Окончание таблицы 1

Часть зуба	Бугор	Морфотип	Фактор	Характеристика морфотипа
Оклюзиальная форма		A1	2	Изгиб задней части буккального края коронки (между метаконном и талонном (T1)) отсутствует либо очень слабый
		A2	1.5	Изгиб задней части буккального края коронки (между метаконном и талонном) хорошо выражен
		B	1	Талон отсутствует

Фактор – показатель усложненности коронки зуба, или Factor, по: Rabeder (1999).

(Сахалин и др. острова области) [$n = 12$]; Япония [$n = 178$: западная часть Хоккайдо ($n = 41$), центральная часть Хоккайдо ($n = 56$), восточная часть Хоккайдо ($n = 55$), без точного локалитета Хоккайдо ($n = 26$)]. Общая выборка по виду 732 особи.

Локалитеты и число изученных особей (черепов) белого медведя: группа «Ямал» ($n = 46$) включает в себя экземпляры из Архангельской обл. ($n = 25$) и Ямало-Ненецкого автономного округа ($n = 21$); группа «Таймыр» ($n = 71$) состоит из экземпляров, собранных с севера Красноярского края ($n = 71$); группа «Сибирь (северо-восток)» ($n = 91$) включает в себя экземпляры с севера Республики Саха ($n = 29$) и из Чукотского автономного округа ($n = 62$), группа «Северный Ледовитый океан» состоит из экземпляров, не имеющих точных локалитетов ($n = 32$). Общая выборка по виду 240 особей.

Характеристика выделенных морфотипов приведена в табл. 1. При описании морфотипов M2 обращали внимание на форму периметра окклюзиальной поверхности основания буккальной части коронки зуба (рис. 1 i), наличие пара- и метастилей (рис. 1a–1c), присутствие дополнительных бугорков на протоcone и метаконуле (рис. 1d–1e), наличие и усложненности постметаконуля (рис. 1f) и развитости цингулюмов (рис. 1g–1h). При описании структуры коронки M2 большинство названий признаков использовалось согласно Рабедеру (Rabeder, 1999; Rabeder et al., 2009) и Барышникову (2007), с некоторыми изменениями, касающимися преметакона по Цзянцзуо (Jiangzuo et al., 2019). Показатель усложненности, рассчитанный на основе частоты встречаемости простых и сложных морфотипов (Rabeder, 1999), выражается как множество частоты встречаемости морфотипа (w) и соответствующего ему фактора (f), суммированное по зубу [$=\sum(w_i * f_i)$] (формула приведена в оригинальном виде из первоисточника (Rabeder, 1999)). Значение фактора для каждого морфотипа приведено в табл. 1. Разделение выборок по полу не производилось. В наших предыдущих работах

было установлено, что статистически значимые различия между самцами и самками отсутствуют (Гимранов, 2018). Выборки Хоккайдо сгруппированы на основании полных последовательностей митохондриального генома (Hirata et al., 2013). Статистическая оценка различий в долях морфотипов между материковыми популяциями бурых медведей и популяциями Хоккайдо, а также между двумя видами медведей проводилась с помощью критерия χ^2 . Для характеристики различий между выборками медведей применен метод главных компонент, рассчитанный на основе матрицы показателей усложненности зубов. Расчет значений χ^2 и главных компонент проведен с использованием пакета PAST (Hammer et al., 2001).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Морфотипы буккального (паракон-метаконный) отдела M2

Строение паракона во всех материковых популяциях *U. arctos* достаточно сходное, значительно доминирует морфотип A1, характеризующийся одной вершиной, без дополнительных элементов (табл. 2). Морфотип A2 является содоминантным и характеризуется наличием дополнительного бугорка на заднем гребне паракона. Этот морфотип редко достигает максимальных значений (25%). Таковые зафиксированы в популяциях медведей Севера европейской части России, центральной Сибири и Камчатки. Заметно большую частоту встречаемости содоминантный морфотип A2 имеет в популяциях бурого медведя о-ва Хоккайдо (36.4%). Нужно заметить, что редкие морфотипы A3 и A4 (присутствие парастилия) почти отсутствуют (единично встречаются) на материке, в то время как на о-ве Хоккайдо их частота достигает 8.6%. Видимо, поэтому между материковыми популяциями и популяциями бурого медведя Хоккайдо

Таблица 2. Число и частоты морфотипов буккального (паракон-метаконный) отдела M2

Вид	Географическая область		Паракон				N	Метакон		N	Метастиль		N
			A1	A2	A3	A4		A1	A2		A1	A2	
<i>U. arctos</i>	Кавказ горный	n	47	2	0	0	49	6	1	7	56	2	58
		%	95.9	4.1	0.0	0.0					96.6	3.4	
	Кавказ равнинный	n	35	1	0	0	36	24	9	33	36	0	36
		%	97.2	2.8	0.0	0.0		72.7	27.3		100.0	0.0	
	Центр европейской части России	n	11	3	0	0	14	7	1	8	13	2	15
		%									86.7	13.3	
	Север европейской части России	n	63	21	0	0	84	49	9	58	80	4	84
		%	75.0	25.0	0.0	0.0		84.5	15.5		95.2	4.8	
	Средний и Северный Урал	n	70	10	1	0	81	48	16	64	93	4	97
		%	86.4	12.3	1.2	0.0		75.0	25.0		95.9	4.1	
	Южный Урал	n	7	4	0	0	11	4	8	12	8	1	9
	Западная Сибирь	n	27	0	0	0	27	13	14	27	23	4	27
		%	100.0	0.0	0.0	0.0		48.1	51.9		85.2	14.8	
	Алтай	n	9	2	0	0	11	3	6	9	12	3	15
		%									80	20	
	Центральная Сибирь	n	18	6	0	0	24	14	6	20	23	6	30
		%	75.0	25.0	0.0	0.0		70.0	30.0		76.7	20.0	
	Прибайкалье	n	14	2	0	0	16	7	4	11	16	1	17
		%	87.5	12.5	0.0	0.0					94.1	5.9	
	Восточная Сибирь	n	14	1	0	0	15	-	-	-	14	1	15
		%	93.3	6.7	0.0	0.0		-	-		93.3	6.7	
	Приморье	n	11	3	0	0	14	10	5	15	15	0	15
		%						66.7	33.3		100.0	0.0	
	Острова Дальнего Востока	n	10	2	0	0	12	4	6	10	11	1	12
	Камчатка	n	83	31	0	0	114	34	30	64	113	4	117
		%	72.8	27.2	0.0	0.0		53.1	46.9		96.6	3.4	
	Общее:	n	419	88	1	0	508	223	115	338	513	33	546
		%	82.5	17.3	0.2	0.0		66.0	34.0		94.0	6.0	
	Остров Хоккайдо (запад)	n	15	20	2	4	41	34	7	41	29	5	34
		%	36.6	48.8	4.9	9.8		82.9	17.1		85.3	14.7	
	Остров Хоккайдо (центр)	n	37	12	2	2	53	46	10	56	35	8	43
		%	69.8	22.6	3.8	3.8		82.1	17.9		81.4	18.6	
	Остров Хоккайдо (восток)	n	32	18	3	1	54	47	8	55	44	3	47
		%	59.3	33.3	5.6	1.9		85.5	14.5		93.6	6.4	
	Остров Хоккайдо*	n	11	13	1	0	25	23	3	26	21	1	23
		%	44.0	52.0	4.0	0.0		88.5	11.5		91.3	4.3	
	Общее	n	95	63	8	7	173	150	28	178	129	17	146
		%	54.9	36.4	4.6	4.0		84.3	15.7		88.4	11.6	
	Общее по виду	n	514	151	9	7	681	373	143	516	642	50	692
		%	75.5	22.2	1.3	1.0		72.3	27.7		92.8	7.2	

Окончание таблицы 2

Вид	Географическая область		Паракон				N	Метакон		N	Метастиль		N
			A1	A2	A3	A4		A1	A2		A1	A2	
<i>U. maritimus</i>	Ямал	n	46	0	0	0	46	46	0	46	41	5	46
		%	100.0	0.0	0.0	0.0		100.0	0.0		89.1	10.9	
	Таймыр	n	71	0	0	0	71	71	0	71	60	11	71
		%	100.0	0.0	0.0	0.0		100.0	0.0		84.5	15.5	
	Сибирь (северо-восток)	n	90	0	0	0	90	91	0	91	79	9	88
		%	100.0	0.0	0.0	0.0		100.0	0.0		89.8	10.2	
	Северный Ледовитый океан*	n	32	0	0	0	32	32	0	32	23	9	32
		%	100.0	0.0	0.0	0.0		100.0	0.0		71.9	28.1	
	Общее по виду:	n	239	0	0	0	239	240	0	240	203	34	237
		%	100.0	0.0	0.0	0.0		100.0	0.0		85.7	14.3	

* Локалитет не указан; N и n – число экземпляров.

получены значимые статистические различия в соотношении морфотипов паракона (табл. 6).

Метакон малоизменчив, как у материковых популяций *U. arctos*, так и у популяций Хоккайдо. Доминирующим морфотипом (72.3%) является A1, характеризующийся одной вершиной без дополнительных элементов. Содоминантом (27.7%) является морфотип A2 (имеется преметакон), который очень редко имеет частоту больше 30%, например, в популяциях Западной Сибири (51.9%) и Камчатки (46.9%).

У всех изученных *U. arctos* доминирует (92.8%) простой метастиль (морфотип A1). Усложненный метастиль (морфотип A2) намного реже встречается в популяциях бурого медведя на материке (6%) и о-ве Хоккайдо (11.6%), редко достигая максимума в 20% (например, на Алтае).

У *U. maritimus* изменчивость в строении паракона и метакона не наблюдается. Оба бугра имеют только один вариант строения с одной вершиной и без дополнительных элементов (морфотипы A1). Только метастиль у белого медведя обладает полиморфизмом (в данном случае диморфизмом). Доминантным является морфотип A1 (85.7%), без дополнительного заднего бугорка. Морфотип A2 не является редким и встречается в 14.3% случаев. Между двумя видами медведей установлены значимые статистические различия в строении паракона и метакона (табл. 6).

Морфотипы протоконного отдела M2

В целом у всех материковых *U. arctos* доминирует морфотип A2 (57%), характеризующийся простой формой с одной вершиной в виде гребня. Содоминантным морфотипом является B2 (31%), характеризующийся наличием бугорка в задней

части гребня. Частота последнего может возрастать в некоторых популяциях бурого медведя до 47%, например, на равнинном Кавказе и в Центральной Сибири, а также снижаться до 16%, например, на Северном и Среднем Урале (табл. 3). Частота редких морфотипов в популяциях материковых медведей не одинакова. Наиболее часто (в среднем 8.4%, макс. до 14%) из редких морфотипов встречается морфотип B3 с двумя дополнительными бугорками. Нужно отметить, что морфотип A1 не встречен у материковых бурых медведей, а морфотипы B1 и B4 не отмечены в популяциях Хоккайдо. Популяции *U. arctos* Хоккайдо отличаются от материковых тем, что доминантным морфотипом у них является B2 (73.2%), а содоминантным A2 (22.5%). Благодаря этому у вида в целом соотношение морфотипов A2 и B2 становится достаточно сходным (49 и 41%). Однако между материковыми популяциями и медведями Хоккайдо получены значимые статистические различия (табл. 6). Морфотипическое разнообразие протокона у *U. maritimus* ниже, чем у *U. arctos* (табл. 3). У белого медведя встречены только морфотипы A1, A2 и B1, из которых значительно доминирует морфотип A1 (66.1%), содоминантным морфотипом является A2 (30.9%). Выборки *U. maritimus* достаточно сходны между собой. Между двумя видами медведей установлены значимые статистические различия в строении протокона (табл. 6).

Морфотипы метаконуля M2

У материкового *U. arctos* доминирует (79.1%) морфотип B с выраженной вершиной, содоминантом (19%) является морфотип A без выраженной вершины метаконуля (табл. 3). Внутри материковых выборок наблюдается увеличение частоты

Таблица 3. Число и частоты морфотипов лингвального (протоконного) отдела М2

Вид	Географическая область		Протокон						N	Метаконуль			N
			A1	A2	B1	B2	B3	B4		A	B	C	
<i>U. arctos</i>	Кавказ горный	n	0	24	3	19	3	0	49	1	55	0	56
		%	0.0	49.0	6.1	38.8	6.1	0.0		1.8	98.2	0.0	
	Кавказ равнинный	n	0	10	3	15	4	0	32	0	36	0	36
		%	0.0	31.3	9.4	46.9	12.5	0.0		0.0	100.0	0.0	
	Центр европейской части России	n	0	9	1	4	1	0	15	0	15	0	15
		%	0.0	60.0	6.7	26.7	6.7	0.0		0.0	100.0	0.0	
	Север европейской части России	n	0	41	3	26	8	1	79	2	80	3	85
		%	0.0	51.9	3.8	32.9	10.1	1.3		2.4	94.1	3.5	
	Средний и Северный Урал	n	0	55	5	14	12	0	86	46	48	0	94
		%	0.0	64.0	5.8	16.3	14.0	0.0		48.9	51.1	0.0	
	Южный Урал	n	0	6	0	4	0	0	10	5	7	0	12
	Западная Сибирь	n	0	15	1	4	0	0	20	21	3	1	25
		%	0.0	75.0	5.0	20.0	0.0	0.0		84.0	12.0	4.0	
	Алтай	n							9				14
		%	0	7	0	2	0	0		8	5	1	
	Центральная Сибирь	n	0	9	0	9	1	0	19	7	17	2	26
		%	0.0	47.4	0.0	47.4	5.3	0.0		26.9	65.4	7.7	
	Прибайкалье	n							6				13
		%	0	4	0	2	0	0		5	8	0	
	Восточная Сибирь	n	0	10	0	4	0	0	14	2	12	1	15
	Приморье	n							9	0	13	2	15
		%	0	5	0	4	0	0		0.0	86.7	13.3	
	Острова Дальнего Востока	n	0	5	0	6	0	0	11	1	10	0	11
	Камчатка	n	0	66	0	32	10	0	108	3	111	0	114
		%	0.0	61.1	0.0	29.6	9.3	0.0		2.6	97.4	0.0	
	Общее:	n	0	266	16	145	39	1	467	101	420	10	531
		%	0.0	57.0	3.4	31.0	8.4	0.2		19.0	79.1	1.9	
	Остров Хоккайдо (запад)	n	0	10	0	25	1	0	36	1	40	0	41
		%	0.0	27.8	0.0	69.4	2.8	0.0		2.4	97.6	0.0	
	Остров Хоккайдо (центр)	n	2	9	0	29	1	0	41	1	49	0	50
		%	4.9	22.0	0.0	70.7	2.4	0.0		2.0	98.0	0.0	
	Остров Хоккайдо (восток)	n	0	9	0	30	2	0	41	2	50	0	52
		%	0.0	22.0	0.0	73.2	4.9	0.0		3.8	96.2	0.0	
	Остров Хоккайдо*	n	0	4	0	20	0	0	24	0	26	0	26
		%	0.0	16.7	0.0	83.3	0.0	0.0		0.0	100.0	0.0	
	Общее:	n	2	32	0	104	4	0	142	4	165	0	169
		%	1.4	22.5	0.0	73.3	2.8	0.0		2.4	97.6	0.0	
	Общее по виду:	n	2	298	16	249	43	1	609	105	585	10	700
		%	0.3	48.9	2.6	40.9	7.1	0.2		15.0	83.6	1.4	

Окончание таблицы 3

Вид	Географическая область		Протокол						N	Метаконуль			N
			A1	A2	B1	B2	B3	B4		A	B	C	
<i>U. maritimus</i>	Ямал	n	28	15	1	0	0	0	44	3	43	0	46
		%	63.6	34.1	2.3	0.0	0.0	0.0		6.5	93.5	0.0	
	Таймыр	n	45	24	2	0	0	0	71	3	68	0	71
		%	63.4	33.8	2.8	0.0	0.0	0.0		4.2	95.8	0.0	
	Сибирь (северо-восток)	n	68	21	0	0	0	0	89	5	85	0	90
		%	76.4	23.6	0.0	0.0	0.0	0.0		5.6	94.4	0.0	
	Северный Ледовитый океан*	n	15	13	4	0	0	0	32	0	32	0	32
		%	46.9	40.6	12.5	0.0	0.0	0.0		0.0	100.0	0.0	
	Общее по виду:	n	156	73	7	0	0	0	236	11	228	0	239
		%	66.1	30.9	3.0	0.0	0.0	0.0		4.6	95.4	0.0	

* Локалитет не указан; N и n – число экземпляров.

встречаемости простого морфотипа А, к таковым относятся медведи, населяющие Урал (48.9%) и Западную Сибирь (84%). Частота усложненного морфотипа С достаточно низкая во всех материковых выборках, за исключением выборки из Приморья, где этот показатель достигает 13.3%. У бурых медведей Хоккайдо морфотип А является редким (2.0–3.8%), а морфотип С не зарегистрирован. Морфотипическая изменчивость метаконуля *U. maritimus* сходна с таковой *U. arctos*, населяющих о-в Хоккайдо: значительно доминирует морфотип В (95.4%), морфотип С не зарегистрирован.

Морфотипы постметаконуля М2

У *U. arctos* обнаружена географическая закономерность в строении постметаконуля (табл. 4). На Кавказе и Севере европейской России бурые медведи чаще имеют слабо развитый постметаконуль (морфотип В1). На Урале, в Западной Сибири и на Алтае постметаконуль хорошо развит (морфотип В2), но дальше на восток этот бугор все чаще становится снова не развитым и отсутствует в 71% случаев у медведей Камчатки (морфотип А1). На о-ве Хоккайдо популяции *U. arctos* тоже различаются между собой по строению постметаконуля: на западе острова преобладают особи с неразвитым и плохо развитым постметаконулем, в то время как на востоке острова количество особей с развитым бугром увеличивается. Доля редких морфотипов В3 и С варьирует в популяциях бурого медведя без каких-либо закономерностей. Морфотип В3 достигает наибольшей частоты встречаемости на Урале (19.8%). У медведей Урала отмечен редкий морфотип D, который больше нигде не обнаружен. *U. maritimus* имеет слабую изменчивость дистального отдела М2 и отчасти схож с *U. arctos*,

населяющим Камчатку: во всех популяциях белых медведей значительно преобладают особи, не имеющие постметаконуля (табл. 4). Редких морфотипов постметаконуля у белого медведя не обнаружено. Получены значимые статистические различия в строении постметаконуля между двумя видами медведей (табл. 6).

Морфотипы цингулюма (в баллах) и окклюзиальной формы М2

Буккальный цингулюм у *U. arctos* слабо изменчив. Доминируют особи с отсутствием (1 балл) цингулюма. Развитый (2 балла) цингулюм у бурых медведей на материке проявляется в 17%, на о-ве Хоккайдо развитый цингулюм очень редок (1.7%). Для *U. maritimus* развитый буккальный цингулюм вообще не отмечен (табл. 5).

Развитость лингвального цингулюма у *U. arctos* обнаруживает некоторую географическую закономерность. В популяциях бурого медведя на материке с запада на восток уменьшается доля зубов с достаточно развитым (3 балла) цингулюмом и увеличивается доля особей с частично развитым (2 балла) цингулюмом. На о-ве Хоккайдо, наоборот, наблюдается тенденция увеличения лингвального цингулюма на М2 с запада на восток (табл. 5). *U. maritimus* имеет слабую изменчивость лингвального цингулюма. У этого вида значительно доминирует слабо развитый (1 балл) лингвальный цингулюм. Между двумя видами медведей установлены значимые статистические различия в строении лингвального цингулюма (табл. 6).

Форма окклюзиальной поверхности М2 (вид сверху) значительно варьирует у бурых медведей на материке и не обнаруживает закономерностей. При этом на о-ве Хоккайдо с запада на восток

Таблица 4. Число и частоты морфотипов дистального (постгипокон) отдела М2

Вид	Географическая область		Постметакокуль						N
			A	B1	B2	B3	C	D	
<i>U. arctos</i>	Кавказ горный	n	18	24	14	2	0	0	58
		%	31.0	41.4	24.1	3.4	0.0	0.0	
	Кавказ равнинный	n	8	19	8	0	1	0	36
		%	22.2	52.8	22.2	0.0	2.8	0.0	
	Центр европейской части России	n	2	2	8	2	0	0	14
	Север европейской части России	n	18	34	20	11	2	0	85
		%	21.2	40.0	23.5	12.9	2.4	0.0	
	Средний и Северный Урал	n	14	22	39	19	1	1	96
		%	14.6	22.9	40.6	19.8	1.0	1.0	
	Южный Урал	n	2	1	6	2	1	0	12
	Западная Сибирь	n	9	5	12	0	1	0	27
		%	33.3	18.5	44.4	0.0	3.7	0.0	
	Алтай	n	3	4	7	0	1	0	15
		%	20.0	26.7	46.7	0.0	6.7	0.0	
	Центральная Сибирь	n	10	10	8	0	0	0	28
		%	35.7	35.7	28.6	0.0	0.0	0.0	
	Прибайкалье	n	6	6	4	1	0	0	17
		%	35.3	35.3	23.5	5.9	0.0	0.0	
	Восточная Сибирь	n	7	6	2	0	0	0	15
		%	46.7	40.0	13.3	0.0	0.0	0.0	
	Приморье	n	3	8	2	1	0	0	14
	Острова Дальнего Востока	n	5	5	1	0	0	0	11
	Камчатка	n	82	29	4	0	0	0	115
		%	71.3	25.2	3.5	0.0	0.0	0.0	
	Общее:	n	187	175	136	38	7	1	544
		%	34.3	32.2	25.0	7.0	1.3	0.2	
	Остров Хоккайдо (запад)	n	19	10	7	2	3	0	41
		%	46.3	24.4	17.1	4.9	7.3	0.0	
	Остров Хоккайдо (центр)	n	23	14	10	3	1	0	51
		%	45.1	27.5	19.6	5.9	2.0	0.0	
	Остров Хоккайдо (восток)	n	7	24	14	5	3	0	53
		%	13.2	45.3	26.4	9.4	5.7	0.0	
	Остров Хоккайдо*	n	7	7	7	3	1	0	25
		%	28.0	28.0	28.0	12.0	4.0	0.0	
	Общее:	n	56	55	38	13	8	0	170
		%	32.9	32.4	22.4	7.6	4.7	0.0	
	Общее по виду:	n	243	230	174	51	15	1	714
		%	34.0	32.3	24.4	7.1	2.1	0.1	

Окончание таблицы 4

Вид	Географическая область		Постметакокуль						N
			A	B1	B2	B3	C	D	
<i>U. maritimus</i>	Ямал	<i>n</i>	34	12	0	0	0	0	46
		%	73.9	26.1	0.0	0.0	0.0	0.0	
	Таймыр	<i>n</i>	51	22	0	0	0	0	71
		%	71.8	31.0	0.0	0.0	0.0	0.0	
	Сибирь (северо-восток)	<i>n</i>	60	30	0	0	0	0	90
		%	66.7	33.3	0.0	0.0	0.0	0.0	
	Северный Ледовитый океан*	<i>n</i>	22	10	0	0	0	0	32
		%	68.8	31.3	0.0	0.0	0.0	0.0	
	Общее по виду:	<i>n</i>	167	74	0	0	0	0	241
		%	69.3	30.7	0.0	0.0	0.0	0.0	

* Локалитет не указан; N и n – число экземпляров.

Таблица 5. Число и частоты морфотипов цингулома (в баллах) и окклюзиальной формы M2

Вид	Географическая область		Буккальный цингулом		N	Лингвальный цингулом				N	Окклюзияльная форма			N
			1	2		1	2	3	4		A1	A2	B	
U. arctos	Кавказ горный	n	53	5	58	1	17	38	2	58	27	31	0	58
		%	91.4	8.6		1.7	29.3	65.5	3.4		46.6	53.4	0.0	
	Кавказ равнинный	n	26	10	36	1	11	22	1	35	22	14	0	36
		%	72.2	27.8		2.9	31.4	62.9	2.9		61.1	38.9	0.0	
	Центр европейской части России	n	12	3	15	0	6	8	1	15	12	3	0	15
		%	80.0	20.0		0.0	40.0	53.3	6.7		80.0	20.0	0.0	
	Север европейской части России	n	55	30	85	0	26	48	7	81	53	32	0	85
		%	64.7	35.3		0.0	32.1	59.3	8.6		62.4	37.6	0.0	
	Средний и Северный Урал	n	77	20	97	3	33	38	10	84	51	47	0	98
		%	79.4	20.6		3.6	39.3	45.2	11.9		52.0	48.0	0.0	
	Южный Урал	n	8	4	12	1	2	6	2	11	8	4	0	12
	Западная Сибирь	n	17	10	27	3	13	6	5	27	13	14	0	27
		%	63.0	37.0		11.1	48.1	22.2	18.5		48.1	51.9	0.0	
	Алтай	n	11	4	15	1	5	7	1	14	10	5	0	15
		%	73.3	26.7		1	5	7	1		66.7	33.3	0.0	
	Центральная Сибирь	n	27	1	28	1	16	8	3	28	22	6	0	28
		%	96.4	3.6		3.6	57.1	28.6	10.7		78.6	21.4	0.0	
	Прибайкалье	n	16	3	19	2	7	6	0	15	14	5	0	19
		%	84.2	15.8		13.3	46.7	40.0	0.0		73.7	26.3	0.0	
	Восточная Сибирь	n	14	1	15	0	10	5	0	15	2	13	0	15
			93.3	6.7		0.0	66.7	33.3	0.0		13.3	86.7	0.0	
	Приморье	n	15	0	15	0	11	3	1	15	5	10	0	15
		%	100.0	0.0		0.0	73.3	20.0	6.7		33.3	66.7	0.0	
	Острова Дальнего Востока	n	12	0	12	0	7	5	0	12	7	5	0	12

Окончание таблицы 5

Вид	Географическая область		Буккальный цингулюм		N	Лингвальный цингулюм				N	Окклюзияльная форма			N
			1	2		1	2	3	4		A1	A2	B	
<i>U. arctos</i>	Камчатка	<i>n</i>	114	3	117	12	53	43	2	110	100	17	0	117
		%	97.4	2.6		10.9	48.2	39.1	1.8		85.5	14.5	0.0	
	Общее:	<i>n</i>	457	94	551	25	217	243	35	520	346	206	0	552
		%	82.9	17.1		4.9	41.7	46.7	6.7		62.7	37.3	0.0	
	Остров Хоккайдо (запад)	<i>n</i>	40	1	41	1	15	19	6	41	29	12	0	41
		%	97.6	2.4		2.4	36.6	46.3	14.6		70.7	29.3	0.0	
	Остров Хоккайдо (центр)	<i>n</i>	55	1	56	2	21	23	6	52	36	19	0	55
		%	105.8	1.9		3.8	40.4	44.2	11.5		65.5	34.5	0.0	
	Остров Хоккайдо (восток)	<i>n</i>	55	0	55	0	15	24	15	54	27	27	0	54
		%	100.0	0.0		0.0	27.8	44.4	27.8		50.0	50.0	0.0	
	Остров Хоккайдо*	<i>n</i>	25	1	26	1	9	11	4	25	16	9	0	25
		%	96.2	3.8		4.0	36.0	44.0	16.0		64.0	36.0	0.0	
	Общее:	<i>n</i>	175	3	178	4	60	77	31	172	108	67	0	175
		%	98.3	1.7		2.3	34.9	44.8	18.0		61.7	38.3	0.0	
	Общее по виду:	<i>n</i>	632	97	729	29	277	320	66	692	454	273	0	727
		%	86.7	13.3		4.3	40.0	46.2	9.5		62.4	37.6	0.0	
<i>U. maritimus</i>	Ямал	<i>n</i>	46	0	46	45	1	0	0	46	4	41	1	46
		%	100.0	0.0		97.8	2.2	0.0	0.0		8.7	89.1	2.2	
	Таймыр	<i>n</i>	71	0	71	67	4	0	0	71	2	64	5	71
		%	100.0	0.0		94.4	5.6	0.0	0.0		2.8	90.1	7.0	
	Сибирь (северо-восток)	<i>n</i>	90	0	90	83	6	1	0	90	14	68	8	90
		%	100.0	0.0		92.2	6.7	1.1	0.0		15.6	75.6	8.9	
	Северный Ледовитый океан*	<i>n</i>	32	0	32	24	7	1	0	32	0	29	3	32
		%	100.0	0.0		75.0	21.9	3.1	0.0		0.0	90.6	9.4	
	Общее по виду:	<i>n</i>	239	0	239	219	18	2	0	239	20	202	17	239
		%	100.0	0.0		91.7	7.5	0.8	0.0		8.4	84.5	7.1	

* Локалитет не указан; N и n — число экземпляров.

Таблица 6. Статистический уровень различий между частотами морфотипов М2 медведей, оценка критерием χ^2

Отделы зуба	Вид	χ^2	<i>p</i>	df	N
Паракон	<i>U. arctos</i> (материк*)	20.4	<0.0001	3	508
	<i>U. arctos</i> (о-в Хоккайдо)				173
	<i>U. arctos</i>	27.9	<0.0001	3	681
	<i>U. maritimus</i>				239
Метакон	<i>U. arctos</i> (материк)	9.0	0.0027	1	338
	<i>U. arctos</i> (о-в Хоккайдо)				178
	<i>U. arctos</i>	32.2	<0.0001	1	516
	<i>U. maritimus</i>				240

Окончание таблицы 6

Отделы зуба	Вид	χ^2	p	df	N
Метастиль	<i>U. arctos</i> (материк)	2.0	0.1616	1	546
	<i>U. arctos</i> (о-в Хоккайдо)				146
	<i>U. arctos</i>	2.6	0.1051	1	692
	<i>U. maritimus</i>				237
Протокон	<i>U. arctos</i> (материк)	39.9	<0.0001	5	467
	<i>U. arctos</i> (о-в Хоккайдо)				142
	<i>U. arctos</i>	117.5	<0.0001	5	609
	<i>U. maritimus</i>				236
Метаконуль	<i>U. arctos</i> (материк)	16.7	0.0002	2	531
	<i>U. arctos</i> (о-в Хоккайдо)				169
	<i>U. arctos</i>	7.7	0.0213	2	700
	<i>U. maritimus</i>				239
Постметаконуль	<i>U. arctos</i> (материк)	2.35	0.7997	5	544
	<i>U. arctos</i> (о-в Хоккайдо)				170
	<i>U. arctos</i>	45.8	<0.0001	5	714
	<i>U. maritimus</i>				241
Буккальный цингулюм	<i>U. arctos</i> (материк)	13.9	0.0002	1	551
	<i>U. arctos</i> (о-в Хоккайдо)				178
	<i>U. arctos</i>	14.3	0.0002	1	729
	<i>U. maritimus</i>				239
Лингвальный цингулюм	<i>U. arctos</i> (материк)	6.8	0.0774	3	520
	<i>U. arctos</i> (о-в Хоккайдо)				172
	<i>U. arctos</i>	155.5	<0.0001	3	692
	<i>U. maritimus</i>				239
Окклюзиальная форма	<i>U. arctos</i> (материк)	0.1	0.8841	1	552
	<i>U. arctos</i> (о-в Хоккайдо)				175
	<i>U. arctos</i>	66.3	<0.0001	2	727
	<i>U. maritimus</i>				239

*В группу «материк» включена также выборка бурого медведя с островов Дальнего Востока.

наблюдается тенденция к увеличению изгиба (морфотип А2) задней части буккального края коронки. Белый медведь очень часто (84.5%) имеет изгиб задней части коронки, и только у этого вида встречен морфотип В (7.1%), характеризующийся отсутствием талона (табл. 5).

Отметим, что среди 772 особей *U. arctos* только у 11 зафиксированы разные морфотипы на правом и левом М2, что составляет 1.4%. Из 11 случаев 7 приходится на метакон, 2 на постгипокон, 1 — на протокон и 1 — на буккальный цингулюм. Среди 240 изученных особей *U. maritimus* у 16 (6.7%) зафиксированы разные морфотипы на правом и левом М2. Из 16 случаев 12 приходится на морфотипы формы окклюзиальной поверхности и 4 — на протокон. Таким образом, асимметрия в строении М2

у изученных медведей низкая и у бурого медведя она в 5 раз ниже, чем у белого медведя. У бурого медведя самым асимметричным признаком является метакон, тогда как у белого медведя это форма окклюзиальной поверхности М2. Нужно отметить, что доля асимметричных морфотипов Р4 у бурого и белого медведей достаточно велика (Гимранов, 2018), тогда как доля таких морфотипов в строении М1 очень низка (Гимранов, 2021).

ОБСУЖДЕНИЕ

Географическая и межвидовая изменчивость М2.

Характеристика усложненности отделов М2 приведена в табл. 7. В популяциях *U. arctos*, обитающих на материке, географических закономерностей

Таблица 7. Показатель усложненности М2 бурого и белого медведей

Вид	Географическая область	Часть зуба									Средний балл по зубу
		<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>e</i>	<i>f</i>	<i>h</i>	<i>g</i>	<i>i</i>	
<i>U. arctos</i>	Кавказ горный	104.1		103.4	157.1	198.2	63.8	108.6	270.7	173.3	147.4
	равнинный	102.8	127.3	100.0	181.3	200.0	65.3	127.8	265.7	180.6	150.1
	Европейская часть России Центр			113.3	146.7	200.0	86.7	120.0	266.7	190.0	160.5
	Север	125.0		115.5	160.8	201.2	71.8	135.3	276.5	181.2	158.4
	Средний и Северный Урал	113.6	125.0	104.1	150.0	151.1	83.3	120.6	265.5	176.0	143.2
	Западная Сибирь	100.0	151.9	114.8	125.0	120.0	77.8	137.0	248.1	174.1	138.7
	Алтай			120.0			83.3	126.7		183.3	128.3
	Центральная Сибирь	125.0	130.0	116.7	157.9	180.8	64.3	103.6	246.4	189.3	146.0
	Прибайкалье	112.5		105.9			64.7	115.8	226.7	186.8	135.4
	Восточная Сибирь	106.7		106.7		193.3	56.7	106.7	233.3	156.7	137.1
	Приморье		133.3	100.0		213.3		100.0	233.3	166.7	142.7
	Камчатка	127.2	146.9	103.4	148.1	197.4	51.7	102.6	231.8	192.7	144.7
	Среднее по материковым выборкам:	113.0	135.7	108.7	153.4	185.5	69.9	128.5	253.1	179.2	147.5
	Остров Хоккайдо запад	173.2	117.1	114.7	175.0	197.6	72.0	102.4	273.2	185.4	156.7
	центр	134.0	117.9	118.6	173.2	198.0	65.7	109.6	263.5	182.7	151.5
	восток	142.6	114.5	106.4	182.9	196.2	76.4	100.0	300.0	175.0	154.9
	без определенного локалитета	156.0	111.5	100.0	183.3	200.0	76.0	103.8	272.0	182.0	153.9
	Среднее по островной выборке	151.4	115.3	109.9	178.6	197.9	72.5	104.0	277.2	181.3	154.2
	Среднее по виду	132.2	125.5	109.3	166.0	191.7	71.2	116.3	265.2	180.2	150.8
<i>U. maritimus</i>	Ямал	100.0	100.0	110.9	70.5	193.5	50.0	100.0	102.2	153.3	108.9
	Таймыр	100.0	100.0	115.5	71.1	195.8	51.4	100.0	105.6	147.9	109.7
	Сибирь (северо-восток)	100.0	100.0	110.2	61.8	194.4	50.0	100.0	108.9	153.3	108.7
	Северный Ледовитый океан— без определенного локалитета	100.0	100.0	128.1	89.1	200.0	50.0	100.0	128.1	145.3	115.6
	Среднее по виду	100.0	100.0	116.2	73.1	195.9	50.4	100.0	111.2	149.9	110.7

Расположение и названия частей зуба см. на рис. 1.

в усложнении главных и дополнительных бугров не обнаружено. Отметим лишь, что на материке в направлении с запада на восток уменьшается показатель усложненности лингвального цингулюма. Это значит, что лингвальный цингулюм М2 имеет тенденцию к уменьшению у бурых медведей, обитающих в Сибири и на Дальнем Востоке. В популяциях *U. arctos*, обитающих на о-ве Хоккайдо, нами зафиксировано 3 тенденции: с запада

на восток уменьшается усложненность окклюзионной формы (площадь давящей поверхности) М2; уменьшается усложненность буккальной (суммарно протокон, метаконуль и постметаконуль) части М2; в целом, показатель усложненности (151.5) и количество наиболее усложненных элементов зуба (5 из 9) дистанцируют медведей, населяющих центр острова, от остальных. Несмотря на это, по суммарному показателю усложненности (154.2)

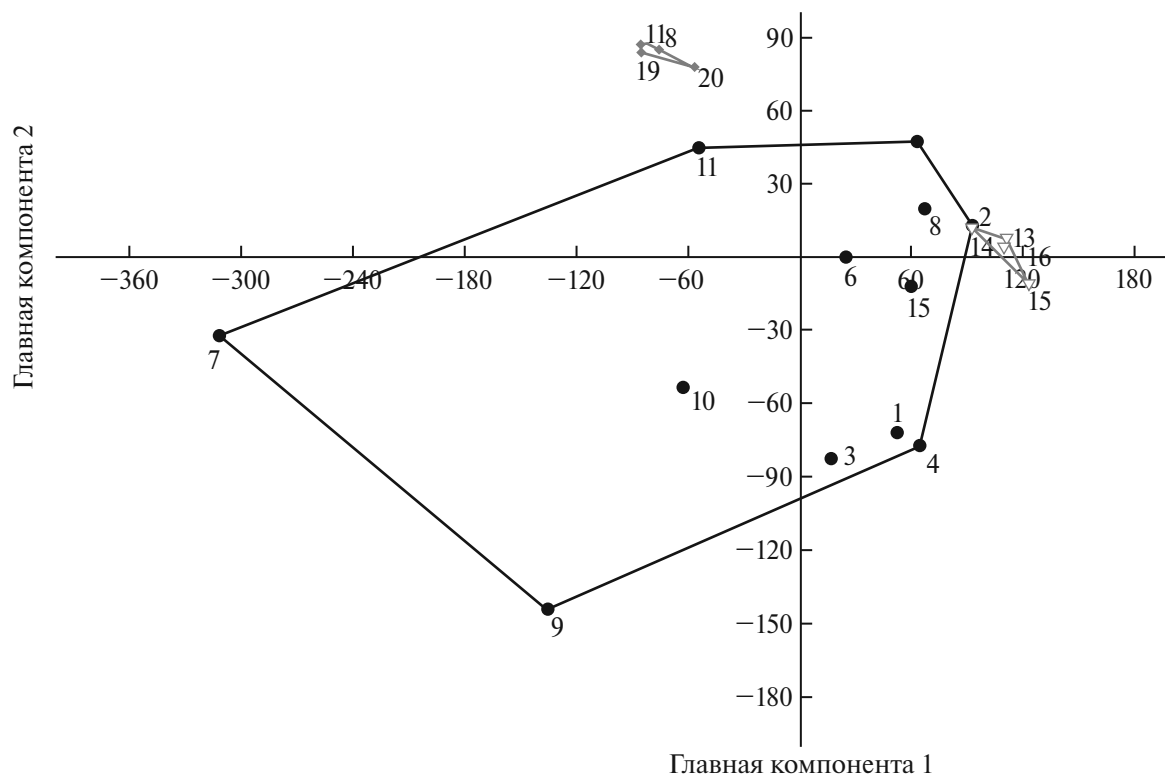


Рис. 2. Распределение выборок медведей в пространстве первых двух ГК. Черный круг – бурый медведь с материка, серый треугольник – бурый медведь с Хоккайдо, серый ромб – белый медведь. Бурый медведь: 1 – Кавказ горный, 2 – Кавказ равнинный, 3 – Центр европейской части России, 4 – Север европейской части России, 5 – Урал северный и средний, 6 – Западная Сибирь, 7 – Алтай, 8 – Центральная Сибирь, 9 – Прибайкалье, 10 – Восточная Сибирь, 11 – Приморье, 12 – Камчатка, 13 – о-в Хоккайдо (запад), 14 – о-в Хоккайдо (центр), 15 – о-в Хоккайдо (восток), 16 – о-в Хоккайдо (без точного локалитета). Белый медведь: 17 – Ямал, 18 – Таймыр, 19 – Сибирь (северовосток), 20 – Северный Ледовитый океан (без точного локалитета).

и по количеству элементов зуба, обладающих наибольшим усложнением (7 из 9), медведи с Хоккайдо имеют более усложненные зубы, в отличие от медведей материковых популяций. Все элементы зуба и зуб в целом значительно усложнены у бурого медведя, в отличие от белого медведя. У белого медведя географических закономерностей не наблюдается.

Сделанные нами выводы на основе данных, приведенных в табл. 7, отражены графически на рис. 2. Анализируя матрицу показателей усложненности M2 методом главных компонент (табл. 8), мы наблюдаем хорошо дистанцированную от материковых бурых медведей группу белых медведей и менее дистанцированную, однако расположенную отдельно, группу бурых медведей с Хоккайдо. Удаление выборок бурого медведя с Алтая и Прибайкалья от остальных, на наш взгляд, связано с малочисленностью выборки и отсутствием значений показателя усложненности по ряду признаков зуба. В целом, полученные данные согласуются

с молекулярно-генетическими (Korsten et al., 2009; Lindqvist et al., 2010; Hirata et al., 2013; Bidon et al., 2014) и краниометрическими (Барышников, 2010; Барышников, Пузаченко, 2009) данными.

Как уже отмечалось, нами изучена морфотипическая изменчивость резцов, четвертых премоляров и M1 у бурых медведей (Гимранов, Косинцев, 2017; Гимранов, 2018, 2021) с материка и о-ва Хоккайдо. У медведей с западной, центральной и восточной частями Хоккайдо различаются показатели усложненности нижних резцов, премоляров и M1. Однако видимых или статистически значимых различий в строении зубов *U. arctos* из разных частей Хоккайдо нами не установлено. В целом, среди всех изученных верхних зубов бурых медведей (I1–2, i1–3, P4, p4, M1 и M2) наблюдается общая закономерность наибольшей усложненности зубов у медведей, обитающих на Хоккайдо.

Таким образом, полученные нами результаты в некоторой степени противоречат молекулярным данным. Данные, полученные Хиратой

Таблица 8. Собственные значения главных компонент и их объясненная дисперсия

Номер главной компоненты (ГК)	Собственное значение	Общая дисперсия, %
ГК 1	11754.5	54.5
ГК 2	4011.4	18.6
ГК 3	2464.2	11.4
ГК 4	1779.0	8.2
ГК 5	1313.0	6.1
ГК 6	111.9	0.5
ГК 7	61.7	0.3
ГК 8	43.2	0.2
ГК 9	38.2	0.2

с соавторами (Hirata et al., 2013), соответствуют упорядоченному распределению животных из трех различных гаплогрупп мДНК на юге, северо-востоке и в центре Хоккайдо. Наши результаты показывают, что Хоккайдо заселён бурыми медведями, которые по морфологии резцов, четвертых премоляров и верхних моляров сильно дистанцируются от остальных изученных нами медведей Евразии и не разделяются на группы внутри острова. Эти данные не соответствуют картине упорядоченного распределения животных из трех различных гаплогрупп мДНК на юге, северо-востоке и в центре Хоккайдо. Вероятно, обнаруженная Хиратой с соавторами (Hirata et al., 2013) картина распределения материнских линии бурых медведей Хоккайдо сформировалась в результате восстановления популяции из трех групп близкородственных самок после прохождения бурого медведя на Хоккайдо через бутылочное горлышко. Ранее были получены результаты молекулярного анализа бурых медведей с Хоккайдо, не противоречащие этому утверждению (de Jong et al., 2023).

Ранее нам удалось установить некоторую географическую закономерность в изменчивости строения коронок резцов у *U. arctos* (Гимранов, Косинцев, 2017). Выраженных географических закономерностей в изменчивости строения коронок Р4 и М1 у бурых и белых медведей не установлено (Гимранов, 2018, 2021). Однако нам вновь удалось зафиксировать некоторую закономерность в географической изменчивости зубов бурого медведя на примере М2. Это не удивительно, т.к. зуб является самым большим и самым развитым среди всех щечных зубов. Интересен факт того, что резцы медведей обладают определенной изменчивостью, которая может наблюдаться только у достаточно развитых щечных зубов. Это обстоятельство еще раз подчеркивает важность изучения резцов, которым исследователи часто уделяют мало внимания.

Бурого медведя можно достоверно дифференцировать от белого медведя на основе строения М2. Дифференцирующими признаками являются выраженные и усложненные дополнительными элементами паракон, метакон, протокон и пост-метаконкуль, а также развитые лингвальный цингулум и талон.

Адаптационные изменения в строении М2. Белый медведь относительно недавно отделился от бурого медведя (Hailer et al., 2012; Bidon et al., 2014; Lan et al., 2022), но за короткое время приобрел большое количество уникальных адаптаций, в том числе в зубной системе (Барышников, 2007). О быстрой адаптации зубов *U. maritimus* при переходе к мясоедству свидетельствуют колющий, хищнический вид Р4 (Гимранов, 2018), упрощение (потеря стилей) М1 (Гимранов, 2021) и упрощение М2 (часто отсутствуют стили и конули, слабые цингулюмы, не развитый протокон и талон). В случае М2 мы наблюдаем редукцию зуба – переход от развитой формы (характерной для бурого медведя) к упрощенной. Причина таких изменений, на наш взгляд, кроется в ослаблении жевательной нагрузки на зуб. Ранее мы уже частично касались особенностей адаптации верхних зубов у белого медведя при переходе к облигатному хищничеству (Гимранов, 2021). Попробуем подвести некий итог изучения изменчивости верхних зубов *U. maritimus*. Несмотря на чисто хищническую стратегию питания, зубы у этих медведей изменяются по своеобразному сценарию. Резцы (I1–2) и клык становятся более приспособленными к хищничеству, премоляр (Р4) приобретает колющий вид, моляры (М1–2) утрачивают дополнительные элементы, связанные с пережевыванием пищи, становятся более простыми. При этом только М1 проявляет низкое морфологическое разнообразие и не вписывается в общую картину увеличения резательных функций (свойственных мясоедам), напротив, зуб усиливает давящую функцию за счет отдельных элементов.

Эволюционные изменения M2 в роде *Ursus*. Коротко эволюционная история рода *Ursus* описана нами ранее (Гимранов, 2021), поэтому остановимся только на характеристике M2 в предковых и сестринских формах. Обобщенная схема эволюционной изменчивости M2 в роде *Ursus* представлена на рис. 3.

У M2 *U. minimus* Devèze et Bouillet 1827 наблюдаются значительное превосходство по размерам паракона над метаконем, главные бугры без дополнительных элементов, метастиль отсутствует. Также M2 самого примитивного представителя рода *Ursus* демонстрирует простой одновершинный иногда расчлененный протокон, простой одновершинный метаконуль, постметаконуль отсутствует, почти отсутствует буккальный цингулюм, талон короткий и слабый при достаточно развитом лингвальном цингулюме (Барышников, 2007). Подобные черты в строении M1 характерны и для представителей рода *Protarctos* Kretzoi, 1945, который в последнее время сближают с *U. minimus*, а представителей последнего помещают в другой род *Euarctos* Gray 1864 (Wang et al., 2017). Вышеописанные состояния признаков можно считать базальными, архайчными для рода *Ursus*.

U. thibetanus G. Cuvier 1823 демонстрирует слабо возвышающиеся главные бугры M2, паракон

и метакон одиночные, протокон гребневидный, расчлененный, метаконуль развит от слабо заметного до хорошо выраженного, имеется лингвальный цингулюм и развитый талон (Барышников, 2007). Наши неопубликованные данные подтверждают вышеописанные состояния признаков, лишь уточним, что у гималайского медведя в целом гипокон развит хорошо, а лингвальный цингулюм — достаточно плохо.

M2 *U. americanus* Pallas 1780 имеет гребневидные протокон и метаконуль, относительно развитый лингвальный цингулюм, развитый талон и, в отличие от M2 *U. thibetanus*, несет больше дополнительных бугорков (Барышников, 2007). Наши неопубликованные данные подтверждают вышеописанные состояния признаков. Отметим лишь, что у барibalа в целом гипокон развит хорошо, а протокон иногда расчленен и может иметь вершину. Иногда присутствуют дополнительные бугорки — метастиль и постгипокон.

У *U. etruscus* G. Cuvier 1823 на M2 имеются достаточно развитые паракон и метакон, дополнительные бугорки на буккальной части отсутствуют. Достаточно часто наблюдаются хорошо развитый лингвальный цингулюм и расчлененный протокон (по: Jiangzuo (Jiangzuo et al., 2019) задняя часть

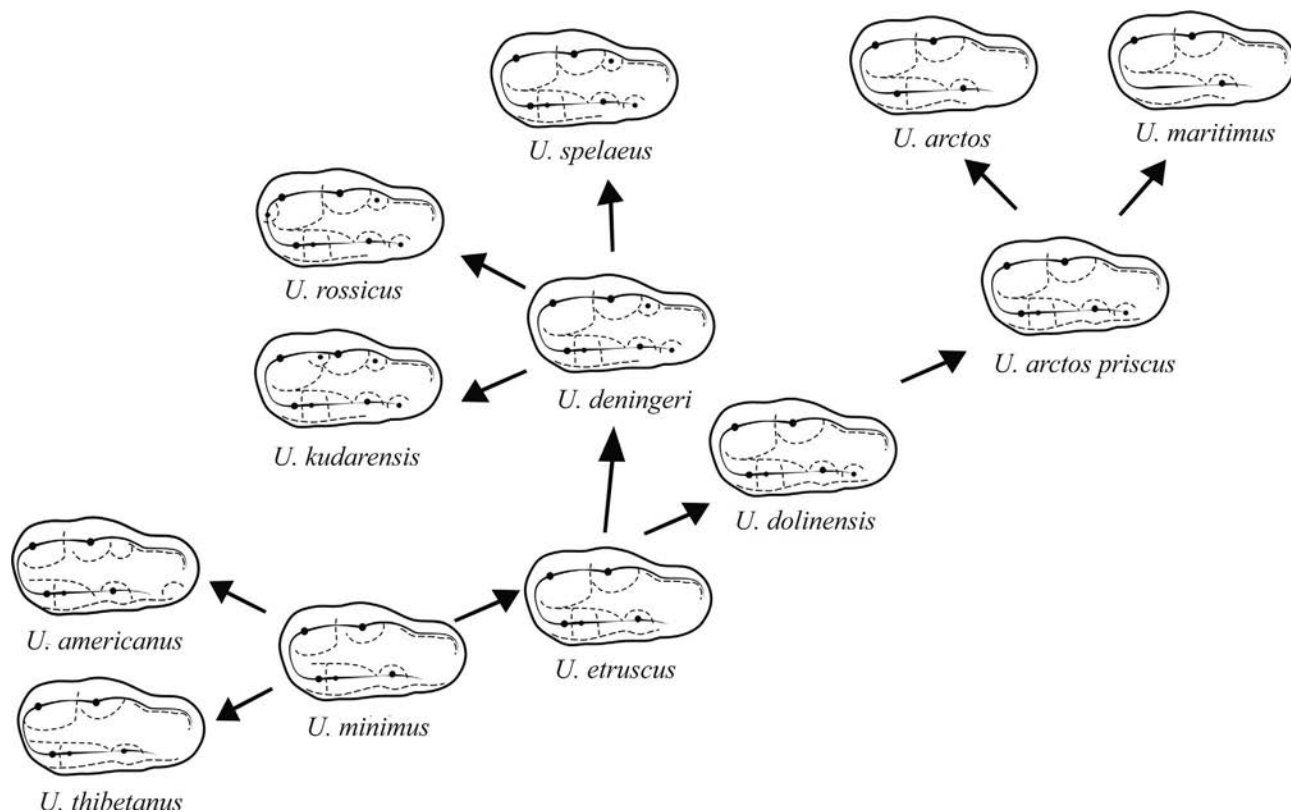


Рис. 3. Эволюционные преобразования M2 в роде *Ursus*.

расчлененного протокона называется мезокон). Почти во всех описанных в литературе находках *U. etruscus* (Mazza, Rustioni, 1992; Барышников, 2007; Wagner, 2006; Koufos et al., 2018; Medin et al., 2017; Jiangzuo et al., 2017; Medin et al., 2019) на М2 присутствует хорошо развитый метаконуль, намного реже присутствует постметаконуль. М2 *U. dolinensis* Garcia et Arsuaga 2001 по многим вышеперечисленным признакам схож с *U. etruscus*. Судя по опубликованным данным (Garcia, Arsuaga, 2001), у *U. dolinensis*, в отличие от *U. etruscus*, хорошо развит постметаконуль. В целом, строение М2 *U. etruscus* и *U. dolinensis* очень сходно со строением М2 *U. arctos*.

М2 *U. deningeri* von Reichenau 1904 имеет развитые и без дополнительных элементов паракон и метакон, выраженный метастиль, расчлененный протокон, хорошо выраженный метаконуль и часто достаточно развитый постметаконуль. Лингвальный цингулюм развит в разной степени от плохо выраженного до сильного, чаще цингулюм развит в средней степени (Барышников, 2007; Rabeder, 1999; Rabeder et al., 2009; Wagner, Cermak, 2012). Такое же строение М2 демонстрирует кавказский пещерный медведь *U. kudarensis* Baryshnikov 1985 (Барышников, 2020), отличающийся от медведя Денингера только наличием в половине случаев преметакона (Ме: морфотип А2).

Более усложнен М2 дополнительными бугорками у малого пещерного медведя *U. rossicus* Borissiak 1930. У этого вида на М2 присутствуют парастиль (Ра: морфотип А3), метастиль, метаконуль, постметаконуль (иногда достаточно развитый: морфотип С) и редко преметакон. Также М2 *U. rossicus* имеет расчлененный протокон и среднюю степень развитости лингвального цингулюма (Борисяк, 1932; наши неопубликованные данные).

Для больших пещерных медведей (*U. spelaeus sensu lato*) в целом характерно более простое строение М2, в отличие от *U. kudarensis* и *U. rossicus*. У больших пещерных медведей на М2 присутствуют паракон, метакон, метастиль, метаконуль и постметаконуль. Протокон расчленен, лингвальный цингулюм развит в средней степени (Baryshnikov, 1998; Rabeder, 1999; Барышников, 2007; наши неопубликованные данные). По описанным в этой работе признакам строение М2 больших пещерных медведей достаточно сходно с таковым у *U. deningeri*.

Строение М2 плейстоценового *U. arctos* (Rabeder et al., 2009; Baryshnikov, 2010; Marciszak et al., 2019; наши наблюдения), которого иногда выделяют в отдельный подвид *U. a. priscus*, сходно с таковым у *U. dolinensis*. На М2 имеются паракон и метакон без дополнительных элементов, расчлененный протокон, метаконуль, постметаконуль и развитый в средней степени (иногда хорошо развитый)

лингвальный цингулюм. Обобщенный вариант строения М2 современного *U. arctos* исходя из данных, полученных в этом исследовании, можно охарактеризовать следующим образом. На М2 имеются паракон и метакон без дополнительных элементов, расчлененный или нерасчлененный протокон с вершиной, метаконуль и развитый в разной степени (2–3 балла) лингвальный цингулюм. Таким образом, плейстоценовый *U. arctos* отличается от современного наличием постметаконуля, который у первого если и развит, то зачастую очень плохо. Современный *U. maritimus* отличается от современного *U. arctos* слабо развитым талоном, полным отсутствием постметаконуля, очень слабым лингвальным цингулюмом и гребневидным, нерасчлененным протоконом.

Таким образом, основными элементами М2, которые варьируют в эволюционном масштабе у представителей рода *Ursus*, являются парастиль, метастиль, расчлененность (наличие мезокона) протокона, постметаконуль и лингвальный цингулюм. Отсутствие или слабое развитие стилей, так же как и постметаконуля, является архаичным состоянием. Также архаичным состоянием является хорошо развитый лингвальный цингулюм и расчлененный протокон с несколькими вершинами. Наличие хорошо развитых стилей и постметаконуля является прогрессивным состоянием признаков, так же как и редуцированный цингулюм и одновершинный, нерасчлененный протокон. Базальные, примитивные состояния демонстрирует М2 *U. minimus* и *U. thibetanus* (рис. 3). Несколько прогрессивнее выглядит *U. americanus*. Все пещерные медведи (*U. kudarensis*, *U. rossicus* и *U. spelaeus*, в т.ч. *U. deningeri*) выглядят достаточно прогрессивно, обладая рядом прогрессивных признаков. Также достаточно прогрессивным выглядит строение М2 современных *U. arctos* и *U. maritimus*. Наибольшее количество прогрессивных черт наблюдается у *U. maritimus*. Это может объясняться резким переходом от всеядного или даже травоядного типа питания (бурый медведь) к облигатному хищничеству. У пещерных же медведей это объясняется глубокой специализацией зубов к исключительно растительной пище. В эволюционном отношении изменчивость М2 у представителей рода *Ursus* выглядит достаточно высокой, по сравнению с М1 (Гимранов, 2018), и несколько схожа с высокой изменчивостью премоляров.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Для второго верхнего моляра М2 бурого и белого медведей выделено и описано 9 признаков, обладающих изменчивостью: дополнительные бугорки на параконе и метаконе, наличие метастилей, расчленение протокона (наличие мезокона),

наличие и развитость метаконуля и постметаконуля, развитость буккального и лингвального цингулюмов, развитость талона, сопряженная с формой окклюзиальной поверхности зуба.

Обнаружена единственная географическая закономерность в изменчивости выделенных признаков M2: у материковых *U. arctos* это уменьшение лингвального цингулюма с запада на восток. У популяций *U. arctos* с Хоккайдо отмечается уменьшение талона M2 с запада на восток. Для бурых медведей с Хоккайдо характерны высокие значения показателя усложненности в отличие от материковых популяций. Усложненными в основном являются элементы лингвального отдела зуба. В целом, M2 у бурого и белого медведей является достаточно изменчивым зубом, по сравнению с M1. Высокая изменчивость M2 сопоставима с таковой в премолярах.

Бурого медведя можно достоверно дифференцировать от белого медведя на основе строения M2. Признаками, характерными для *U. arctos*, являются: дополнительный бугорок на постериальном гребне паракона, преметакон, бугорок в задней части протокона (мезокон), выраженный постметаконуль, развитый лингвальный цингулюм и развитый талон. Признаками, характерными для *U. maritimus*, являются гребнеобразный (без вершин и членения) протокон, безвершинный метаконуль, неразвитый (слабый) лингвальный цингулюм и наличие изгиба окклюзиальной формы в области талона. *U. maritimus* является почти полностью облигатным хищником. Изменение M2 связано с переходом на миофагию. Зуб редуцируется — утрачивает, в первую очередь, второстепенные элементы и сокращает давящую поверхность за счет талона.

В эволюционном отношении M2 у представителей рода *Ursus* обладает заметной изменчивостью. Основными элементами зуба, которые варьируют в эволюционном масштабе, являются парастиль, метастиль, расчлененность (наличие мезокона) протокона, постметаконуль и лингвальный цингулюм. Архаичные состояния признаков демонстрирует M2 *U. minimus* и *U. thibetanus*. Несколько прогрессивнее выглядит *U. americanus* внутри подрода *Euarctos*. Все пещерные медведи (*U. deningeri*, *U. kudarensis*, *U. rossicus* и *U. spelaeus*) обладают рядом прогрессивных признаков. Также достаточно прогрессивным выглядит строение M2 современных *U. arctos* и *U. maritimus*. Наибольшее количество прогрессивных черт наблюдается у *U. maritimus*. В эволюционном отношении изменчивость M2 у представителей рода *Ursus* выглядит достаточно высокой и отражает основные филогенетические направления.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает благодарность Н.А. Формозову за ценные советы и замечания, сделанные при обсуждении рукописи на стадии рецензирования. Автор признателен коллективу лаборатории териологии Зоологического музея МГУ им. М.В. Ломоносова, коллективу лаборатории териологии Зоологического института РАН, а также заведующему музеем ИЭРиЖ УрО РАН Н.Г. Ерохину, сотруднику лаборатории филогении и фауногенеза ИСиЭЖ СО РАН Д.Е. Тараненко, директору зоологического музея ТомГУ С.С. Москвитину за предоставленную возможность работы с коллекционным материалом. Выражается благодарность Т. Amano, R. Masuda, Y. Amaike и Т. Akiyama (Hokkaido University) за помощь в организации и проведении исследований в Японии (о-в Хоккайдо). Авторы также признательны кураторам коллекционных фондов музеев Японии: F. Takaya и M. Kato (Botanic Garden, Field Science Center for Northern Biosphere, Hokkaido University), K. Omote (Hokkaido Museum), D. Natsuki (Graduate School of Humanities and Sociology the University of Tokyo) и Т. Murakami (Shiretoko Museum) и директору Shiretoko Museum Mr. M. Yamanaka.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 24-24-00147 (“Пещерные медведи: таксономия, биология и взаимоотношение с человеком”), <https://rscf.ru/project/24-24-00147/>.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Соответствие исследования международным этическим стандартам подтверждено Комиссией Института экологии растений и животных УрО РАН по биоэтике (выписка из Протокола № 13 заседания Комиссии от 1 ноября 2022 г.).

«Допустимо использование сотрудниками ИЭРиЖ УрО РАН в своих исследованиях и в основанных на них публикациях коллекционных (музейных) материалов без процедуры отдельного обсуждения и рассмотрения конкретных заявок на исследования с использованием таких материалов, при условии, что такие материалы поступили (депонированы) в фонды коллекций (музеев) ранее даты создания в ИЭРиЖ УрО РАН Комиссии по биоэтике (т.е. ранее 14.05.2020).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Барышников Г.Ф., 2007. Медвежи (Carnivora, Ursidae). (Фауна России и сопредельных стран. Млекопитающие. Т. I. Вып. 5). СПб.: Наука. 541 с.
- Барышников Г.Ф., Пузаченко А.Ю., 2009. Краниометрическое разнообразие островных популяций бурого медведя (*Ursus arctos*, Carnivora) с Хоккайдо, Сахалина и Южных Курил // Труды Зоол. ин-та РАН. Т. 313. № 2. С. 25–48.
- Барышников Г.Ф., 2010. Изменчивость морфометрических признаков бурого медведя (*Ursus arctos*) Евразии во времени и пространстве // Материалы IV Международной мамонтовой конференции. Якутск, 2010. С. 115–121.
- Барышников Г.Ф., 2020. Крупные млекопитающие кулдрской плейстоценовой фауны Кавказа. СПб.: Наука. 400 с.
- Борисяк А.А., 1932. Новая раса пещерного медведя из четвертичных отложений Северного Кавказа // Труды Палеозоологического института. Т. 1. С. 137–201.
- Гимранов Д.О., 2018. Морфотипическая характеристика четвертых премоляров бурого (*Ursus arctos*) и белого (*Ursus maritimus*) медведей (Carnivora, Ursidae) // Зоологический журнал. Т. 97. № 2. С. 205–223.
- Гимранов Д.О., Косинцев П.А., 2017. Морфотипическая изменчивость резцов бурого (*Ursus arctos*) и белого (*Ursus maritimus*) медведей (Carnivora, Ursidae) // Зоологический журнал. Т. 96. № 5. С. 547–562.
- Гимранов Д.О., 2021. Морфотипическая характеристика первого верхнего моляра (M1) бурого (*Ursus arctos*) и белого (*Ursus maritimus*) медведей (Carnivora, Ursidae) // Зоологический журнал. Т. 100. № 7. С. 809–822.
- Baryshnikov G., 1998. Cave bears from the Paleolithic of the Greater Caucasus // Quaternary Paleozoology in the Northern Hemisphere. Saunders J.J., Styles B.W., Baryshnikov G.F., eds. Illinois State Museum Scientific Papers. Springfield. P. 69–118.
- Baryshnikov G.F., 2010. Late Pleistocene brown bear (*Ursus arctos*) from the Caucasus // Russ. J. Theriol. V. 9. № 1. P. 9–17.
- Bidon T., Janke A., Fain S.R., Eiken H.G., Hagen S.B., et al., 2014. Brown and polar bear Y chromosomes reveal extensive male-biased gene flow within brother lineages // Mol. Biol. Evol. V. 31. P. 1353–1363.
- de Jong M.J., Niamir A., Wolf M., Kitchener A.C., Lecomte N., et al., 2023. Range-wide whole-genome resequencing of the brown bear reveals drivers of intraspecies divergence // Comm. Biol. V. 6. P. 153.
- Garcia N., Arsuaga J.L., 2001. *Ursus dolinensis*: a new species of Early Pleistocene ursid from Trinchera Dolina, Atapuerca (Spain) // Earth and Planetary Sciences. V. 332. P. 717–725.
- Hailer F., Kutschera V.E., Hallström B.M., Klassert D., Fain S.R., et al., 2012. Nuclear genomic sequences reveal that polar bears are an old and distinct bear lineage // Science. V. 336. P. 344–347.
- Hammer O., Harper D.A.T., Ryan P.D., 2001. Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis // Palaeontologia Electronica. V. 4. № 1. P. 1–9.
- Hirata D., Mano T., Abramov A.V., Baryshnikov G.F., Kossintsev P.A., et al., 2013. Molecular phylogeography of the brown bear (*Ursus arctos*) in Northeastern Asia based on analyses of complete mitochondrial DNA sequences // Mol. Biol. Evol. V. 30. P. 1644–1652.
- Jiangzuo Q., Liu J., Wang Y., Jin C., Liu S., et al., 2017. New materials of *Ursus etruscus* from Jinyuan cave of Luotuo Hill, Dalian and a brief review of *Ursus cf. etruscus* in China // Quat. Sci. V. 37. № 4. P. 828–837.
- Jiangzuo Q., Liu J., Chen J., 2019. Morphological homology, evolution, and proposed nomenclature for bear dentition // Acta Palaeontologica Polonica. V. 64. № 4. P. 693–710.
- Korsten M., Ho S.Y.W., Davison J., Pähni B., Vulliamy E., et al., 2009. Sudden expansion of a single brown bear maternal lineage across northern continental Eurasia after the last ice age: A general demographic model for mammals? // Mol. Ecol. 18: 1963–1979.
- Koufos G.D., Konidaris G.E., Harvati K., 2018. Revisiting *Ursus etruscus* (Carnivora, Mammalia) from the Early Pleistocene of Greece with description of new material // Quat. Int. V. 497. P. 222–239.
- Lindqvist C., Schuster S.C., Sun Y., Talbot S.L., Qi J., et al., 2010. Complete mitochondrial genome of a Pleistocene jawbone unveils the origin of polar bear // Proceedings of the National Academy of Sciences. 107(11). P. 5053–5057.
- Mazza P., Rustioni M., 1992. Morphometric revision of the Eurasian species *Ursus etruscus* Cuvier // Palaeontogr. Ital. V. 79. P. 101–146.
- Marciszak A., Schouwenburg C., Lipecki G., Talamo S., Shpansky A., et al., 2019. Steppe brown bear *Ursus arctos* “*priscus*” from the Late Pleistocene of Europe // Quat. Int. V. 534. P. 158–170.
- Medin T., Martínez-Navarro B., Rivals F., Madurell-Malapeira J., Ros-Montoya S., et al., 2017. Late Villafranchian *Ursus etruscus* and other large carnivores from the Orce sites (Guadix-Baza basin, Andalusia, southern Spain): Taxonomy, biochronology, paleobiology, and ecogeographical context // Quat. Int. V. 431 B. P. 20–41.
- Medin T., Martínez-Navarro B., Madurell-Malapeira J., Figueirido B., Kopalani G., et al., 2019. The bears from Dmanisi and the first dispersal of early Homo out of Africa // Scien. Rep. V. 9. № 17752. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-54138-6>

- Rabeder G., 1999. Die Evolution des Höhlenbärengebisses // Mitt. Komm. Quartärforsch. Österr. Akad. Wiss. V. 11. P. 1–102.
- Rabeder G., Pacher M., Withalm G., 2009. Early Pleistocene bear remains from Deutsch-Altenburg (Lower Austria) // Mitt. Komm. Quartärforsch. Österr. Akad. Wiss. V. 17. P. 1–135.
- Wagner J., 2006. A list of craniodental material of Pliocene ursids (genus *Ursus*) in the collection of Naturhistorisches Museum Basel. Επιστημονική Επετηρίδα του Τμήματος Γεωλογίας (ΑΠΘ). 98. 127–140.
- Wagner J., Cermak S., 2012. Revision of the early Middle Pleistocene bears (Ursidae, Mammalia) of Central Europe, with special respect to possible co-occurrence of spelaeoid and arctoid lineages // Bull. Geosci. V. 87. P. 461–496.
- Wang X., Rybczynski N., Harington C., White S., Tedford R., 2017. A basal ursine bear (*Protarctos abstrusus*) from the Pliocene High Arctic reveals Eurasian affinities and a diet rich in fermentable sugars // Scien. Rep. V. 7. № 1. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-17657-8>

MORPHOTYPIC CHARACTERISTICS OF THE SECOND UPPER MOLAR (M2) OF THE BROWN (*URSUS ARCTOS*) AND POLAR (*URSUS MARITIMUS*) BEARS (CARNIVORA, URSIDAE)

D. O. Gimranov*

Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, 620144 Russia

**e-mail: djulfa250@rambler.ru*

The structure of the second upper molar (M2) of brown (*Ursus arctos*) and white (*U. maritimus*) bears was studied, with 9 polymorphic characters identified, and their descriptions given. A west to east geographic pattern was discovered in the variability of the lingual cingulum M2 in continental *U. arctos*. In island populations of *U. arctos*, there is likewise a decrease in talon M2 observed from west to east. In general, M2 in brown and polar bears is a rather variable tooth. The brown bear can be reliably differentiated from the polar bear based on the structure of M2 based on 6 characters. Changes in the structure of M2 in *U. maritimus* is associated with the transition to myophagy. The tooth is reduced, first of all losing its secondary elements and reducing the pressing surface due to the talon. *Ursus maritimus* has the largest number of progressive features among ancient and modern members of the genus *Ursus*. In evolutionary terms, the variability of M2 in members of the genus appears to be quite high, reflecting the main phylogenetic directions.

Keywords: bear, teeth, molar, variability, morphotypes, species differentiation, evolution

УДК 599.539.4(265.53)

ПЕРЕМЕЩЕНИЯ БЕЛУХ (*DELPHINAPTERUS LEUCAS*, CETACEA, MONODONTIDAE) У ЗАПАДНОГО ПОБЕРЕЖЬЯ ПОЛУОСТРОВА КАМЧАТКА

© 2024 г. Д. М. Глазов*, Д. М. Кузнецова, В. В. Рожнов**

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

*e-mail: dglazov@yandex.ru

**e-mail: rozhnov-v-2015@yandex.ru

Поступила в редакцию 10.01.2024 г.

После доработки 26.07.2024 г.

Принята к публикации 27.07.2024 г.

Представлены результаты прослеживания перемещений трёх половозрелых белух, помеченных спутниковыми передатчиками у западного побережья п-ова Камчатка. До начала становления ледового покрова белухи оставались у западного побережья Камчатки и в заливе Шелихова. С началом становления льда и по мере его распространения, белухи использовали всё более глубоководные районы. Полученные данные свидетельствуют о возможной резидентности белух восточной части Охотского моря и соответствуют ранее выявленной генетической обособленности этой популяции белух от западно-охотоморской.

Ключевые слова: Охотское море, спутниковая телеметрия

DOI: 10.31857/S0044513424080093, **EDN:** twcgpv

Белуха — циркумполярно распространенный монотипический вид китообразных, в России она встречается во всех арктических, а также в Белом, Беринговом и Охотском морях (Клейненберг и др., 1964; Hobbs et al., 2019). Для белух известны как далеко мигрирующие популяции — совершающие направленные перемещения от летних местообитаний к зимним, так и резидентные — не уходящие далеко от летних местообитаний в зимний период (Kovacs et al., 2011; Lydersen et al., 2001).

Белухи Охотского моря генетически обособлены от белух других акваторий — Берингова моря и североамериканского побережья (Мещерский и др., 2008, 2013). В летний период в Охотском море выделяли их скопления: в Амурском лимане и Сахалинском заливе (*сахалино-амурское летнее скопление*), в заливах Академии (заливы Николая и Ульбанский) и в районе Шантарских островов (*шантарское летнее скопление*), и одну в восточной части Охотского моря — в заливе Шелихова (в Гижигинской и Пенжинской губах) и у западного побережья п-ова Камчатка (*гижигинское, или шелиховское летнее скопление*). Зимой белухи придерживаются пелагических районов (Мельников, 2001; Шпак и др., 2010; Solovyev et al., 2015).

Генетический анализ белух, отловленных в Сахалинском заливе (район островов Чкалова и Байдукова), заливе Николая, Удской губе (район устья р. Уда у поселка Чумикан) и у западного побережья Камчатки (район с. Усть-Хайрюзово), показал

единство животных из сахалино-амурского и шантарского летних скоплений, а также отличие их от гижигинского (или шелиховского) летнего скопления. Эти данные позволили выделить в Охотском море две популяции белух: западно-охотоморскую и восточно-охотоморскую (северовосточную), при этом у всех выявлена высокая степень филопатрии (Мещерский и др., 2013, 2018).

Спутниковое прослеживание перемещений более 15 белух западно-охотоморской популяции показало, что животные зимуют в центральной части Охотского моря, куда они перемещаются из летних мест обитания сразу после начала образования припая, а по мере разрушения льда возвращаются обратно к побережью (Шпак и др., 2010).

Места зимовок белух восточно-охотоморской популяции до сих пор достоверно не установлены. Предполагается, что белухи залива Шелихова проводят зимний период в пределах акватории залива (Федосеев, 1984; Берзин и др., 1990; Мельников, 2001; Hobbs et al., 2019), но все существующие к настоящему времени данные получены только в результате авиационных наблюдений, что не позволяет определить, к какой популяции относились встреченные животные.

Данные о популяционной структуре белух Охотского моря, используемых ими в местах летнего и зимнего обитания путях перемещений были

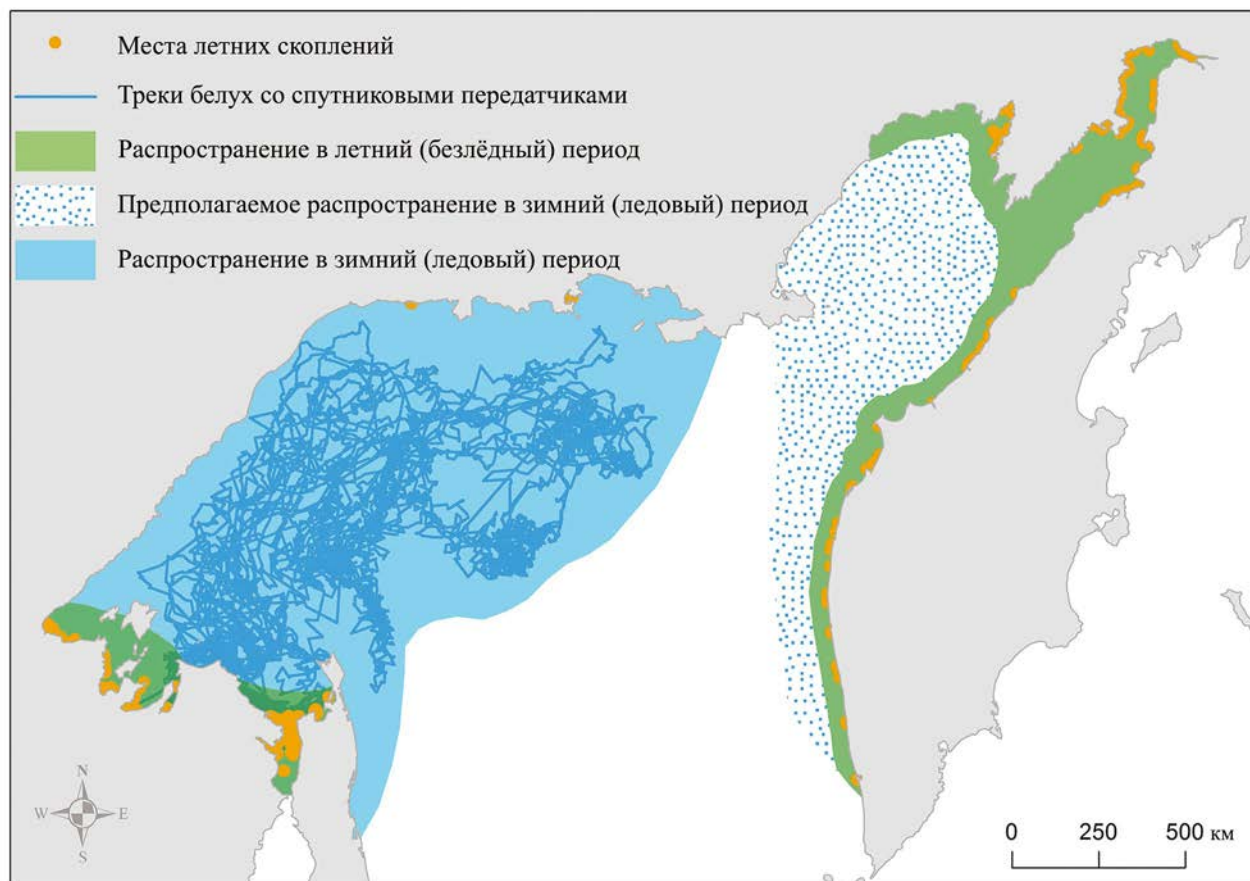


Рис. 1. Использование акватории Охотского моря белухами западно-охотоморской и восточно-охотоморской (северо-восточной) популяций в летний и зимний периоды (по: Shpak et al., 2019).

обобщены Шпак с соавторами (Shpak et al., 2019) и представлены на карте (рис. 1).

Цель данной работы — выявление возможных зимних местообитаний белух, встречающихся летом у западного побережья Камчатки, с помощью спутниковой телеметрии.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

На западном побережье п-ова Камчатка нами были отловлены и помечены спутниковыми передатчиками три белухи: две в устье р. Хайрюзова, одна — в устье р. Морошечная. Техника отлова, состоявшая в обмете животных крупноячеистой сетью при помощи моторной лодки, описана нами ранее (Шпак и др., 2010; Кузнецова и др., 2016).

Для прослеживания перемещений белух использовали передатчики «Пульсар» (ЗАО ЭСПАС, Россия) спутниковой системы Argos. Передатчик крепили на спину животных при помощи нейлоновых спиц и стальных тросиков (Шпак и др., 2010; Кузнецова и др., 2016). Данные о работе

передатчиков скачивали с сайта компании Argos и последовательно фильтровали. Методика фильтрации и первичной обработки данных подробно описана нами ранее (Кузнецова и др., 2016): она включала первичную фильтрацию ошибочных и повторных сообщений в программе MSExcel, географическую фильтрацию локаций, попавших на сушу, в программе ArcGis и фильтрацию методом скорость-угол-расстояние в пакете argosfilter для R (Freitas et al., 2008; Freitas, 2012; R Core Team, 2012). Используемая для фильтрации предельная скорость передвижения белух (15 км/ч) была задана на основании данных литературы и экспертной оценки (Арсеньев, 1939; Гептнер и др., 1976; Richard et al., 2001). Точность определения местоположения животного зависела от класса локаций и варьировала от нескольких десятков до нескольких сотен метров (см. описание классов локаций на сайте www.argos-system.org).

Данные о батиметрии получали из электронного атласа GEBCO (<https://www.gebco.net>, вертикальная точность 1 м, пространственное разрешение 0.5'). Информацию о ледовом покрове

(распространение, толщина и сплоченность льда) получали с сайта ААНИИ (www.aagi.ru). Оперативные ледовые карты ААНИИ отражают ледовую обстановку за период 3–7 дней.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Данные о работе передатчиков представлены в табл. 1. Суммарно с передатчиков было получено 7016 локаций, из них в анализ после фильтрации вошло 5758.

Перемещения белух, помеченных в 2010 г. Самец белухи с передатчиком № 61744 до середины августа не покидал района отлова — эстуариев рек Хайрюзова и Белоголовая, а также морского побережья неподалёку от них. В середине августа он совершил переход на север в прибрежную акваторию между устьями рек Тигиль и Палана и оставался там до окончания работы передатчика 23.12.2010 (рис. 2).

Самка белухи с передатчиком № 61748 сразу после мечения в середине августа начала переход на север вдоль побережья Камчатки. В районе мыса Южный она резко повернула в сторону открытого моря, удалилась от берега на 150 км и продолжила путь на таком удалении от побережья на протяжении около 150 км, после чего вновь повернула к берегу и продолжила перемещение на северо-восток вдоль побережья. В прибрежной акватории между устьями р. Тигиль и р. Палана самка провела первые две недели сентября, а затем, в отличие от самца, переместилась

в Пенжинскую губу, где оставалась до окончания работы передатчика 19.10.2010 (рис. 2).

Таким образом, в 2010 г. обе белухи практически одновременно совершили переход из района отлова и мечения около устьев рек Хайрюзова и Белоголовая в район между устьями р. Тигиль и р. Палана, где провели первые две недели сентября. Затем самка переместилась севернее, в Пенжинскую губу, а самец оставался в том же районе до двадцатых чисел декабря. Обе белухи на протяжении всего времени прослеживания не выходили за пределы изобаты 110 м (самец: $\text{mean} = -13.5$ м, самка: $\text{mean} = -23.7$ м), причём самец не использовал воды с глубинами более 35 м. Ледообразование в этой части Охотского моря началось поздно: вся акватория западного побережья Камчатки южнее Пенжинской губы к концу декабря была ещё свободна ото льда. Передатчики обеих белух закончили работу, когда лёд ещё не приблизился к занимаемой ими акватории.

Перемещения белухи, помеченной в 2011 г. Самец белухи с передатчиком № 110720 с середины сентября до начала ноября 2011 г. перемещался вдоль побережья Камчатки между устьями рек Хайрюзова и Белоголовая и р. Морошечная, заходя в их эстуарии и не удаляясь в открытое море далее чем на 25 км. В начале ноября он начал постепенно перемещаться вдоль побережья к прибрежной акватории между устьями рек Тигиль и Палана, которой достиг к концу этого месяца. С началом движения белухи в сторону устья р. Тигиль в северной части залива Шелихова началось ледообразование, но до десятых чисел

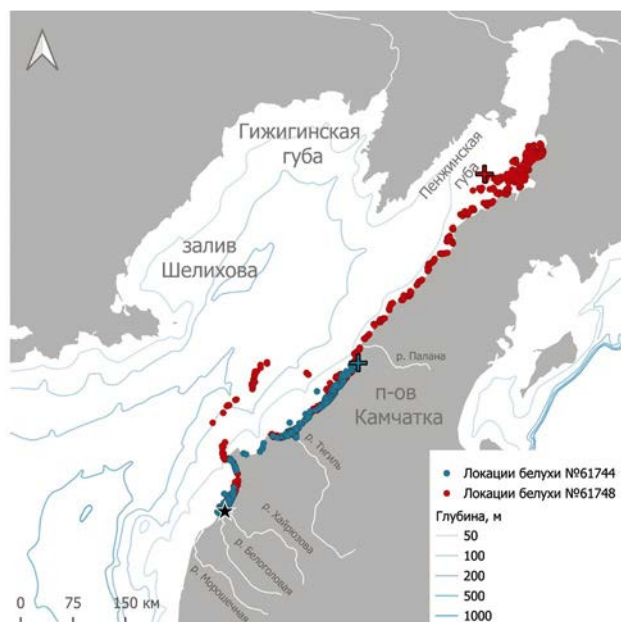


Рис. 2. Перемещения белух № 61744 и № 61748, помеченных в 2010 г. Звездочкой указано место отлова и мечения, крестом — последняя полученная с передатчика локация.

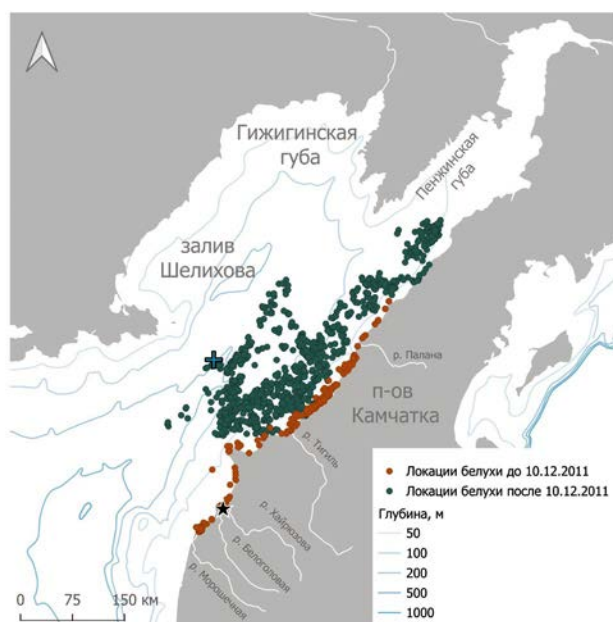


Рис. 3. Перемещения белухи № 110720, помеченной в 2011 г., в безлёдный (до 10.12.2011) и ледовый периоды. Звездочкой указано место отлова и мечения, крестом — последняя полученная с передатчика локация.

Таблица 1. Данные передатчиков, установленных на белух

№ метки	Пол	Длина тела, см	Дата мечения	Дата последнего сигнала	Колич. дней работы	Число локаций до/после фильтрации	
61744	Самец	450	31.07.2010	23.12.2010	145	2753	2276
61748	Самка	311	19.08.2010	19.10.2010	63	1778	1451
110720	Самец	301	18.09.2011	04.04.2012	199	2485	2031

декабря животное со льдом не встречалось, находясь южнее занятых льдом районов. С десятых чисел декабря самец белухи подошел к занятым льдом акваториям и до конца работы передатчика оставался в закрытых льдом районах, удаляясь на расстояние до 115 км от берега, но не выходя на открытую воду, не занятую льдом (это не исключает использования им трещин и разводий в ледовых полях). По мере заполнения залива Шелихова льдом, самец белухи смещался на юго-запад, пока к десятым числам февраля не дошел до широты мыса Южный. Здесь, на выходе из залива Шелихова, между мысом Южный и Тауйским п-овом, среди полей молодого льда толщиной 10–30 см, он оставался до окончания работы передатчика 04.04.2012 (рис. 3). Самец белухи провел всю осень в районах с глубинами до 50 м (mean = –13.08 м), 10 декабря 2011 г. он сместился в районы с глубинами 30–150 м, а с середины февраля 2012 г. его локаций регистрировали в акваториях с глубинами до 280 м. Таким образом, на протяжении ледового периода он использовал акватории с глубинами от –28 до –272 м (mean = –84.6 м).

ОБСУЖДЕНИЕ

Нами проведено прослеживание осенне-зимних перемещений трёх половозрелых белух (двух самцов и самки), помеченных спутниковыми передатчиками у западного побережья п-ова Камчатка. Передатчики самцов проработали: один в течение 5 месяцев (август–декабрь), второй в течение 7 месяцев (середина августа–начало апреля); передатчик самки проработал в течение двух месяцев (середина августа–середина октября).

Все три белухи на протяжении безлёдного осеннего периода (август–сентябрь) оставались в акватории у западного побережья Камчатки, включая залив Шелихова. Льдообразование здесь началось в 2010 г. в середине ноября, в 2011 г. – в первых числах ноября. Самцы до начала льдообразования регистрировались в прибрежной акватории, перемещаясь между устьями крупных рек на незначительном удалении от места мечения. Самка провела в заливе Шелихова только сентябрь, а к октябрю переместилась севернее, в Пенжинскую губу. При продвижении белух на север самка, в отличие от самцов, обходила мыс Южный на значительном удалении от берега. Самец

№ 110720, помеченный в сентябре 2011 г., переместился в акваторию Пенжинской губы только после того, как припайный лед начал образовываться вдоль западного побережья Камчатки. По мере заполнения льдом залива Шелихова самец отходил дальше от берега и перемещался в более южные районы, оставаясь преимущественно на небольших глубинах (до 150 м). Только в марте 2012 г., в период максимального развития и толщины ледового покрова в акватории, он переместился к центру залива Шелихова на большие глубины (>250 м).

Известно, что перемещения белух между разными участками побережья в осеннее время связаны, как правило, с ходом в реки лососевых рыб (Арсеньев, 1939). Для помеченных нами белух основными акваториями в осенний период также оказались районы устьев крупных рек от р. Палана на севере до р. Моршечная на юге и южная часть Пенжинской губы, где они, по-видимому, нагуливались в это время.

В ледовый период в январе 1982 г. в заливе Шелихова наблюдали 74 белухи (Берзин и др., 1996), а в феврале 1983 г. 35 особей было встречено к западу от устья р. Хайрюзова – немного южнее границы залива Шелихова (Владимиров, Мельников, 1987). По данным авиационных наблюдений 1960–1980-х гг., в апреле 1969, 1974 и 1981 гг. в заливе Шелихова (включая Гижигинскую губу) и вблизи его границы наблюдали 120, 30 и 24 белухи соответственно (Федосеев, 1984; Мельников, 2001). В мае, когда в Охотском море, как правило, еще продолжается ледовый период, в западной части Пенжинского залива была отмечена встреча не менее одной тысячи белух (Берзин и др., 1990). Приведенные наблюдения, однако, не давали возможности определить, к какому летнему скоплению принадлежат белухи, зимующие в заливе Шелихова.

Данные о перемещении помеченного нами в 2011 г. самца белухи № 110720 хорошо согласуются с полученными ранее данными. Он переместился в акваторию Пенжинской губы только после того, как припайный лёд начал образовываться вдоль западного побережья Камчатки. По мере заполнения льдом залива Шелихова самец белухи отходил дальше от берега и направлялся в более южные районы, оставаясь преимущественно на небольших (до 150 м) глубинах. В зависимости от ледовых условий он использовал акватории ближе к побережью или

далее от него, но ни в какой момент не смещался на запад дальше залива Шелихова и на юг дальше р. Морошечная. Только в марте, по мере заполнения залива льдом, в период максимального развития и толщины ледового покрова в акватории, этот самец переместился на большие (>250 м) глубины к центру залива Шелихова.

Обобщенные данные о популяционной структуре белух Охотского моря (Shpak et al., 2019), используемых ими местах летнего и зимнего обитания и путях перемещений были получены ранее по данным значительного количества передатчиков (рис. 1). В настоящем сообщении приведены данные о трех особях, у двух из которых метки работали до зимы и только у одного метка проработала всю зиму, включая ледовый период, — это очень маленькая выборка для того, чтобы делать выводы обо всей популяции. Тем не менее проведенное нами спутниковое прослеживание позволило установить связь между летне-осенними и зимними местообитаниями белух восточной части Охотского моря.

Полученные нами данные позволяют предположить, что основным местом зимовки белух северо-восточной популяции является глубоководная часть залива Шелихова. В отличие от белух западной части Охотского моря (Шпак и др., 2010), белухи восточной части Охотского моря продемонстрировали совершенно иную картину использования акватории. Они не совершали продолжительных миграций с началом льдообразования, а лишь перемещались между разными районами в пределах восточной части залива, не удалялись от побережья более чем на 280 км, тогда как белухи западной его части зимовали на значительном (>500 км) удалении от берега (Шпак и др., 2010). Описанные нами особенности использования белухами акватории Охотского моря подтверждают принадлежность животных из западной и северо-восточной его частей к разным, географически изолированным, популяциям. Полученные данные могут свидетельствовать в пользу резидентности белух северо-восточной части Охотского моря и соответствующую генетическую обособленность этой популяции белух от западно-охотоморской (Мещерский и др., 2013, 2018).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят участников экспедиции Шулежко Т.С., Иванова Д.И., Соловьева Б.А., Тарасян К.К., Удовика Д.А., Тараканова М.Б., Гейко С.П., Кошель В.Е., Дорофеева Д.С., Казанского Ф.В., Русскову О.В. за помощь в отлове и мечении белух.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Публикация подготовлена по результатам исследований белой, проведенных Постоянно действующей экспедицией РАН по изучению животных Красной книги Российской Федерации и других особо важных

животных фауны России, включенной в состав Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, в рамках гранта Русского географического общества «Изучение редких видов животных (амурский тигр, дальневосточный леопард, ирбис (снежный барс), белый медведь, морские млекопитающие)».

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Данные исследования одобрены Комиссией по биоэтике ИПЭЭ РАН (протокол № 8 от 10 апреля 2010 г.).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Арсеньев В.А., 1939. Распределение и миграции белухи на Дальнем Востоке // Известия ТИНРО. Т. 15. 105 с.
- Берзин А.А., Владимиров В.Л., Дорошенко Н.В., 1990. Результаты авиаучетных работ по распределению и численности полярных, серых китов и белухи в Охотском море в 1985–1989 гг. // Известия ТИНРО. Т. 112. С. 51–60.
- Берзин А.А., Владимиров В.Л., Трухин А.М., 1996. Материалы по зимнему периоду обитания белухи в Охотском и Беринговом морях // Известия ТИНРО. Т. 121. С. 9–13.
- Владимиров В.Л., Мельников В.В., 1987. Распределение и численность белухи в Охотском море // Биология моря. № 5. С. 65–69.
- Гептнер В.Г., Чапский К.К., Арсеньев В.А., Соколов В.Е., 1976. Млекопитающие Советского Союза. Т. 2. Ч. 3. Ластоногие и зубатые киты. М.: Высшая школа. 718 с.
- Клейнбергер С.Е., Яблоков А.В., Белькович В.М., Тарасевич М.Н., 1964. Белуха: опыт монографического описания вида. М. — Л.: Наука. 455 с.
- Кузнецова Д.М., Глазов Д.М., Шпак О.В., Рожнов В.В., 2016. Зимнее распределение и перемещения белух (*Delphinapterus leucas*) в Белом море по данным спутникового мечения // Зоологический журнал. Т. 95. № 1. С. 104–104.
- Мельников В.В., 2001. Белуха Охотского моря // Результаты исследований морских млекопитающих Дальнего Востока в 1991–2000 гг. С. 51–58.
- Мещерский И.Г., Холодова М.В., Звычайная Е.Ю., 2008. Молекулярно-генетическая характеристика белухи *Delphinapterus leucas* (Cetacea: Monodontidae), летующей в южной части Охотского моря, в сравнении с северо-американскими популяциями // Генетика. Т. 44. № 9. С. 1268–1274.

- Мещерский И. Г., Шпак О. В., Литовка Д. И., Глазов Д. М., Борисова Е. А., Рожнов В. В., 2013. Генетический анализ белухи *Delphinapterus leucas* (Cetacea: Monodontidae) из летних скоплений на Дальнем Востоке России // Биология моря. Т. 39. № 2. С. 126–135. [Meschersky I. G., Shpak O. V., Litovka D. I., Glazov D. M., Borisova E. A., Rozhnov V. V., 2013. A genetic analysis of the beluga whale *Delphinapterus leucas* (Cetacea: Monodontidae) from summer aggregations in the Russian Far East // Russian Journal of Marine Biology. V. 39. № 2. P. 125–135. DOI: 10.1134/S1063074013020065]
- Мещерский И. Г., Чернецкий А. Д., Краснова В. В., Соловьев Б. А., Удовик Д. А., Шпак О. В., Глазов Д. М., Рожнов В. В., 2018. Митохондриальные линии белух *Delphinapterus leucas* Российской Арктики // Известия РАН. Серия биологическая. № 2. С. 165–172. DOI: 10.7868/S0002332918020054 [Meschersky I. G., Chernetsky A. D., Krasnova V. V., Solovyev B. A., Udovik D. A., Shpak O. V., Glazov D. M., Rozhnov V. V., 2018. Mitochondrial Lineages of the Beluga Whale *Delphinapterus leucas* in the Russian Arctic // Biology Bulletin. V. 45. № 2. P. 147–154. DOI: 10.1134/S1062359018020073]
- Федосеев Г. А., 1984. Встречи китов в ледовых массивах Охотского моря // Экология. № 3. С. 81–83.
- Шпак О. В., Эндрюс Р. Д., Глазов Д. М., Литовка Д. И., Хоббс Р. К., Мухаметов Л. М., 2010. Сезонные миграции охотоморской белухи *Delphinapterus leucas* летнего сахалинско-амурского скопления // Биология моря. Т. 36. № 1. С. 56–62. [Shpak O. V., Andrews R. D., Glazov D. M., Litovka D. I., Hobbs R. C., Mukhametov L. M., 2010. Seasonal Migrations of Sea of Okhotsk Beluga Whales (*Delphinapterus leucas*) of the Sakhalin–Amur Summer Aggregation // Russian Journal of Marine Biology. V. 36. № 1. P. 56–62. DOI: 10.1134/S1063074010010074]
- Freitas C., Lydersen C., Ims R. A., Fedak M. A., Kovacs K. M., 2008. A simple new algorithm to filter marine mammal Argos locations // Marine Mammal Science. V. 24. P. 315–325.
- Freitas C., 2012. Argosfilter: Argos locations filter. R package version 0.63. <https://CRAN.R-project.org/package=argosfilter>
- Hobbs R. C., Reeves R. R., Prewitt J. S., Desportes G., Breton-Honeyman K., Christensen T. et al., 2019. Global review of the conservation status of monodontid stocks // Marine Fisheries Review. V. 81 (3–4). P. 1–62.
- Kovacs K. M., Lydersen C., Overland J. E., Moore S. E., 2011. Impacts of changing sea-ice conditions on Arctic marine mammals // Marine Biodiversity. V. 41(1). P. 181–194.
- Lydersen C., Martin A. R., Kovacs K. M., Gjertz I., 2001. Summer and autumn movements of white whales *Delphinapterus leucas* in Svalbard, Norway // Marine Ecology Progress Series. V. 219. P. 265–275.
- R Core Team, 2012. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>
- Richard P. R., Martin A. R., Orr J. R., 2001. Summer and autumn movements of belugas of the Eastern Beaufort Sea stock // Arctic. P. 223–236.
- Shpak O. V., Meschersky I. G., Glazov D. M., Litovka D. I., Kuznetsova D. M., Rozhnov V. V., 2019. Structure and assessment of beluga whale, *Delphinapterus leucas*, populations in the Russian Far East // Marine Fisheries Review. V. 81. № 3–4. P. 72–86. doi: <https://doi.org/10.7755/MFR.81.3-4.3>
- Solovyev B. A., Shpak O. V., Glazov D. M., Rozhnov V. V., Kuznetsova D. M., 2015. Summer distribution of beluga whales (*Delphinapterus leucas*) in the Sea of Okhotsk // Russian J. Theriol. V. 14. № 2. P. 201–215.

MOVEMENTS OF BELUGA WHALES (*DELPHINAPTERUS LEUCAS*, CETACEA, MONODONTIDAE) OFF THE WESTERN COAST OF KAMCHATKA PENINSULA

D. M. Glazov*, D. M. Kuznetsova, V. V. Rozhnov**

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

*e-mail: dglazov@yandex.ru

**e-mail: rozhnov-v-2015@yandex.ru

The movements of three mature beluga whales (*Delphinapterus leucas*) tagged by satellite transmitters off the western coast of Kamchatka Peninsula were analyzed. Before the formation of ice cover, beluga whales remained off the western coast of Kamchatka and in the Shelikhov Bay. As ice was formed and spread, beluga whales used increasingly deeper water areas. The data obtained indicate the possible residence of belugas in the eastern part of the Sea of Okhotsk and prove the genetic isolation of this beluga population from that of the western Sea of Okhotsk.

Keywords: Sea of Okhotsk, satellite telemetry