

Том 104, Номер 1

ISSN 0044-5134

Январь 2025



# ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



НАУКА

— 1727 —

*Российская академия наук*

# ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 104    № 1    2025    Январь

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

Выходит 12 раз в год  
ISSN 0044-5134

*Журнал издается под руководством  
Отделения биологических наук РАН*

*Главный редактор*  
Ю.Ю. Дгебуадзе

Редакционная коллегия:

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

*Зав. редакцией* Л.Л. Случевская

Адрес: 119334, Москва, ул. Вавилова, 34, комн. 346  
Тел. 8-499-135-71-39  
e-mail: zoozhurn@mail.ru

# СОДЕРЖАНИЕ

---

Том 104, Номер 1, 2025

---

New faunistic and taxonomic data on oribatid mites (Acari, Oribatida) from Guatemala <i>S. G. Ermilov</i>	3
Описание <i>Candona fuscorara</i> sp. n. с данными по 18S рРНК и переописание <i>Candona uschunica</i> Mazepova 1990 (Ostracoda, Podocoripoda, Candonidae) из озера Байкал <i>Т. М. Алексеева, Р. С. Кривороткин, А. Г. Королева, О. А. Тимошкин</i>	16
Оценка влияния инвазии самшитовой огнёвки ( <i>Cydalima perspectalis</i> , Lepidoptera, Crambidae) на фауну двупарноногих многоножек (Diploroda) Кавказского биосферного заповедника <i>А. П. Евсюков, Ю. А. Чумаченко, И. В. Попов</i>	40
Биоразнообразие офиур (Echinodermata, Ophiuroidea) морей России <i>Е. А. Стратаненко, В. Г. Степанов, Е. Г. Панина</i>	52
“Правило ресурсов” Макнаба и адаптивные изменения черепа обыкновенной бурозубки ( <i>Sorex araneus</i> L., Eulipotyphla, Soricidae) из различных экосистем <i>В. Н. Орлов, А. В. Бобрецов, Д. М. Кривоногов, А. В. Щегольков</i>	65
К морфологии восточносибирского лося ( <i>Alces americanus pfizenmayeri</i> , Cervidae) в Якутии <i>А. В. Аргунов</i>	83
Кожа байкальской нерпы ( <i>Pusa sibirica</i> , Phocidae): норма и патология <i>И. В. Аникиенко, Н. И. Рядинская, Е. А. Петров, К. Ю. Костюнин, С. Е. Белова, Д. Р. Иконникова</i>	93
<b>Краткое сообщение</b>	
Новый вид мух-журчалок из рода <i>Eumetus</i> Meigen 1822 (Diptera, Syrphidae) с территории Туркмении <i>А. В. Баркалов</i>	112
<b>Потери науки</b>	
Памяти Евгения Николаевича Панова (03.08.1936 – 05.08.2024) <i>В. В. Иваницкий, Е. В. Веселовская, П. В. Квартальнов</i>	117

---

# Contents

---

Volume 104, № 1, 2025

---

New faunistic and taxonomic data on oribatid mites (Acari, Oribatida) from Guatemala <i>S. G. Ermilov</i>	3
Description of <i>Candona fusciorara</i> sp. n. with 18S rRNA data and a redescription of <i>Candona uschunica</i> Mazepova 1990 (Ostracoda, Podocopida, Candonidae) from Lake Baikal <i>T. M. Alekseeva, R. S. Krivorotkin, A. G. Koroleva, O. A. Timoshkin</i>	16
Assessing the impact of a boxwood moth ( <i>Cydalis perspectalis</i> , Lepidoptera, Crambidae) invasion on the fauna of millipedes (Diplopoda) of the Caucasian Biosphere Nature Reserve <i>A. P. Evsyukov, Y. A. Chumachenko, I. V. Popov</i>	40
Biodiversity of the brittle star faunas of Russia's sea (Echinodermata, Ophiuroidea) <i>E. A. Stratanenko, V. G. Stepanov, E. G. Panina</i>	52
McNab's "Resource Rule" and adaptive changes in the skull of the common shrew ( <i>Sorex araneus</i> L., Eulipotyphla, Soricidae) from different ecosystems <i>V. N. Orlov, A. V. Bobretsov, D. M. Krivonogov, A. V. Shchegol'kov</i>	65
Morphological features of the East Siberian moose ( <i>Alces americanus pfizenmayeri</i> , Cervidae) in Yakutia <i>A. V. Argunov</i>	83
Skin of the Baikal seal ( <i>Pusa sibirica</i> , Phocidae): norm and pathology <i>I. V. Anikienko, N. I. Ryadinskaya, E. A. Petrov, K. Yu. Kostyunin, S. E. Belova, D. R. Ikonnikova</i>	93
<b>Brief Communication</b>	
A new species of the hoverfly genus <i>Eumerus</i> Meigen 1822 (Diptera, Syrphidae) from the territory of Turkmenistan <i>A. V. Barkalov</i>	112
<b>Obituary</b>	
In memory of Evgeny Nikolaevich Panov (03.08.1936 – 05.08.2024) <i>V. V. Ivanitskii, E. V. Veselovskaya, P. V. Kvartal'nov</i>	117

---



## NEW FAUNISTIC AND TAXONOMIC DATA ON ORIBATID MITES (ACARI, ORIBATIDA) FROM GUATEMALA

© 2025 S. G. Ermilov\*

University of Tyumen, X-BIO Institute, Tyumen, 625003 Russia

\*e-mail: [ermilovacari@yandex.ru](mailto:ermilovacari@yandex.ru)

Received February 12.2024

Revised March 14.2024

Accepted March 15.2024

The present study is based on oribatid mite material collected from four locations in Guatemala. A list of 48 species belonging to 38 genera and 28 families is presented. Of these, 39 species, 26 genera and 13 families are recorded from Guatemala for the first time; and two species, one genus and one family are recorded from the Neotropical region for the first time. In addition, three new species are described: *Hermanniella oblonga* Ermilov sp. n. (Hermanniellidae), *Protoribates silvaticus* Ermilov sp. n. (Haplozetidae) and *Pergalumna guatemalaensis* Ermilov sp. n. (Galumnidae).

**Keywords:** Neotropical fauna, taxonomy, new record, new species, *Hermanniella*, *Protoribates*, *Pergalumna*

**DOI:** 10.31857/S0044513425010011, **EDN:** szhnru

The oribatid mites (Acari, Oribatida) of Guatemala are poorly known (e.g., Willmann, 1930; Hammer, 1969; Mahunka, 1978, 1983; Behan-Pelletier, Ryabinin, 1991). The present work is based on oribatid materials collected from four locations in Guatemala in 1986. The primary goal of the paper is to present a list of all identified taxa, including new records. The secondary goal is to describe three new species belonging to the genera *Hermanniella* Berlese 1908 (family Hermanniellidae), *Protoribates* Berlese 1908 (family Haplozetidae) and *Pergalumna* Grandjean 1936 (family Galumnidae). All of the above species belong to the nominate subgenera.

The genus *Hermanniella* comprises 40 species and one subspecies, which have a cosmopolitan distribution except the Antarctic region (Subías, 2022, online version 2023). The main generic traits have been presented by Grandjean (1931), Sitnikova (1973) and Weigmann (2006).

The genus *Protoribates* comprises 95 species and three subspecies, which have a cosmopolitan distribution except the Antarctic region (Subías et al., 2021; Subías, 2022, online version 2023). The generic diagnosis has been revised by Subías et al. (2021).

The genus *Pergalumna* comprises 186 species and 14 subspecies, which have a cosmopolitan distribution except the Antarctic region (Subías, 2022, online version 2023). The generic diagnosis was revised by Ermilov and Klimov (2017).

Before our research, *Pergalumna* and *Protoribates* had never been registered in Guatemala, and only one

unidentified *Hermanniella* species has been recorded from Guatemala (Hammer, 1969).

### MATERIALS AND METHODS

**S p e c i m e n s.** Samples containing oribatid mites were collected from four locations in Guatemala: 1–6.3 km NE Highway, sifting dry leaf litter, 8.VII.1986 (J.M. Campbell); 2 – San Lorenzo, sifted mushroom piles, 18.VIII.1986 (J.M. Campbell); 3 – Zacapa Department, Sierra de Las Minas, San Lorenzo, 1700 m a.s.l., lichens and moss mats on rocks, 7–10.XI.1986 (E.E. Lindquist); 4 – Zacapa Department, Sierra de Las Minas, 9 km N. San Lorenzo, 2100 m a.s.l., damp litter in cloud forest, 17.XI.1986 (E.E. Lindquist).

**Observation and documentation.** For measurement and illustration, specimens were mounted in lactic acid on temporary cavity slides. All measurements are in micrometers (µm); body length was measured in lateral view, from the tip of the rostrum to the posterior edge of the notogaster; notogastral width refers to the maximum width in dorsal aspect; setal lengths were measured perpendicular to their long axes, accounting for curvature. Formulas for leg solenidia are given in square brackets according to the sequence genu-tibia-tarsus. Drawings were made with a camera lucida using a Leica DM 2500 light microscope.

**T e r m i n o l o g y.** The morphological terminology used in this paper mostly follows the papers on Hermanniellidae, Haplozetidae and Galumnidae (e.g., Grandjean, 1936, 1956, 1962). Also, see Norton (1977)

for leg setal notation, as well as Norton and Behan-Pelletier (2009) and Ermilov and Klimov (2017) for overview.

**Abbreviations and notations.** *Prodor-sum*: *rc* = rostral carina; *lam* = lamella; *slam* = sublamella; *L* = lamellar line; *S* = sublamellar line; *N* = prodorsal leg niche; *Al* = sublamellar porose area; *tu* = tutorium; *E*, *T* = lateral ridges; *ro*, *le*, *in*, *bs*, *ex* = rostral, lamellar, interlamellar, bothridial, and exobothridial setae, respectively; *Ad* = dorsosejugal porose area; *D* = dorsophragma; *P* = pleurophragma. *Notogaster*: *Aa*, *A1–A3* = porose areas; *c*, *d*, *la*, *e*, *lm*, *f*, *lp*, *h*, *p* = setae; *ES* = exuvial scalp; *cE*, *dE*, *eE*, *fE*, *hE* = exuvial setae; *ia*, *im*, *ip*, *ih*, *ips* = lyrifissures; *gla* = opisthonotal gland opening. *Gnathosoma*: *a*, *m*, *h* = subcapitular setae; *or* = adoral seta; *d*, *l*, *sup*, *inf*, *cm*, *ul*, *su*, *vt*, *lt* = palp setae;  $\omega$  = palp solenidion; *as* = axillary saccule; *cha*, *chb* = cheliceral setae; *Tg* = Trägårdh's organ. *Epimeral and lateral podosomal regions*: *1a–c*, *2a*, *3a–c*, *4a–c* = epimeral setae; *PdI*, *PdII* = pedotecta I, II, respectively; *dis* = discidium; *cir* = circumpedial carina; *z* = aperture of supracoxal gland; *sac* = saccule. *Anogenital region*: *g*, *ag*, *an*, *ad* = genital, aggenital, anal, and adanal setae, respectively; *iad* = adanal lyrifissure; *Ap* = postanal porose area; *Amar* = marginal porose area; *po* = preanal organ. *Legs*: *Tr*, *Fe*, *Ge*, *Ti*, *Ta* = trochanter, femur, genu, tibia, tarsus, respectively; *pa* = porose area;  $\omega$ ,  $\phi$ ,  $\sigma$  = solenidia;  $\varepsilon$  = famulus; *d*, *l*, *v*, *bv*, *ev*, *ft*, *tc*, *it*, *p*, *u*, *a*, *s*, *pv*, *pl* = setae.

## LIST OF IDENTIFIED TAXA

Distribution data are mostly from Subías (2022, online version 2023). Ptyctimous mites, representatives of Damaeidae, as well as unidentified species are not listed.

### Brachychthoniidae

*Liochthonius fimbriatissimus* Hammer 1962: locality 4 (1 ex.). Distribution: Australasian, Neotropical, Antarctic. New record of the family, genus and species in Guatemala.

### Sphaerochthoniidae

*Sphaerochthonius splendidus* (Berlese 1904): locality 1 (7 ex.). Distribution: Tropical, Subtropical. New record of the species in Guatemala.

### Trhypochthoniidae

*Trhypochthonius tectorum* (Berlese 1896): locality 3 (13 ex.). Distribution: Semicosmopolitan. New record of the family, genus and species in Guatemala.

### Malaconothridae

*Malaconothrus aureopunctatus* Hammer 1979: locality 4 (2 ex.). Distribution: Oriental, Brazil, Ethiopia. New record of the family, genus and species in Guatemala.

### Nothridae

*Nothrus anauniensis* Canestrini et Fanzago 1877: locality 3 (1 ex.). Distribution: Cosmopolitan. New record of the species in Guatemala.

*Nothrus willmanni* Mahunka 1983: locality 4 (7 ex.). Distribution: Neotropical.

### Nanhermanniidae

*Nanhermannia elegantissima* Hammer 1958: locality 4 (4 ex.). Distribution: Neotropical, Subantarctic. New record of the species in Guatemala.

### Hermanniellidae

*Hermanniella oblonga* sp. n.: locality 4 (7 ex.).

### Pheroliodidae

*Pheroliodes wehncke* (Willmann 1930): locality 3 (3 ex.). Distribution: Neotropical.

### Gymnodamaeidae

*Jacotella ornata* (Balogh et Csiszár 1963): locality 3 (2 ex.). Distribution: Neotropical, India. New record of the family, genus and species in Guatemala.

### Cepheusidae

*Oribatodes mirabilis* Banks 1895: locality 4 (1 ex.). Distribution: northern Nearctic. New record of the family and genus in Guatemala; new record of the species in the Neotropical region.

### Polypterozetidae

*Polypterozetes cherubin* Berlese 1916: locality 4 (9 ex.). Distribution: Italy. New record of the family, genus and species in the Neotropical region.

### Basilobelbidae

*Basilobelba werner* Mahunka 1982: locality 4 (18 ex.). Distribution: northern Neotropical. New record of the family, genus and species in Guatemala.

### Peloppiidae

*Ceratorchestes baloghi* Mahunka 1983: locality 1 (1 ex.). Distribution: northern Neotropical. New record of the family, genus and species in Guatemala.

*Metrioppia serrata* (Sellnick 1931): locality 4 (14 ex.). Distribution: Mexico, U.S.A. (Virginia). New record of the genus and species in Guatemala.

### Eremulidae

*Eremulus brasiliensis* Pérez-Íñigo et Baggio 1985: locality 1 (2 ex.), locality 3 (5 ex.), locality 4 (9 ex.). Distribution: Neotropical. New record of the family, genus and species in Guatemala.

**Damaeolidae**

*Fosseremus laciniatus* (Berlese 1905): locality 4 (1 ex.). Distribution: Cosmopolitan. New record of the family, genus and species in Guatemala.

**Oppiidae**

*Oppiella nova* (Oudemans 1902): locality 1 (1 ex.), locality 4 (2 ex.). Distribution: Cosmopolitan. New record of the genus and species in Guatemala.

*Pararamusella* cf. *disjuncta* Mahunka et Palacios-Vargas 1998: locality 4 (16 ex.). Distribution: Mexico. New record of the genus and species in Guatemala. *Remarks.* Our specimens are similar to those from the original description (Mahunka, Palacios-Vargas, 1998), but they have narrowed (nearly pointed) rostrum.

*Pseudoamerioppia barrancensis* (Hammer 1961): locality 1 (18 ex.). Distribution: Neotropical, Philippines, western Africa, Canary Islands. New record of the genus and species in Guatemala.

*Ramusella* (*Ramusella*) *chulumaniensis* (Hammer 1958): locality 4 (1 ex.). Distribution: Neotropical, Oriental. New record of the genus and species in Guatemala.

*Ramusella* (*Insculptoppia*) *claudelionsi* (Călugăr et Vasiliu 1983): locality 4 (1 ex.). Distribution: Cuba. New record of the species in Guatemala.

*Wallworkoppia cervifer* (Mahunka 1983): locality 4 (1 ex.). Distribution: northern Neotropical. New record of the genus and species in Guatemala.

**Sternoppiidae**

*Sternoppia incisa* Balogh et Mahunka 1977: locality 4 (5 ex.). Distribution: Neotropical. New record of the species in Guatemala.

**Suctobelbidae**

*Suctobelbella* (*Suctobelbella*) *subcornigera maculata* Shtanchaeva et Subías 2009: locality 4 (1 ex.). Distribution: Holarctic, Nearctic, Argentina. New record of the family, genus and species in Guatemala.

*Suctobelbella* (*Flagrosuctobelba*) *forsslundi* (Strenze 1950): locality 4 (3 ex.). Distribution: Palaearctic, Cuba. New record of the species in Guatemala.

**Carabodidae**

*Carabodes* (*Carabodes*) *guatemalaensis* Ermilov 2023: locality 1 (3 ex.), locality 4 (3 ex.). Distribution: Guatemala.

*Carabodes* (*Klapperiches*) *lindquisti* Ermilov 2023: locality 3 (9 ex.). Distribution: Guatemala.

*Carabodes* (*Klapperiches*) *venezolanus* Subías et Arillo 2004: locality 3 (17 ex.). Distribution: Neotropical. New record of the species in Guatemala.

**Tectocepheidae**

*Tectocepheus sarekensis* Trägårdh 1910: locality 1 (2 ex.), locality 4 (4 ex.). Distribution: Cosmopolitan. New record of the species in Guatemala.

*Tectocepheus velatus* (Michael 1880): locality 2 (1 ex.), locality 4 (1 ex.). Distribution: Cosmopolitan. New record of the species in Guatemala.

**Microtegeidae**

*Microtegeus borhidii* Balogh et Mahunka 1974: locality 1 (1 ex.), locality 4 (2 ex.). Distribution: Neotropical, Oriental, Japan. New record of the family, genus and species in Guatemala.

**Oribatellidae**

*Oribatella dechambrieri* Mahunka 1983: locality 4 (6 ex.). Distribution: northern Neotropical. New record of the species in Guatemala.

**Ceratozetidae**

*Ceratozetes mediocris* Berlese 1908: locality 4 (4 ex.). Distribution: Semicosmopolitan. New record of the genus and species in Guatemala.

*Fuscozetes fuscipes* (Koch 1844): locality 1 (6 ex.). Distribution: Holarctic, Costa Rica, Vietnam. New record of the genus and species in Guatemala.

**Punctoribatidae**

*Lamellobates molecula* (Berlese 1916): locality 1 (44 ex.), locality 2 (1 ex.). Distribution: Tropical, Subtropical. New record of the family, genus and species in Guatemala.

**Mochlozetidae**

*Dynatozetes magnus* (Banks 1895): locality 4 (3 ex.). Distribution: Nearctic, Ecuador. New record of the species in Guatemala.

**Scheloribatidae**

*Scheloribates* cf. *elegans* Hammer 1958: locality 1 (4 ex.), locality 3 (5 ex.), locality 4 (19 ex.). Distribution: Neotropical, Oriental, Hawaii. New record of the species in Guatemala.

*Scheloribates praeincisus* (Berlese 1910): locality 1 (6 ex.), locality 2 (1 ex.), locality 3 (1 ex.). Distribution: Oriental, Australasian, Afrotropical, Neotropical, southern Holarctic. New record of the species in Guatemala.

**Oripodidae**

*Oripoda elongata* Banks et Pergande 1904: locality 3 (1 ex.). Distribution: U.S.A., Mexico. New record of the family, genus and species in Guatemala.

### Haplozetidae

*Peloribates longisetosus* (Willmann 1930): locality 1 (2 ex.), locality 3 (10 ex.). Distribution: Neotropical, eastern Palaearctic, India.

*Protoribates paracapucinus* (Mahunka 1988): locality 1 (1 ex.). Distribution: Tropical, Subtropical. New record of the genus and species in Guatemala.

*Protoribates silvaticus* sp. n.: locality 4 (5 ex.). Distribution: Guatemala.

*Rostrzetes ovulum* (Berlese 1908): locality 1 (6 ex.), locality 4 (2 ex.). Distribution: Tropical, Subtropical. New record of the genus and species in Guatemala.

### Galumnidae

*Galumna flabellifera* Hammer 1958: locality 1 (6 ex.). Distribution: Tropical, Subtropical. New record of the genus and species in Guatemala.

*Galumna laselvae* P. Balogh 1997: locality 1 (1 ex.). Distribution: Neotropical. New record of the species in Guatemala.

*Pergalumna guatemalaensis* sp. n.: locality 1 (1 ex.), locality 4 (3 ex.). Distribution: Guatemala.

*Pergalumna paraboliviana* Ermilov et Gwiazdowicz 2015: locality 4 (39 ex.). Distribution: Peru. New record of the genus and species in Guatemala.

*Trichogalumna nipponica* (Aoki 1966): locality 4 (3 ex.). Distribution: Semicosmopolitan. New record of the genus and species in Guatemala.

The list includes 48 species belonging to 38 genera and 28 families. Of these, 39 species, 26 genera and 13 families are recorded for the first time from Guatemala; two species, one genus and one family are recorded for the first time from the Neotropical region. Four species are known only from Guatemala; 13 species are known from the Neotropical region; one species is known from the Nearctic region; one species is known from the Palaearctic region; 29 species have a broader distribution (more than one geographical region).

### TAXONOMY

#### *Hermanniella oblonga* Ermilov sp. n.

(Figs 1, 2)

**Type material.** Holotype (♀) and six paratypes (♀♀): eastern Guatemala, Zacapa Department, Sierra de Las Minas, 9 km N. San Lorenzo, 2100 m a.s.l., damp litter in cloud forest, 17.XI.1986 (E.E. Lindquist).

The holotype is deposited in the collection of the Canadian National Collection, Ottawa, Canada; six paratypes are in the collection of the Tyumen State University Museum of Zoology, Tyumen, Russia. All

specimens are preserved in 70% solution of ethanol with a drop of glycerol.

**Diagnosis.** Body length: 570–675. Body surface and tritonymphal exuvial scalp densely foveolate. Rostrum with median incision. Rostral seta medium-sized, setiform, slightly barbed; lamellar and interlamellar setae long, stiff, blunt, barbed; bothridial seta longer than lamellar and interlamellar setae, lanceolate, slightly barbed. Exuvial scalp with 10 pairs of medium-sized, stiff, blunt, barbed setae;  $f_1E$  curved forward; notogaster with four pairs ( $c_3$  and  $p_3$  absent) of remaining stiff, blunt, barbed notogastral setae ( $h_1$ ,  $h_2$ ,  $p_1$ ,  $p_2$ ). Subcapitular seta  $a$  narrowly phylliform, with short setiform apex. Six pairs of genital setae. Leg setae  $p'$  and  $p''$  on tarsi II–IV absent.

**Description. Measurements.** Body length: 630 (holotype), 570–675 (paratypes); notogastral width: 420 (holotype), 375–450 (paratypes).

**Integument.** Body color brown. Body and legs covered by gel-like cerotegument including dense microgranulate and bacillar components; body surface (including subcapitular mentum, and genital and anal plates) densely foveolate (diameter of foveola up to 15); tritonymphal exuvial scalp densely foveolate (each foveola usually with two very small openings).

**Prodorsum.** Rostrum with median incision. Rostral seta (45–56) setiform, slightly barbed; lamellar and interlamellar setae (94–105) stiff, blunt, barbed; bothridial seta (131–142) with long stalk and shorter, lanceolate, slightly barbed head; exobothridial seta (5) needleform.

**Notogaster.** Notogaster covered by exuvial scalp bearing 10 pairs of setae ( $c_1E$ ,  $c_2E$ ,  $d_2E$ ,  $cpE$ ,  $e_2E$ ,  $f_2E$ ,  $h_3E$ : 67–79;  $d_1E$ ,  $e_1E$ ,  $f_1E$ : 52–60) stiff, blunt, barbed;  $f_1E$  curved forward; true setae under exuvium reduced (represented by alveoli); four pairs ( $c_3$  and  $p_3$  completely absent) of remaining notogastral setae ( $p_1$ ,  $h_1$ ,  $h_2$ : 60–71;  $p_2$ : 34–45) stiff, blunt, barbed. Opisthonotal gland opening and lyrifissures  $ia$ ,  $im$  and  $ip$  distinct;  $ih$  and  $ips$  not observable.

**Gnathosoma.** Subcapitulum size: 150–161 × 124–131; subcapitular seta  $a$  (43–45) narrowly phylliform, barbed, with short setiform apex;  $m$  (34–37) and  $h$  (37–41) slightly stiff, narrowed distally, barbed; both adoral setae (15) setiform, barbed. Palp length: 71–75; postpalpal seta (11–13) spiniform, smooth. Chelicera length: 180–184; setae ( $cha$ : 64–71;  $chb$ : 37–41) setiform, barbed.

**Epimeral and lateral podosomal regions.** Epimeral setal formula: 3–1–2–3 ( $3c$  absent); all setae (26–37) slightly stiff, narrowed distally, barbed. Ventrosejugal region with one pair of distinct elongate sacculles.

**Anogenital region.** Anogenital setal formula: 6–1–2–3; genital (17–22), aggenital ( $ag$ : 26–37), anal (26–37), and adanal ( $ad_1$ : 60–71;  $ad_2$ ,  $ad_3$ : 34–41) setae slightly stiff, narrowed distally, barbed. Adanal



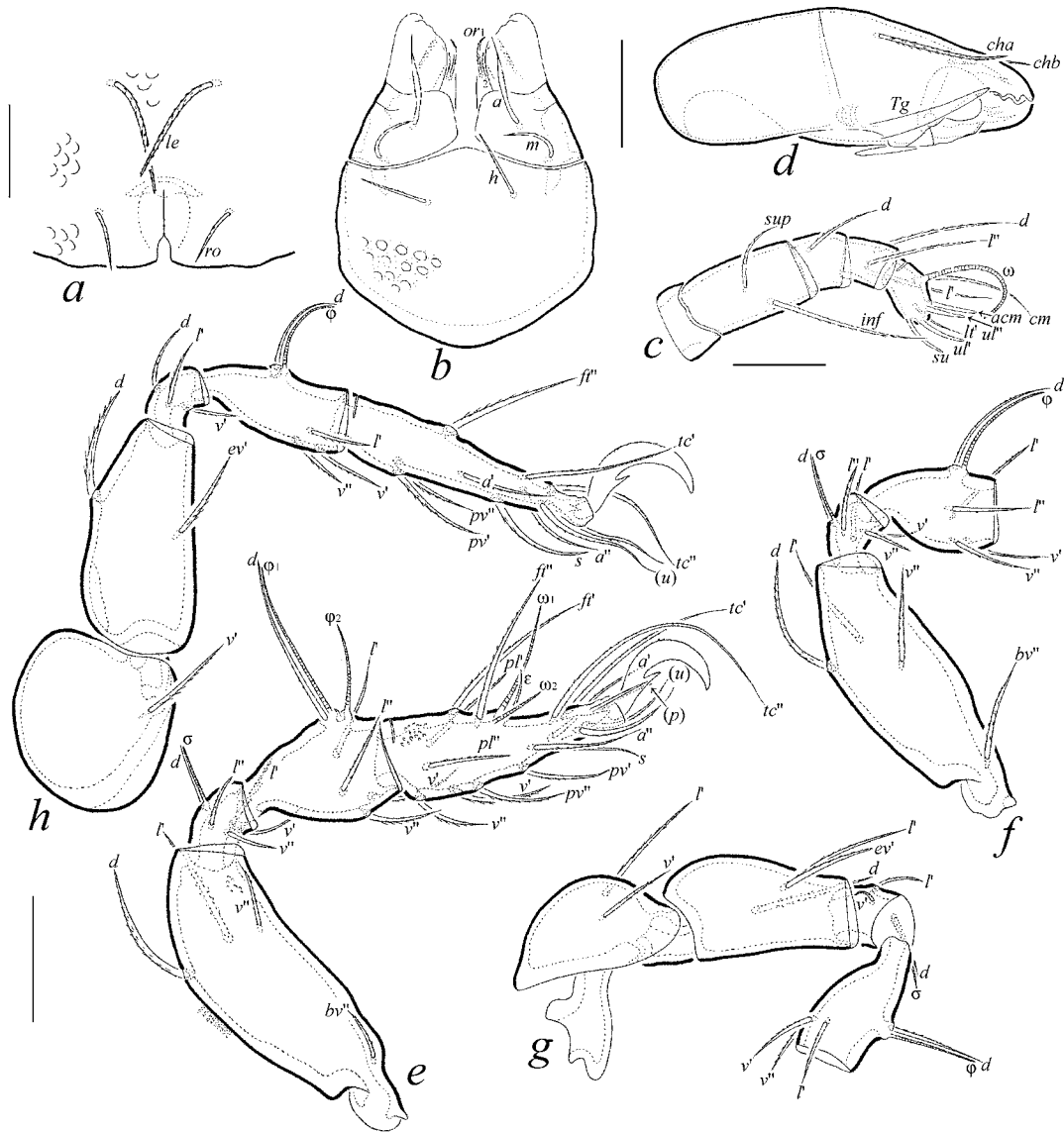
**Fig. 1.** *Hermanniella oblonga* Ermilov sp. n., adult (gnathosoma and legs not shown): *a* – dorsal view, *b* – ventral view, *c* – right lateral view, *d* – posterior view (part of left half not shown). Scale bar 100  $\mu$ m.

lyrifissure transversely oriented, located anterolaterally to anal aperture.

**Legs.** Monodactylous; claw of all tarsi slightly barbed on dorsal side, with tooth ventrobasally. Formulas of leg setation and solenidia: I (1–4–5–5–18) [1–2–2], II (1–4–5–5–14) [1–1–2], III (2–3–3–4–10) [1–1–0], IV (1–2–3–4–10) [0–1–0]; homology of setae and solenidia indicated in Table 1. Setae *p'* and *p''* on tarsi II–IV absent.

**Comparison.** *Hermanniella oblonga* Ermilov sp. n. is most similar to *H. granulata* (Nicolet 1855) from the

Holarctic and Oriental regions (see Pérez-Íñigo, 1970, 1997; Qiao et al., 2011) in the main morphological traits. In particular, body surface densely foveolate; lamellar and interlamellar setae long, stiff, barbed; bothridial seta lanceolate; setae of exuvial scalp medium-sized, stiff, barbed, with *f<sub>1</sub>E* curved forward. However, the new species differs from *H. granulata* in the presence of four (versus five) pairs of setae in the posterior part of the notogaster, the presence of six (versus seven) pairs of genital setae, and in the relative length of the interlamellar and bothridial setae (*bs* longer than *in* versus *in* longer than *bs*).



**Fig. 2.** *Hermanniella oblonga* Ermilov sp. n., adult: *a* – anterior part of prodorsum, anterodorsal view; *b* – subcapitulum, ventral view; *c* – palp, right, antiaxial view; *d* – chelicera, left, paraxial view; *e* – leg I (trochanter not shown), right, antiaxial view; *f* – leg II (trochanter and tarsus not shown), right, antiaxial view; *g* – leg III (tarsus not shown), left, antiaxial view; *h* – leg IV, left, antiaxial view. Scale bars,  $\mu\text{m}$ : *a*, *b*, *d*–*h* – 5; *c* – 20.

**Table 1.** Leg setation and solenidia of adult *Hermanniella oblonga* Ermilov sp. n.

Leg	Tr	Fe	Ge	Ti	Ta
I	$v'$	$d, l', bv'', v''$	$(l), (v), d\sigma$	$(l), (v), d\phi_1, \phi_2$	$(ft), (tc), (p), (u), (a), s, (pv), (v), (pl), \varepsilon, \omega_1, \omega_2$
II	$v'$	$d, l', bv'', v''$	$(l), (v), d\sigma$	$(l), (v), d\phi$	$(ft), (tc), (u), (a), s, (pv), (v), l', \omega_1, \omega_2$
III	$l', v'$	$d, l', ev'$	$l', v', d\sigma$	$l', (v), d\phi$	$ft'', (tc), (u), (a), s, (pv)$
IV	$v'$	$d, ev'$	$d, l', v'$	$l', (v), d\phi$	$ft'', (tc), (u), (a), s, (pv)$

Notes. Roman letters refer to normal setae; Greek letters refer to solenidia (except  $\varepsilon$  – famulus); single quotation mark (') designates setae on the anterior and double quotation (') setae on the posterior side of a given leg segment; parentheses indicate addition of both members of a pseudosymmetrical pair; juxtaposition of seta *d* with solenidium indicates coupling.

**E t y m o l o g y.** The specific epithet *oblonga* comes from the Latin word for “long” and alludes to the species’ long bothridial seta.

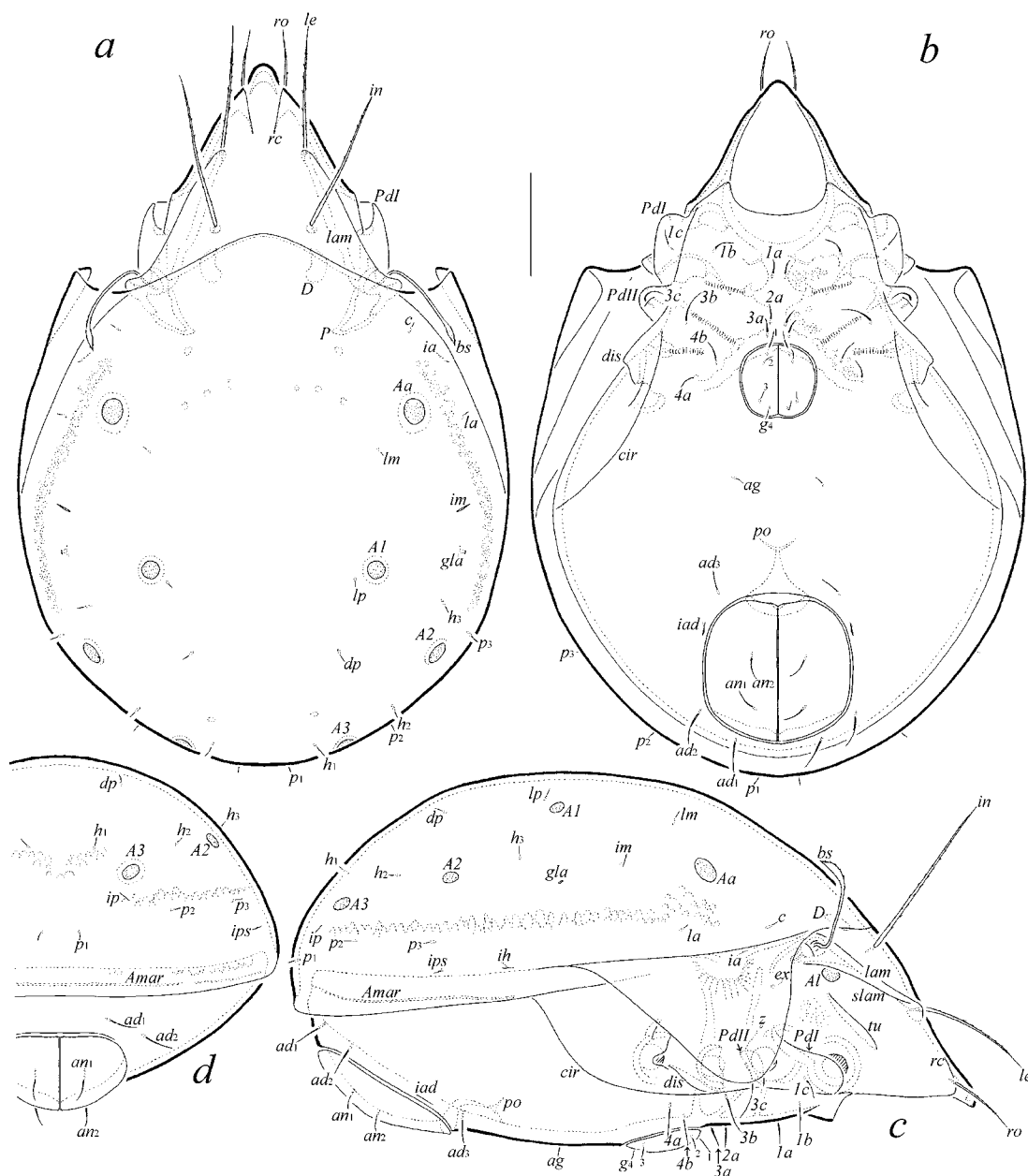
***Protoribates silvaticus* Ermilov sp. n.**

(Figs 3, 4)

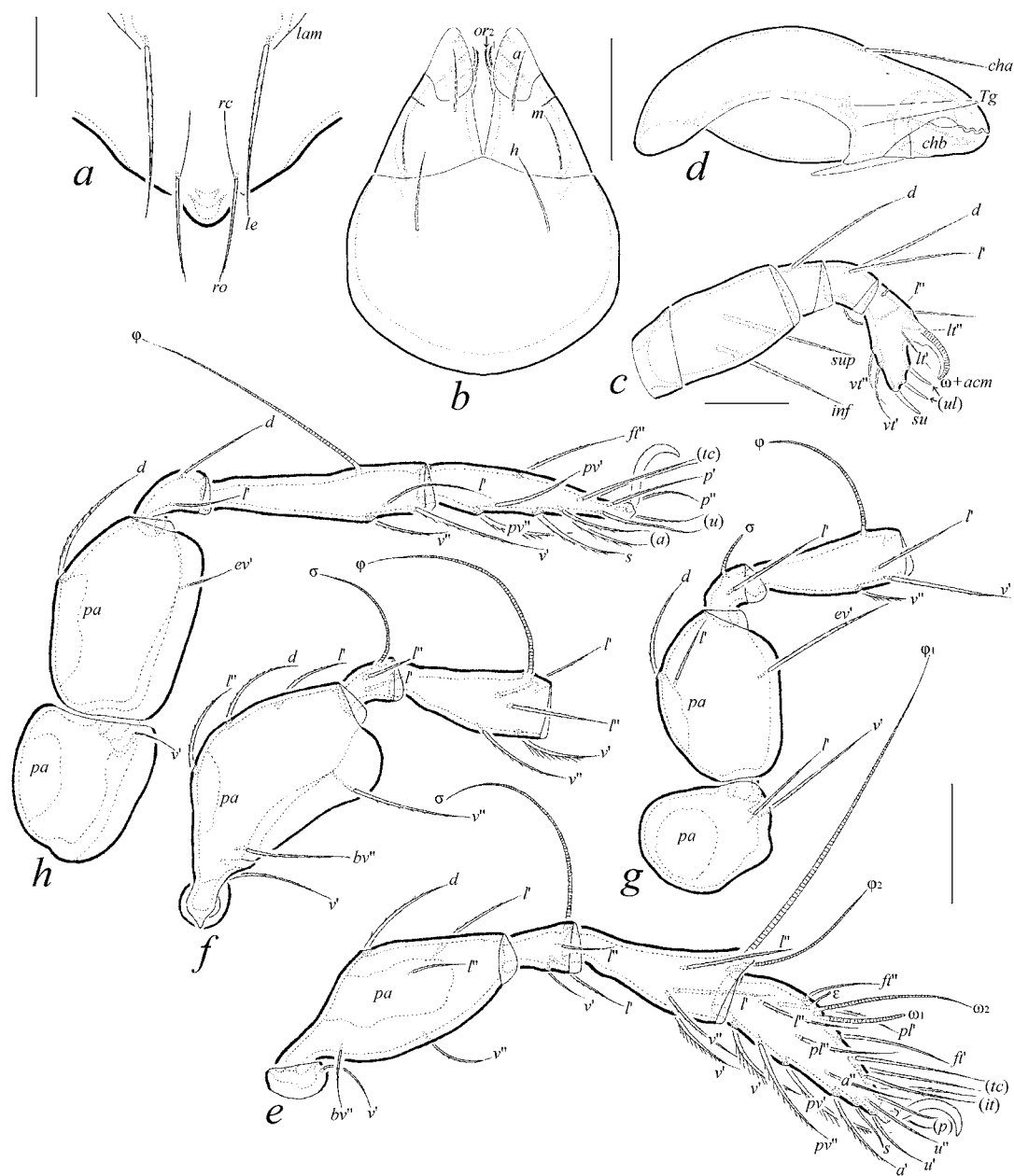
**Type material.** Holotype (♀) and four paratypes (3♂♂, 1♀): eastern Guatemala, Zacapa Department, Sierra de Las Minas, 9 km N. San Lorenzo, 2100 m a.s.l., damp litter in cloud forest, 17.XI.1986 (E.E. Lindquist).

The holotype is deposited in the collection of the Canadian National Collection, Ottawa, Canada; four paratypes are in the collection of the Tyumen State University Museum of Zoology, Tyumen, Russia. All specimens are preserved in 70% solution of ethanol with a drop of glycerol.

**D i a g n o s i s.** Body length: 630–720. Rostrum slightly protruding, rounded. Rostral region with two longitudinal carinae. Rostral, lamellar and interlamellar setae long ( $in > le > ro$ ), setiform, barbed; bothridial



**Fig. 3.** *Protoribates silvaticus* Ermilov sp. n., adult (gnathosoma and legs not shown): a – dorsal view, b – ventral view, c – right lateral view, d – posterior view (part of left half not shown). Scale bar 100 µm.



**Fig. 4.** *Protoribates silvaticus* Ermilov sp. n., adult: *a* – anterior part of prodorsum, anterodorsal view; *b* – subcapitulum, ventral view; *c* – palp, left, paraxial view; *d* – chelicera, left, paraxial view; *e* – leg I, right, antiaxial view; *f* – leg II (tarsus not shown), right, antiaxial view; *g* – leg III (tarsus not shown), left, antiaxial view; *h* – leg IV, left, antiaxial view. Scale bars,  $\mu\text{m}$ : *a*, *b*, *d*–*h* – 5; *c* – 20.

seta long, lanceolate, slightly barbed. Notogaster with 11 pairs (*dp* present) of short, needleform setae. Four pairs of porose areas comparatively large, rounded/oval. Epimeral setal formula: 3–1–3–2 (*4c* absent). Four pairs of genital setae; adanal setae *ad*<sub>1</sub> and *ad*<sub>2</sub> medium-sized, *ad*<sub>3</sub> shorter, all setae setiform, roughened. All leg tarsi with one claw. Leg tarsus I with 20 setae (*l'* and *v'*

present); tarsus II with 15 setae (*l'* absent); genu II with two setae (*v'* absent).

**Description. Measurements.** Body length: 705 (holotype), 630–720 (paratypes); notogastral width: 495 (holotype), 420–495 (paratypes). No difference between males and females in body size.



**Table 2.** Leg setation and solenidia of adult *Protoribates silvaticus* Ermilov sp. n.

Leg	Tr	Fe	Ge	Ti	Ta
I	v'	d, (l), bv'', v''	(l), v', σ	(l), (v), φ <sub>1</sub> , φ <sub>2</sub>	(ft), (tc), (it), (p), (u), (a), s, (pv), v', (pl), l', ε, ω <sub>1</sub> , ω <sub>2</sub>
II	v'	d, (l), bv'', v''	(l), σ	(l), (v), φ	(ft), (tc), (it), (p), (u), (a), s, (pv), ω <sub>1</sub> , ω <sub>2</sub>
III	l', v'	d, l', ev'	l', σ	l', (v), φ	(ft), (tc), (it), (p), (u), (a), s, (pv)
IV	v'	d, ev'	d, l'	l', (v), φ	ft'', (tc), (p), (u), (a), s, (pv)

Notes. See Table 1 for explanations.

**Integument.** Body brown. Body surface smooth; lateral side of body partially with dense microgranulate cerotegument.

**Prodorsum.** Rostrum slightly protruding, rounded. Rostral region with two longitudinal parallel carinae. Lamella and sublamella about 1/2 length of prodorsum; sublamellar porose area rounded or oval (15–17; 19 × 15); tutorium about 2/3 length of lamella. Rostral (67–71), lamellar (116–124) and interlamellar (161–169) setae setiform, barbed; bothridial seta (102–116) with long stalk and shorter lanceolate, slightly barbed head; exobothridial seta (11–15) setiform, roughened. Dorsosejugal porose area not observable.

**Notogaster.** Pteromorph hinge distinct. Eleven pairs (*dp* present) of notogastral setae (9–11) needleform. Four pairs of porose areas rounded/oval developed (*Aa*: 26–34; 30–34 × 19–26; *A1*, *A2*, *A3*: 19–22; 19–26 × 15–19). Opisthonotal gland opening and all lyrifissures distinct.

**Gnathosoma.** Subcapitulum size: 135–150 × 109–112; subcapitular setae (*a*, *m*: 26–30; *h*: 36–41) setiform, slightly barbed; both adoral setae (15) setiform, barbed. Palp length: 86–94; postpalpal seta (7) spiniform, smooth. Chelicera length: 146–150; setae (*cha*: 52–56; *chb*: 34–37) setiform, barbed.

**Epimeral and lateral podosomal regions.** Epimeral setal formula: 3–1–3–2 (*4c* absent); setae (*3c*: 60–64; *3b*: 41–49; others: 19–22) setiform, roughened. Circumpedal carina medium-sized, directed to pedotectum II. Discidium triangular.

**Anogenital region.** Anogenital setal formula: 4–1–2–3; genital (*g*<sub>1</sub>: 19–22; *g*<sub>2</sub>–*g*<sub>4</sub>: 11–15), aggenital (13–15), anal (17–19), and adanal (*ad*<sub>1</sub>, *ad*<sub>2</sub>: 26–30; *ad*<sub>3</sub>: 22–26) setae setiform, roughened. Adanal lyrifissure close and parallel to anal plate. Marginal porose area complete, band-like.

**Legs.** Monodactylous; claw of all tarsi slightly barbed on dorsal side. Femur II broadly rounded distoventrally. Porose area on femora I–IV and on trochanters III, IV well visible; proximoventral porose area on tarsi I–IV and distoventral porose area on tibiae I–IV not observable. Formulas of leg setation and solenidia: I (1–5–3–4–20) [1–2–2], II (1–5–2–4–15) [1–1–2], III (2–3–1–3–15) [1–1–0], IV (1–2–2–3–12) [0–1–0]; homology of setae

and solenidia indicated in Table 2. Seta *s* on tarsus I eupathidial, inserted before setae *a'* and *a''*.

**Comparison.** *Protoribates silvaticus* Ermilov sp. n. is most similar to *P. mollicoma* (Hammer 1973) from the Australasian and Oriental regions (see Hammer, 1973) in the presence of: lanceolate bothridial seta, four pairs of genital setae, and monodactylous legs. However, the new species differs from *P. mollicoma* in the presence of protruding (versus rounded) rostrum, the presence (versus absence) of two longitudinal carinae in the rostral region, and in the length of the notogastral and aggenital setae (very short versus medium-sized).

**Etymology.** The specific epithet *silvaticus* comes from the Latin word for “forest” and alludes to the habitat of the new species.

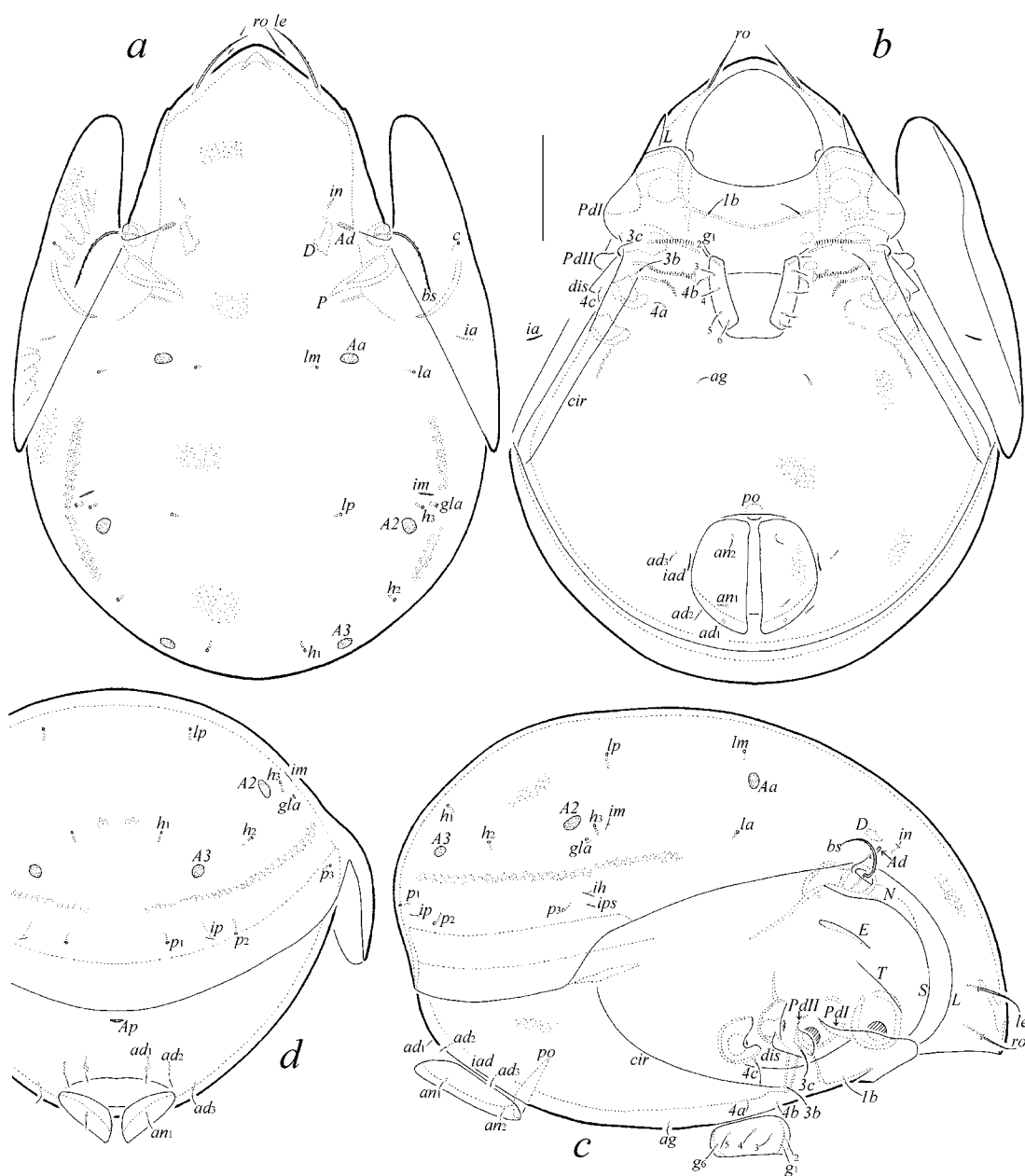
#### *Pergalumna guatemalaensis* Ermilov sp. n.

(Figs 5, 6)

**Type material.** Holotype (♀) and two paratypes (♀♀): eastern Guatemala, Zacapa Department, Sierra de Las Minas, 9 km N. San Lorenzo, 2100 m a.s.l., damp litter in cloud forest, 17.XI.1986 (E.E. Lindquist).

The holotype is deposited in the collection of the Canadian National Collection, Ottawa, Canada; two paratypes are in the collection of the Tyumen State University Museum of Zoology, Tyumen, Russia. All specimens are preserved in 70% solution of ethanol with a drop of glycerol.

**Diagnosis.** Body length: 600–630. Rostrum rounded. Rostral seta medium-sized, lamellar seta long, both setiform, slightly barbed; interlamellar seta very short, needleform; bothridial seta setiform, barbed, not reaching pteromorph alary furrow. Dorsosejugal porose area present. Dorsosejugal suture absent. Three pairs (*Aa*, *A2*, *A3*) of rounded/oval porose areas developed; *Aa* located between setal alveoli *la* and *lm*, clearly closer to *lm*. Median pore absent. Lyrifissure *im* located anterolaterally to *A2*. Epimeral setal formula: 1–0–2–3 (*1b*, *3b*, *3c* *4a*, *4b*, *4c*). Circumpedal carina medium-sized. Anogenital seta short. Postanal porose area small, elongate oval. Leg solenidion on tibia IV inserted in anterior part of the segment but close to the middle.



**Fig. 5.** *Pergalumna guatemalaensis* Ermilov sp. n., adult (gnathosoma and legs not shown): *a* – dorsal view, *b* – ventral view (right pteromorph not shown), *c* – right lateral view (right pteromorph not shown), *d* – posterior view (part of left half not shown). Scale bar 100  $\mu$ m.

**Description. Measurements.** Body length: 630 (holotype), 600–615 (paratypes); notogaster width: 450 (holotype), 435–460 (paratypes).

**Integument.** Body color brown. Body surface with dense microgranulate sculpturing; leg femora I–IV and trochanters III, IV partially tuberculate.

**Prodorsum.** Rostrum rounded. Lamellar and sublamellar lines thin, parallel, curving backwards mediolaterally. Rostral (41–49) and lamellar (67–75) setae setiform,

slightly barbed; insertion of lamellar seta distanced from lamellar line; interlamellar seta (7) needleform; bothridial seta (86–98) setiform, barbed, not reaching pteromorph alary furrow in dorsal aspect; exobothridial seta absent. Dorsosejugal porose area transverse, narrowly oval (19–26  $\times$  7), located posterolaterally to insertion of interlamellar seta. Dorsophragma comparatively long.

**Notogaster.** Dorsosejugal suture absent. All notogastral setae represented by setal alveoli. Three pairs (*A1*



**Fig. 6.** *Pergalumna guatemalaensis* Ermilov sp. n., adult: *a* – anterior part of prodorsum, anterodorsal view; *b* – subcapitulum, ventral view; *c* – palp, right, antiaxial view; *d* – chelicera, left, paraxial view; *e* – leg I (trochanter not shown), right, antiaxial view; *f* – leg II (tarsus not shown), left, paraxial view; *g* – leg III (tarsus not shown), right, paraxial view; *h* – leg IV, right, antiaxial view. Scale bars,  $\mu\text{m}$ : *a*, *b*, *d*–*h* – 5; *c* – 20.

absent) of rounded/oval porose areas developed (*Aa*, *A2*, *A3*: 15–26; 19–26  $\times$  11–19); *Aa* distanced from pteromorph hinge, located between setal alveoli *la* and *lm*, clearly closer to *lm*. Median pore absent. Opisthonotal gland opening and all lyrifissures distinct: *gla* and *im* close to each other, anterolaterally to *A2*; *ip* between *p*<sub>1</sub> and *p*<sub>2</sub>; *ih* and *ips* close to each other, anteriorly to *p*<sub>3</sub>.

**Gnathosoma.** Size of subcapitulum: 139–154  $\times$  112–135; subcapitular setae (*a*: 26–30; *m*: 17–19;

*h*: 13–15) setiform, roughened; both adoral setae (13–15) setiform, barbed. Length of palp: 112–131; postpalpal seta (7) spiniform, smooth. Length of chelicera: 195–206; setae (*cha*: 52–56; *chb*: 35–37) setiform, barbed.

**Epimeral and lateral podosomal regions.** Epimeral setal formula: 1–0–2–3; setae *1b*, *4c* (19–22) and *3b*, *3c* (22–26) setiform, roughened; *4a* and *4b* (7–11) needle-form. Circumpedal carina medium-sized, directed to insertion of seta *3b*.

**Table 3.** Leg setation and solenidia of adult *Pergalumna guatemalaensis* Ermilov sp. n.

Leg	Tr	Fe	Ge	Ti	Ta
I	v'	<i>d</i> , ( <i>l</i> ), <i>bv</i> "	( <i>l</i> ), <i>v</i> ', $\sigma$	( <i>l</i> ), ( <i>v</i> ), $\varphi_1$ , $\varphi_2$	( <i>ft</i> ), ( <i>tc</i> ), ( <i>it</i> ), ( <i>p</i> ), ( <i>u</i> ), ( <i>a</i> ), <i>s</i> , ( <i>pv</i> ), <i>v</i> ', ( <i>pl</i> ), <i>l</i> ", $\varepsilon$ , $\omega_1$ , $\omega_2$
II	v'	<i>d</i> , ( <i>l</i> ), <i>bv</i> "	( <i>l</i> ), <i>v</i> ', $\sigma$	( <i>l</i> ), ( <i>v</i> ), $\varphi$	( <i>ft</i> ), ( <i>tc</i> ), ( <i>it</i> ), ( <i>p</i> ), ( <i>u</i> ), ( <i>a</i> ), <i>s</i> , ( <i>pv</i> ), $\omega_1$ , $\omega_2$
III	v'	<i>d</i> , <i>l</i> ', <i>ev</i> '	<i>l</i> ', $\sigma$	<i>l</i> ', ( <i>v</i> ), $\varphi$	( <i>ft</i> ), ( <i>tc</i> ), ( <i>it</i> ), ( <i>p</i> ), ( <i>u</i> ), ( <i>a</i> ), <i>s</i> , ( <i>pv</i> )
IV	v'	<i>d</i> , <i>ev</i> '	<i>d</i> , <i>l</i> '	<i>l</i> ', ( <i>v</i> ), $\varphi$	<i>ft</i> ", ( <i>tc</i> ), ( <i>p</i> ), ( <i>u</i> ), ( <i>a</i> ), <i>s</i> , ( <i>pv</i> )

Notes. See Table 1 for explanations.

**Anogenital region.** Anogenital setal formula: 6–1–2–3; genital setae (13–15) setiform, smooth; aggenital, anal and adanal setae (7) needleform. Anterior edge of genital plate with two setae. Aggenital setae located between genital and anal apertures, closer to the former. Adanal lyrifissure close and parallel to anal plate. Adanal setae *ad*<sub>1</sub> and *ad*<sub>2</sub> posteriorly, *ad*<sub>3</sub> laterally to anal plate; distance *ad*<sub>1</sub>–*ad*<sub>2</sub> shorter than *ad*<sub>2</sub>–*ad*<sub>3</sub>. Postanal porose area elongate oval (11–19 × 4).

**Legs.** Median claw distinctly thicker than lateral claws; all claws slightly barbed on dorsal side. Porose area on femora I–IV and on trochanters III, IV well visible; proximoventral porose area on tarsi I–IV and distoventral porose area on tibiae I–IV not observable. Formulas of leg setation and solenidia: I (1–4–3–4–20) [1–2–2], II (1–4–3–4–15) [1–1–2], III (1–2–1–3–15) [1–1–0], IV (1–2–2–3–12) [0–1–0]; homology of setae and solenidia indicated in Table 3. Famulus on tarsi I inserted between solenidia  $\omega_1$  and  $\omega_2$ ; seta *s* on tarsus I eupathidial, inserted before setae *a*' and *a*"; solenidion on tibia IV inserted in anterior part of the segment but close to the middle.

**Comparison.** *Pergalumna guatemalaensis* Ermilov sp. n. is most similar to *P. striatiprodorsum* Ermilov, Alvarado-Rodríguez et Retana-Salazar 2014 from the Neotropical region (see Ermilov et al., 2014) in the main morphological traits. In particular, rostrum rounded; interlamellar seta minute; bothridial seta medium-sized, setiform; dorsosejugal suture absent; three pairs of notogastral porose areas rounded/oval, with *Aa* positioned between *la* and *lm*, closer to *lm*; median pore absent; *im* and *gla* located close to each other, anterolaterally to *A2*; circumpedial carina medium-sized; all adanal setae minute. However, the new species differs from *P. striatiprodorsum* in the absence (versus presence) of numerous longitudinal stria on the prodorsum, and in the morphology of interlamellar seta (needleform versus slightly thickened).

**Etymology.** The specific epithet *guatemalaensis* refers to the country of origin, Guatemala.

#### ACKNOWLEDGEMENTS

I cordially thank Dr. E.A. Hugo-Coetzee (National Museum, Bloemfontein, South Africa) for valuable comments; Dr. E.E. Lindquist (Canadian National

Collection of Insects, Arachnids and Nematodes, Agriculture and Agri-Food Canada, Ottawa, Canada) for collecting the oribatid materials; Dr. W. Knee (Canadian National Collection of Insects, Arachnids and Nematodes, Agriculture and Agri-Food Canada, Ottawa, Canada) for facilitating the loan of Guatemalan Acari material; and Dr. D.V. Sharapov (University of Tyumen, Tyumen, Russia) for English language editing.

#### FUNDING

No grants to carry out or direct this particular research were obtained.

#### 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

- Behan-Pelletier V.M., Ryabinin N.A., 1991. Description of *Sacculozetes filiosus* gen. nov., sp. nov. and *Guatemalozetes danos* sp. nov. (Acari: Oribatida) from grassland habitats // The Canadian Entomologist. V. 123. P. 1135–1147.
- Ermilov S.G., Klimov P.B., 2017. Generic revision of the large-winged mite superfamily Galumnoidea (Acari, Oribatida) of the world // Zootaxa. V. 4357. P. 1–72.
- Ermilov S.G., Alvarado-Rodríguez O., Retana-Salazar A.P., 2014. Two new species of *Pergalumna* (Acari, Oribatida, Galumnidae) from Costa Rica, including a key to all species of the genus from the Neotropical region // ZooKeys. № 435. P. 7–23.
- Grandjean F., 1931. Observations sur les Oribates (2<sup>e</sup> série) // Bulletin du Museum nationale d'Histoire Naturelle (2). V. 3. P. 651–665.
- Grandjean F., 1936. Observations sur les Oribates (10<sup>e</sup> série) // Bulletin du Museum nationale d'Histoire Naturelle (2). V. 8. P. 246–253.

- Grandjean F.*, 1956. Galumnidae sans carènes lamellaires (Acariens, Oribates). 1<sup>re</sup> série // Bulletin de la Société Zoologique de France. V. 81. P. 134–150.
- Grandjean F.*, 1962. Au sujet des Hermannelliidae (Oribates). Première partie // Acarologia. P. 4. P. 237–273.
- Hammer M.*, 1969. Oribatids found at plant quarantine stations in U.S.A. // Videnskabelige Meddelelser fra Dansk naturhistorisk Forening i Kjøbenhavn. Vol. 132. P. 63–78.
- Hammer M.*, 1973. Oribatids from Tongatapu and Eua, the Tonga Islands, and from Upolu, Western Samoa // Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskab Biologiske Skrifter. V. 20. P. 1–70.
- Mahunka S.*, 1978. Neue und interessante Milben aus dem Genfer Museum XXV/ On some oribatids collected by Dr. P. Strinati in Guatemala (Acari: Oribatida) // Acarologia. V. 20. P. 133–142.
- Mahunka S.*, 1983. Neue und interessante Milben aus dem Genfer Museum XLVII. Oribatida Americana 7: Guatemala II // Revue suisse de Zoologie. V. 90. P. 709–724.
- Mahunka S., Palacios-Vargas J.G.*, 1998. New oppiid oribatid mites from Mexico (Acari: Oribatida) I // Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae. V. 44. P. 283–295.
- Norton R.A.*, 1977. A review of F. Grandjean's system of leg chaetotaxy in the Oribatei (Acari) and its application to the family Damaeidae // In: Dindal D.L., editor. Biology of oribatid mites. Syracuse: SUNY College of Environmental Science and Forestry. P. 33–61.
- Norton R.A., Behan-Pelletier V.M.*, 2009. Oribatida // A Manual of Acarology (TX). Lubbock: Texas Tech University Press. P. 430–564.
- Pérez-Íñigo C.*, 1970. Acaros Oribátidos de suelos de España Peninsular e Islas Baleares (Acari, Oribatei). Parte II // Eos. V. 45. P. 241–317.
- Pérez-Íñigo C.*, 1997. Acari. Oribatei, Gymnionota I // In: Ramos M.A. et al., editors. Fauna Iberica. Madrid: Museo Nacional de Ciencias Naturales Press. P. 1–374.
- Qiao W.J., Tang G.M., Chen J.*, 2011. A newly recorded species of the genus *Hermannella* (Oribatida, Hermannelliidae) from China // Acta Arachnologica Sinica. V. 20. P. 16–19.
- Sitnikova L.G.*, 1973. New species of mites of the genus *Hermannella* Berlese, 1908 (Oribatei, Hermannelliidae) of fauna of the USSR // Entomologicheskoe Obozrenie. V. 52. P. 953–963.
- Subías L.S.*, 2022. Listado sistemático, sinonímico y biogeográfico de los ácaros oribátidos (Acariformes: Oribatida) del mundo (excepto fósiles) // Monografías Electrónicas Sociedad Entomológica Aragonesa. № 12. P. 1–538.
- Subías L.S.*, 2023. Listado sistemático, sinonímico y biogeográfico de los ácaros oribátidos (Acariformes: Oribatida) del mundo (excepto fósiles), 18<sup>a</sup> actualización. P. 1–540. Available from: [http://bba.bioucm.es/cont/docs/RO\\_1.pdf](http://bba.bioucm.es/cont/docs/RO_1.pdf) (accessed February 2023).
- Subías L.S., Ermilov S.G., Shtanchaeva U. Ya., Friedrich S.*, 2021. Taxonomic contribution to the knowledge of the oribatid mite genus *Protoribates* (Acari, Oribatida, Haplozetidae) // Acarina. V. 29. P. 141–146.
- Weigmann G.*, 2006. Hornmilben (Oribatida) // Die Tierwelt Deutschlands. Teil 76. Keltern: Goecke and Evers. 520 p.
- Willmann C.*, 1930. Neue Oribatiden aus Guatemala // Zoologischer Anzeiger. V. 88. P. 239–246.

## НОВЫЕ ФАУНИСТИЧЕСКИЕ И ТАКСОНОМИЧЕСКИЕ ДАННЫЕ ПО ПАНЦИРНЫМ КЛЕЩАМ (ACARI, ORIBATIDA) ГВАТЕМАЛЫ

С. Г. Ермилов\*

Тюменский государственный университет, Тюмень, 625003 Россия

\*e-mail: [ermilovacari@yandex.ru](mailto:ermilovacari@yandex.ru)

Исследование базируется на орибатологических материалах, собранных в четырех локациях Гватемалы. Представлен перечень из 48 видов, относящихся к 38 родам и 28 семействам; из них 39 видов, 26 родов и 13 семейств отмечены для Гватемалы впервые, а два вида, один род и одно семейство отмечены для Неотропической области впервые. Описаны три новых вида: *Hermannella oblonga* Ermilov sp. n. (Hermannelliidae), *Protoribates silvaticus* Ermilov sp. n. (Haplozetidae) и *Pergalumna guatemalaensis* Ermilov sp. n. (Galumnidae).

**Ключевые слова:** Неотропическая фауна, таксономия, новая находка, новый вид, *Hermannella*, *Protoribates*, *Pergalumna*

УДК 595.337

**ОПИСАНИЕ *CANDONA FUSCORARA* SP. N.  
С ДАННЫМИ ПО 18S рРНК И ПЕРЕОПИСАНИЕ  
*CANDONA USCHUNICA* MAZEPOVA 1990 (OSTRACODA,  
PODOCORIDA, CANDONIDAE) ИЗ ОЗЕРА БАЙКАЛ**

© 2025 Т. М. Алексеева\*, Р. С. Кривороткин, А. Г. Королева, О. А. Тимошкин

Лимнологический институт СО РАН, ул. Улан-Баторская, 3, Иркутск, 664033 Россия

\*e-mail: atm171@mail.ru

Поступила в редакцию 16.04.2024

После доработки 24.05.2024

Принята к публикации 28.05.2024

Приведено иллюстрированное описание самок и самцов *Candona fusciorara* Alekseeva et Krivorotkin sp. n. По строению раковины и конечностей особи нового вида наиболее близки к *Candona uschunica* Mazepova 1990. *C. uschunica* является редким и слабоизученным видом, его оригинальное описание кратко и неполно. На основе типового материала из спиртовой коллекции Г.Ф. Мазеповой (синтипы) подготовлено переописание самок и самцов *C. uschunica*, с целью сохранности коллекции особи высушены, из их числа выделены лектотип и паралектотипы. С использованием светового и сканирующего электронного микроскопов подробно изучена морфология раковин обоих видов, приведено иллюстрированное описание конечностей, в том числе ротовых придатков; представлено подробное сравнение, кратко охарактеризована экология. Получены данные о последовательности гена 18S рРНК для нового вида.

**Ключевые слова:** ракообразные, таксономия, байкальские эндемики, Сибирь

**DOI:** 10.31857/S0044513425010024, **EDN:** szbbxi

Из озера Байкал описано более 160 видов и подвидов остракод (Бронштейн, 1930, 1947; Мазепова, 1982, 1984, 1990, 2001, 2011; Karanovic, Sitnikova, 2017; Meisch et al., 2019), а неэндемичных видов, заселивших соры и заливы, обнаружено лишь 18 (Мазепова, 2001), т.е. около 90% таксонов байкальских остракод являются эндемиками. Неэндемичные виды можно обнаружить только в сорах и заливах, а в открытом Байкале они не отмечены (Мазепова, 1990). В целом для мировой фауны семейства Candonidae Kaufmann 1900 характерна высокая степень эндемизма (около 90%) для определенных зоогеографических провинций (Martens et al., 2008). На данный момент в открытой литорали и заливах Байкала обнаружены эндемичные представители трех семейств (Candonidae, Cytherideidae Sars 1925 и Limnocytheridae Sars 1925), включающих шесть родов: *Alatocandona* Carbonnel 1969, *Candona* Baird 1845, *Pseudocandona* Kaufmann 1900, *Baicalocandona* Mazepova 1976, *Cytherissa* Sars 1925 и *Galolimnocythere* Schornikov 1973 (Meisch et al., 2019). Недавно на основе морфологических и подробных молекулярно-генетических данных был выделен новый эндемичный род *Mazepovacandona*

Karanovic & Sitnikova 2017. Род объединяет пять эндемичных видов, которые ранее относились к родам *Candona* (четыре вида) и *Baicalocandona* (один вид) (Karanovic, Sitnikova, 2017). Авторами отмечено, что изученные ими виды показывают настолько невероятное морфологическое разнообразие, что практически каждый из них может быть выделен в отдельный род, но они достоверно объединены по молекулярно-генетическим данным. При сравнении палеарктических видов (Коваленко, 1976; Семенова, 2007) с эндемиками выявлено, что многие морфологические особенности байкальских эндемичных кандонид (строение раковины, конечностей и полового аппарата) являются апоморфными (Karanovic, Sitnikova, 2017). Эти же авторы отмечают, что байкальские остракоды являются группой, в которой морфологическая и генетическая эволюции идут разными темпами: наблюдается поразительно широкое морфологическое и весьма скромное генетическое разнообразие (Karanovic, Sitnikova, 2017).

Таксономия пресноводных остракод в последнее десятилетие претерпевает существенные изменения (Meisch et al., 2019). В первую очередь это связано

с использованием молекулярно-филогенетических исследований, результаты которых часто не согласуются с морфологическими. Так, в обобщающей сводке по пресноводным остракодам планеты (Meisch et al., 2019) род *Mazepovacandona* был сведен в синоним родов *Baicalocandona* и *Candona*, куда соответственно были переведены его виды.

При проведении комплексного молекулярно-генетического исследования видов рода *Cytherissa* (Schön et al., 2017) было обнаружено, что видовое разнообразие эндемичных для Байкала цитерисс как минимум вдвое превышает описанное в настоящее время. Такой важный вывод сделан на основе не только молекулярно-биологических, но и сравнительно-морфологических данных. Авторы подчеркивают, что широко распространенные в Байкале таксоны, предварительно отнесенные к одному и тому же виду, имеют не только разное строение раковин и гемипенисов самцов, но и разные генотипы. Соответственно, по мнению авторов (Schön et al., 2017), многие виды рода *Cytherissa sensu Mazepova 1990* с широкой морфологической изменчивостью в действительности являются комплексами морфологически близких видов, которые можно отчетливо различить с применением современных методов исследования и дополнительных морфологических признаков. На данный момент времени система байкальских остракод включает множество подвидов, но при детальном изучении на современном уровне многие из них могут быть выделены в отдельные виды. Следовательно, таксономическая ревизия ракушковых рачков озера Байкал (с подробным пересмотром и анализом типового материала) даже на видовом уровне является весьма своевременной и актуальной задачей.

Имеют место еще несколько важных причин для скорейшего проведения этой ревизии. Первоописания видов Г.Ф. Мазеповой и З.С. Бронштейна включают точные рисунки раковин и некоторых конечностей, но описания в целом кратки, терминология устарела и не соответствует современным представлениям о систематике остракод; авторы не приводят рисунков и описаний многих таксономически важных признаков. Известно, что виды, имеющие сходное строение раковины, могут значительно различаться строением других органов, а именно: конечностей и половых придатков (Kaganovic, 2012). Соответственно, необходимо подробное изучение всех конечностей для точного разграничения близких видов как минимум семейства Candonidae и пересмотра родовой систематики этой группы в оз. Байкал. Что касается цитерид, то, по мнению ряда авторов (Бронштейн, 1947; Мазепова, 1990), строение их конечностей крайне консервативно.

Важнейшей причиной, побудившей нас начать срочную работу в этом направлении, является ухудшающееся состояние уникальных коллекций остракод, созданных известным ученым-байкаловедом, специалистом по ракушковым рачкам, Галиной Федотовной Мазеповой. В фондах лаборатории биологии водных беспозвоночных Лимнологического института СО РАН, Иркутск, хранятся две совершенно уникальные коллекции ученого: типовая коллекция и так называемая коллекция таксоценозов. Первая включает более 2000, а вторая — сотни тысяч особей, зафиксированных в 70% спирте. Смысл создания первой коллекции вполне очевиден — это типовые особи (к сожалению, далеко не всегда оформленные в соответствии с требованиями Международного Кодекса Зоологической Номенклатуры (2004) — далее МКЗН), преимущественно обоих полов. Так, в одной из своих работ (Мазепова, 1982: стр. 99) Галина Федотовна пишет: “Голотипы вновь описываемых видов хранятся в лаборатории гидробиологии Лимнологического института СО АН СССР”. Несмотря на это указание, таксономическая коллекция не содержит особей, выделенных либо обозначенных как голотип. Вторая коллекция особенно уникальна: в каждой пробирке содержатся все особи остракод (=таксоценоз), которые выбраны из каждой конкретной пробы, а каждая проба приурочена к определенной глубине, грунту и станции. Большинство проб коллекции таксоценозов (более 2500) были отобраны в оз. Байкал с 1959 по 1991 г., половина из них — при помощи трала, часть — с использованием дночерпателя и некоторые пробы (с каменистых грунтов) отобраны аквалангистами. В основном исследовались глубины до 100 м, но ряд проб собран из глубоководной части озера — вплоть до максимальных глубин. Около 100 проб отобраны из озер, отделенных от Байкала песчано-гравийными косами. За длительный срок хранения (от 35 до 70 лет) пробы доливались спиртом разного качества. Недавно выяснилось, что тонкостенные раковинки остракод (особенно кандонид), к великому сожалению, начали декальцинироваться, что лишний раз подчеркивает актуальность работы по сохранению коллекций байкальских остракод Г.Ф. Мазеповой, которые уже не могут быть воссозданы. Поэтому необходимо срочно провести высушивание рачков и переводить типовых особей в тотальные препараты.

Помимо собранного нами материала, основой для настоящей ревизии выступают упомянутые выше коллекции Г.Ф. Мазеповой, на первом этапе — коллекция типовых экземпляров. Она насчитывает 137 видов и подвидов, принадлежащих к родам *Candona* (48 таксонов), *Pseudocandona* (29 таксонов), *Baicalocandona* (13 таксонов) и *Cytherissa* (47 таксонов). Имеющиеся типовые экземпляры

позволяют с большой точностью установить морфологический вид, который автор имел в виду при первоописании; это крайне важно для разделения групп криптоических видов, пересмотра статуса подвидов и проведения прочих актов в соответствии с требованиями МКЗН.

Дополнительной информацией по некоторым таксонам является и имеющаяся в нашем распоряжении база фотографий, полученных с помощью сканирующего электронного микроскопа (далее СЭМ). Раковины 23 видов рода *Pseudocandona* (эндемичных для оз. Байкал) определены лично Г.Ф. Мазеповой, фото подготовлены И.Н. Носковой (1992).

За длительный период исследования остракод Байкала (более 90 лет) накопились многочисленные сложности номенклатурного плана, в частности связанные с отсутствием типовых серий З.С. Бронштейна и конкретных указаний типового местонахождения.

Наконец, имеется еще одна, крайне важная причина для проведения скорейшей ревизии этой группы ракообразных. Насколько нам известно, разнообразие остракод озера Байкал — одно из наиболее богатых среди пресных водоемов планеты. В свете негативных экологических процессов, которые включают возможную потерю уникального эндемичного разнообразия байкальских эндемиков (Timoshkin et al., 2016), начатая нами ревизия этой богатейшей группы приобретает особую актуальность.

Цели данной статьи: (1) привести иллюстрированное описание самки и самца *Candona fusciorara* Alekseeva et Krivorotkin sp. n.; (2) с использованием современных методов переписать морфологию самки и самца *Candona uschunica* Mazepova 1990 — редкого и слабоизученного вида, выделить лекто-тип и паралектотипы.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

### Отбор проб, материалы и методы морфологического исследования

Пробы грунта отбирались во время кругобайкальской экспедиции в июне 2023 г., на НИС “Г.Ю. Верещагин”. Как правило, отбор производился с лодки с помощью скребка, закрепленного на трехметровом шесте. Затем на палубе корабля грунт взмучивали и легкую взвесь процеживали через сачок с ячейей 60 мкм, живых остракод отбирали под биноклем МБС-10. Рачков помещали в кипящую воду на 5–6 секунд для открытия створки, затем охлаждали в холодной воде (Galindo et al., 2014), после чего особей фиксировали в 96° спирте. Часть особей была отобрана в спирт без обработки кипятком для получения особей с закрытой раковиной. В лаборатории остракод препарировали по общепринятой методике (Бронштейн,

1947). Было подготовлено три типа постоянных препаратов, каждый из которых имеет разную систему нумерации. 1. Первый тип тотальных препаратов изготавливали с применением жидкости Фора-Берлеза или жидкости Хойера. Приготовление препаратов происходило в соответствии со следующей стандартной процедурой. Под левым покровным стеклом всегда располагали отпрепарированные конечности, под правым — левую и правую створки раковины, расположенные внешней или внутренней стороной вверх. Для предотвращения разрушения створок покровное стекло помещали на ножки из плотного картона. Тотальные препараты сушили в термостате при температуре 54°C в течение одной недели и выдерживали при комнатной температуре несколько месяцев, затем края препарата и поле для записи (с заполненными данными) покрывали канадским бальзамом и повторно высушивали в термостате при тех же условиях. 2. Второй тип препаратов — картонные слайды с глубокими лунками и встраиваемым в них покровным стеклом. В лунку помещали высушенные раковины и/или створки остракод. Сушили остракод в термостате при температуре 45°C в течение недели и при комнатной температуре. 3. Третий тип препаратов — столики (с напылением) для СЭМ с различными конечностями, створками и раковинами. Перед помещением на столик раковины сушили как описано в пункте № 2.

Исследование особей и препаратов проводилось на микроскопах Olympus CX21, Nikon Optiphot-2. Микрофотографии выполнены при помощи цифровой фотонасадки TouPCam 5.1 Mp и программы Levenhuk lite. Все рисунки подготовлены с помощью рисовального аппарата Nikon Drawling Tube. СЭМ-фотографии выполнены на микроскопе FEI Company Quanta 200, входящем в приборный центр коллективного пользования “Электронная микроскопия” ЛИН СО РАН.

При описании видов, в разделе “Материал”, использованы следующие сокращения для обозначения типа постоянного препарата: 1) “wm” — аббревиатура от “whole mount” — “тотальный препарат” — препарат конечностей и створок остракод в жидкости Фора-Берлеза или жидкости Хойера; 2) “dwm” — аббревиатура от “dehydrated whole mount” — “высушенный тотальный препарат” — препарат высушенных цельных особей и/или отдельных створок; 3) “swm” — аббревиатура от “sputtering whole mount” — “тотальный препарат с напылением” — столик с раковинами, створками и конечностями остракод, напыленными золотом для изучения на СЭМ.

Описательная терминология, нумерация щетинок на рисунках и сокращения приведены по: Broodbakker and Danielopol (1982), Meisch (1996),



Karanovic (2012): A1 — антеннула; A2 — антенна; H — наибольшая высота; L — длина; L5, L6, L7–5, 6, 7 ножи; LV — левая створка; Md — мандибула; Mx1 — максиллула; Prehensile palps — хватательные сегменты L5; RV — правая створка; UR — фуркальные конечности.

**Методы генетического исследования.** ДНК выделяли методом фенол-хлороформной экстракции из целых особей как описано в работе Королевой с соавт. (2013). ПЦР фрагмента гена 18S рРНК проводили в 10 мкл реакционной смеси, содержащей 1-кратный буфер для реакции, 0.2 мМ каждого dNTP, 0.5 пмоль каждого праймера, 1–10 нг totalной ДНК и 0.5-кратную смесь полимераз Encyclo (ЗАО “Евроген”, Россия). Структура праймеров: прямой 5'-TACCTGGTTGATCCTGCCAGTAG-3' (1F) и обратный 5'-CTTGCCAAATGCTTTTCGC-3' (5R). Полимеразы активировали прогреванием при 94°C в течение 3 мин. Амплификацию осуществляли 40-кратным повторением стадий в следующей последовательности: 94°C — 30 секунд, 53°C — 30 секунд и 72°C — 60 секунд. После последнего цикла смесь выдерживали 2 мин при 72°C. ПЦР продукты очищали в агарозном геле, переосаждали в спиртовом растворе ацетата натрия и проводили сиквенсную реакцию с теми же праймерами и с набором для секвенирования BrilliantDye Terminator v3.1 (NigmaGen, Нидерланды). Анализ сиквенсного продукта осуществляли с помощью генетического анализатора Нанофор 05 (Синтол, Россия). Для построения филогенетических схем использовали полученные нами нуклеотидные последовательности самки *Candona fusciorara* sp. n. (Candona sp. 18S: № PP317536) и нуклеотидные последовательности участка гена 18S рРНК внебайкальских остракод (поскольку с последовательностями байкальских видов (Karanovic, Sitnikova, 2017) перекрытие фрагмента было около 50%), наиболее сходных с *C. fusciorara*, взятые из базы данных GenBank: *Candona candida* (O.F. Müller 1776) Baird 1845 — № AB674971.1; *Candona holzkampfi* Hartwig 1900 — № AY622190.1; *Cypria crenulata* Sars 1903 — № AY622191.1; *Fabaeformiscandona kushiroensis* Hiruta & Hiruta 2015 — № AB996740.1; *Fabaeformiscandona* sp. — № AB674977.1; *Ilyocypris japonica* Okubo 1990 — № AB076616.1; *Paracypris longiseta* Hiruta & Kakui 2016 — № AB920550.1; *Pseudocandona* sp. — № AB674974.1; *Pseudocandona tenuirostris* Hiruta & Mawatari 2013 — № AB674973.1; *Uncinocythere occidentalis* (Kozloff & Whitman 1954) Hart 1962 — № AB674962.1. Выравнивание нуклеотидных последовательностей осуществлялось в программе ClustalW1.6 (Thompson et al., 1994), реализованной в MEGA (7.0.26). Реконструкция филогенетического дерева осуществлялась в программе MrBayes (3.2.7) (Huelsenbeck, Ronquist, 2001) при использовании модели GTR+I+G. Цепи Маркова рассчитывались

в течение 1 000 000 генераций с частотой записи параметров каждые 100 поколений. Первые 25% генераций использовались для стабилизации метода правдоподобия, а остальные — для оценки апостериорной вероятности. Критерием достоверности служила апостериорная вероятность, превышающая 95%. Визуализация полученного дерева осуществлялась в программе FigTree v.1.4.3.

Весь материал, включая типовые экземпляры (голотип и паратипы; лектотип и паралектотипы), хранится в лаборатории биологии водных беспозвоночных Лимнологического института СО РАН, Иркутск.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Отряд Podocopida Sars 1866

Семейство Candonidae Kaufmann 1900

Род *Candona* Baird 1845

*Candona fusciorara* Alekseeva et Krivorotkin sp. n.

(рис. 1–6, 13–17)

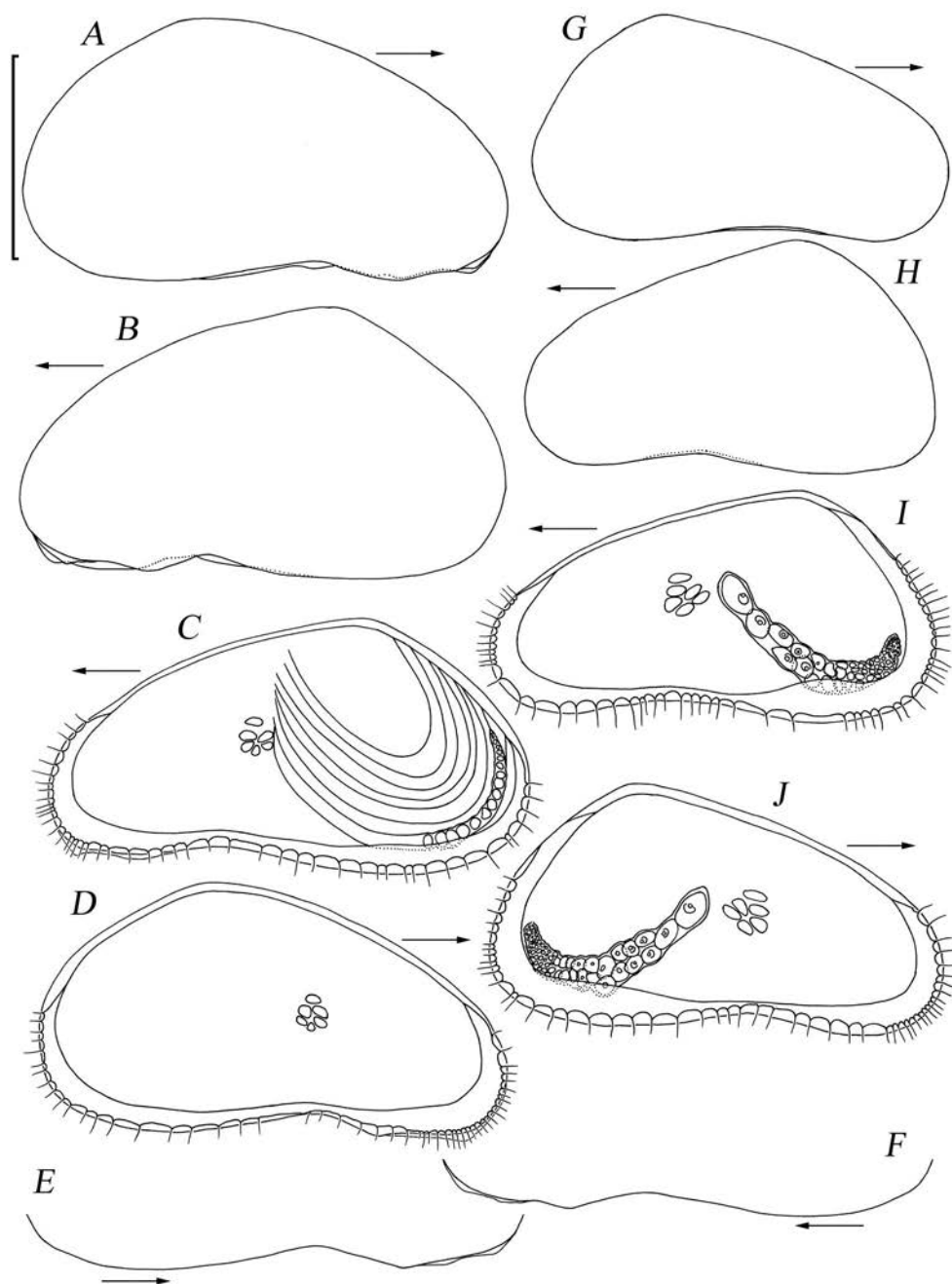
**Материал.** Обнаружено и включено в типовую серию 42 особи: 31 ♀♀ и 11 ♂♂. Все они собраны в оз. Байкал. Голотип, аллотип и паратипы № 1–10, 18–25, 32–35 собраны на мелководье у острова Большой Ушканий, бухта Северная (53°51'45.6 N, 108°38'6.6 E), 22 июня 2023, глубина 1.5 м, песок; всего 24 особи: 17 ♀♀ и 7 ♂♂. Паратипы № 11–17, 36–40 собраны там же, где и голотип, глубина 1.5 м, камни с обрастаниями; всего 12 ♀♀. Паратипы № 26–31 собраны на мелководье напротив мыса Елохин (54°32'30.1 N, 108°39'44.6 E), 23 июня 2023, глубина 1.5 м, камни с обрастаниями; температура у дна 1.8 °C; всего 6 особей: 2 ♀♀, 4 ♂♂.

**Голотип № O1 (♂) и Аллотип № O1 (♀):** dwm № O1–220623. **Паратипы № 1 (♂), 2–10 (♀♀):** dwm № O2–220623. **Паратипы № 11–17 (♀♀):** dwm № O3–220623. **Паратипы № 18–20 (♂♂), 21–25 (♀♀):** dwm № O4–220623. **Паратипы № 26–29 (♂♂), 30–31 (♀♀):** swm № II11. **Паратип № 32 (♂):** wm № O5–220623. **Паратип № 33 (♂):** wm № O6–220623. **Паратип № 34 (♀):** wm № O7–220623. **Паратип № 35 (♀):** wm № O8–220623. **Паратипы № 36–40 (♀♀):** swm № II11.

**Типовое местонахождение.** Оз. Байкал, мелководье у острова Большой Ушканий, бухта Северная.

**Описание. Самка.**

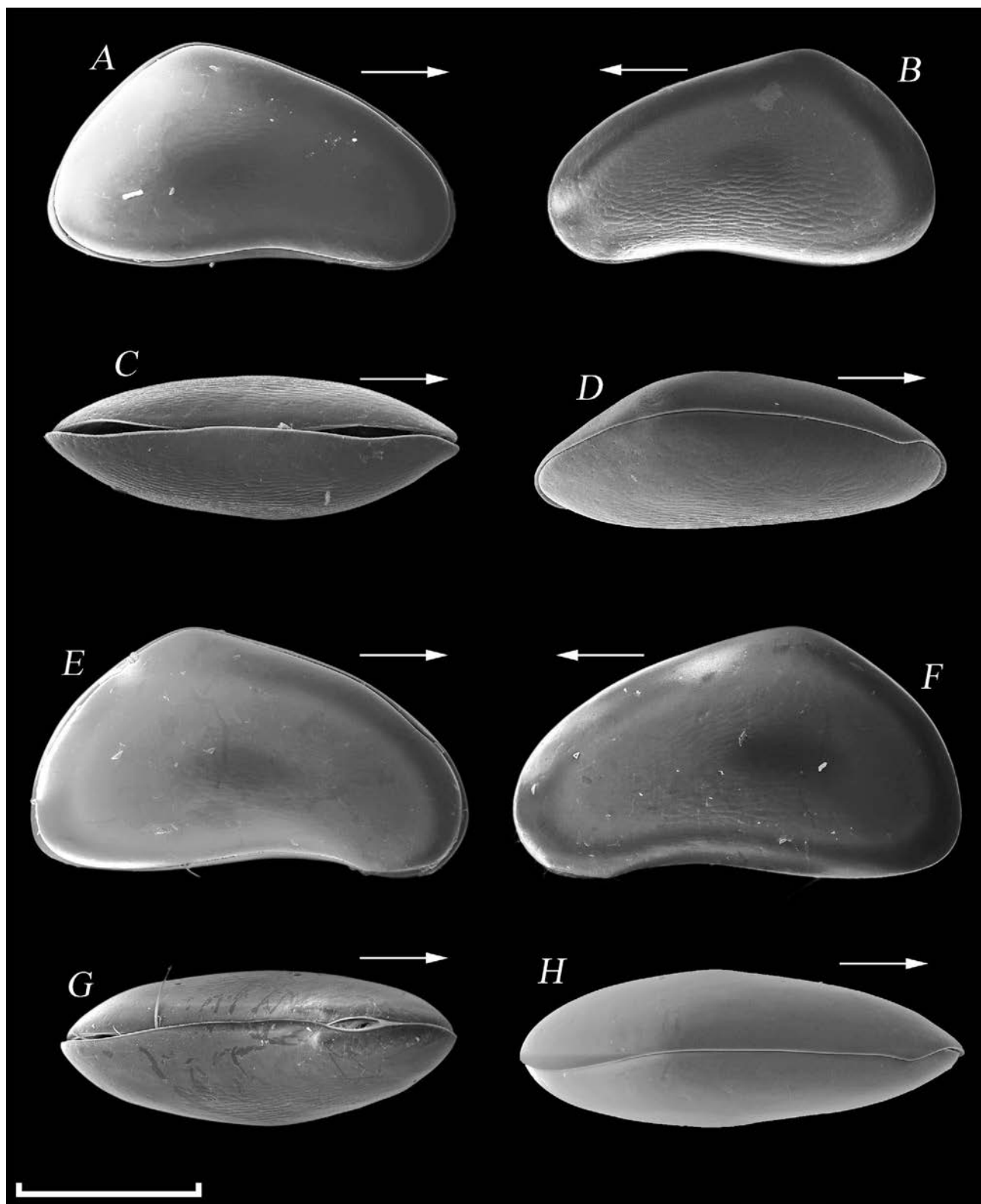
**Раковина** латерально широко-треугольная (рис. 1G–1J); L = 850–945 мкм (в среднем 895 мкм,  $n = 11$ ), наибольшая H = 440–500 мкм (в среднем 485 мкм,  $n = 11$ ), приурочена к задней границе 2/3 L. От места наибольшей H высота раковины



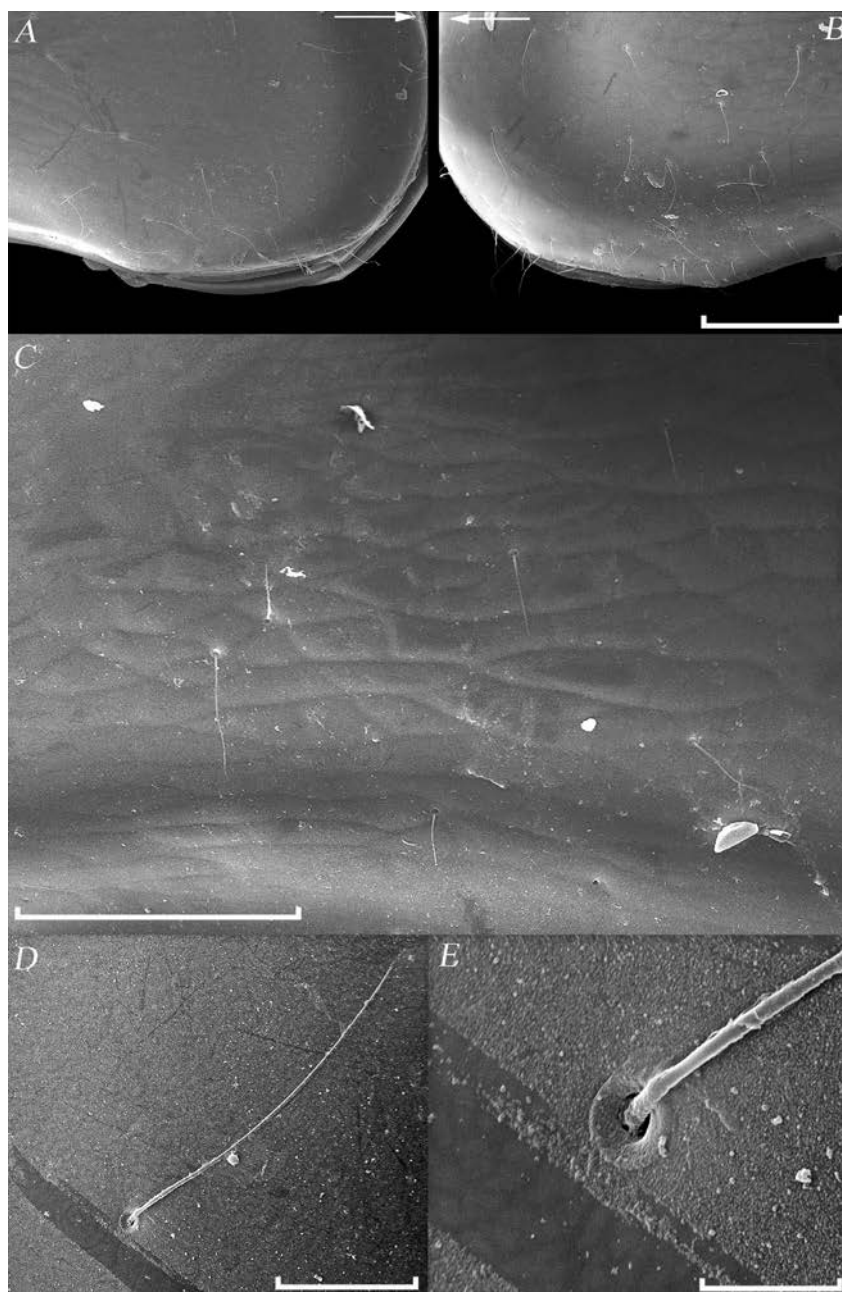
**Рис. 1.** *Candona fuscorara* Alekseeva et Krivorotkin sp. n., схематичные рисунки раковины самца (A–F) и самки (G–J): A, B, G, H – латерально; здесь и далее сенсиллы показаны только для рисунков створок с внутренней стороны; C, I – RV, с внутренней стороны; D, J – LV, с внутренней стороны; здесь и далее на рисунках створок с внутренней стороны показано расположение семенников, яичников и отпечатков мышц-замыкателей; E, F – вентральный край створок. На A–F стрелками показан передний конец тела. Масштаб 400 мкм.

постепенно уменьшается к переднему концу; задний конец плавно закруглен. Вентральный край слабо вогнут. LV на всем протяжении перекрывает RV (рис. 2A, 2B). Внутренняя пластинка небольшая, с небольшим расширением в задней части вентрального края (рис. 1I, 1J), краевые поровые каналы короткие, занимают 15–30% внутренней

пластинки. Сенсиллы краевой порово-канальной зоны многочисленные, неодинаковой длины, частота их расположения также неодинакова как у одной особи, так и у представителей разного пола. С вентральной стороны сенсиллы более разрежены и, как правило, более длинные. Частота расположения сенсилл на переднем и заднем концах



**Рис. 2.** *Candona fusciorara* Alekseeva et Krivorotkin sp. n., СЭМ-фотографии раковин самок (A–D) и самцов (E–H): A, B, E, F – латерально; C, G – вентрально; D, H – дорсально. На A–H стрелками показан передний конец тела. Масштаб 400 мкм.



**Рис. 3.** *Candona fusciora* Alekseeva et Krivorotkin sp. n., СЭМ-фотографии фрагментов раковины самца (*A*, *B*) и самки (*C*–*E*): *A*, *B* – передний конец раковины, латерально; *C* – рельеф поверхности в центре LV; *D*, *E* – сенсиллы в центре LV. На *A*, *B* стрелками показан передний конец тела. Масштаб, мкм: *A*–*C* – 100, *D* – 20, *E* – 5.

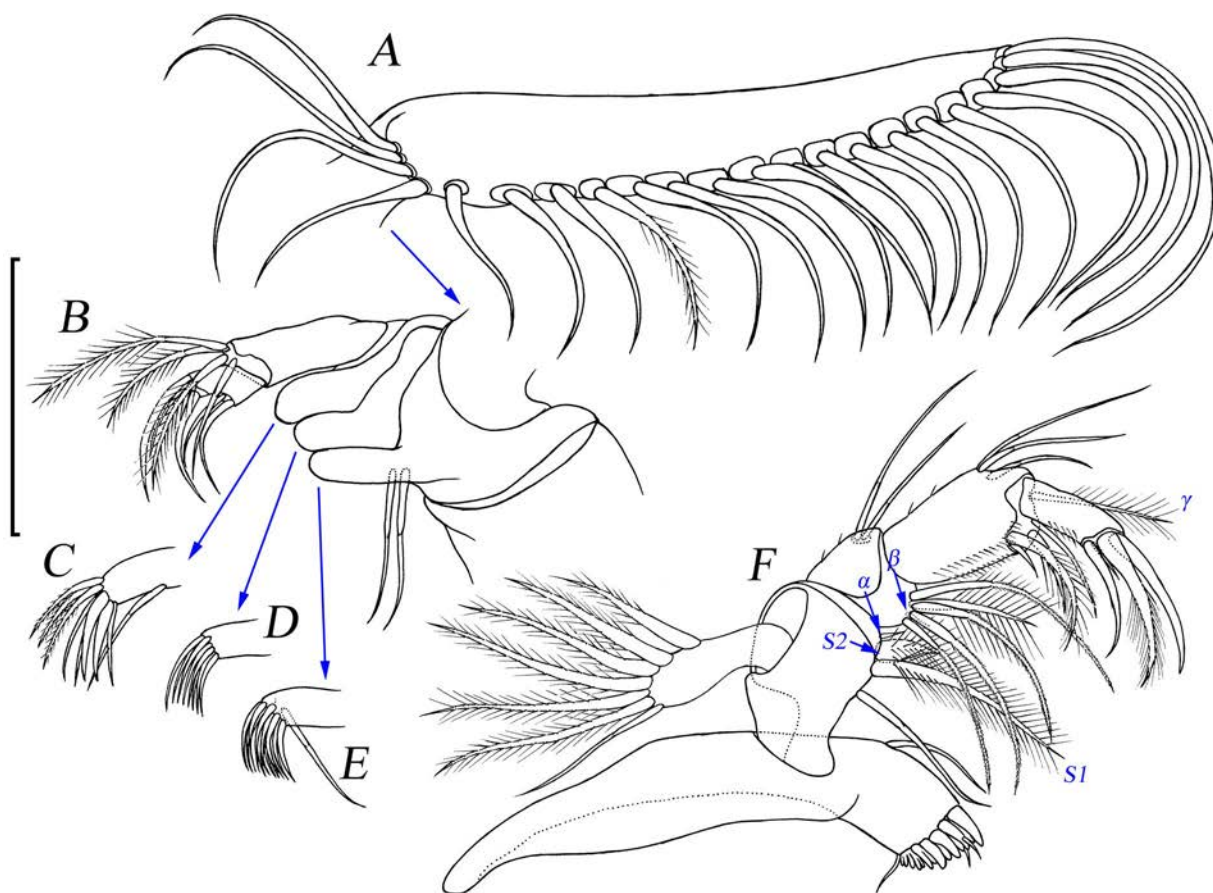
раковины самок в 2–3 раза больше, чем на вентральной стороне (рис. 1*C*, 1*D*, 1*I*, 1*J*). Сенсиллы поверхности створок очень редкие (рис. 3*D*, 3*E*). Структура рельефа наружной поверхности створок включает небольшие гладкие выступающие валики продолговатой формы, между валиками имеются сетчато-соединенные углубления; валики более крупные в центральной и вентральной частях раковины (рис. 3*C*). Степень выраженности валиков

в центре створок неодинакова: на левой створке они более выражены, нежели на правой. Створки живых рачков темно-коричневого цвета, который сохраняется в фиксаторе (формалин и спирт) как минимум на протяжении года. Наибольшая ширина (как с вентральной, так и с дорсальной стороны) приходится на центральную часть раковины (рис. 2*C*, 2*D*).

A1 (рис. 4*A*) семисегментная. Первый сегмент с одной щетинкой. Вторым сегментом с тремя







**Рис. 5.** *Candona fusciorara* Alekseeva et Krivorotkin sp. n., рисунки ротовых конечностей самки: A–E – максилла; на A оперение показано лишь на одной щетинке и типично для всех остальных; на D, E – оперение имеется, но не показано; F – мандибула. Масштаб 100 мкм.

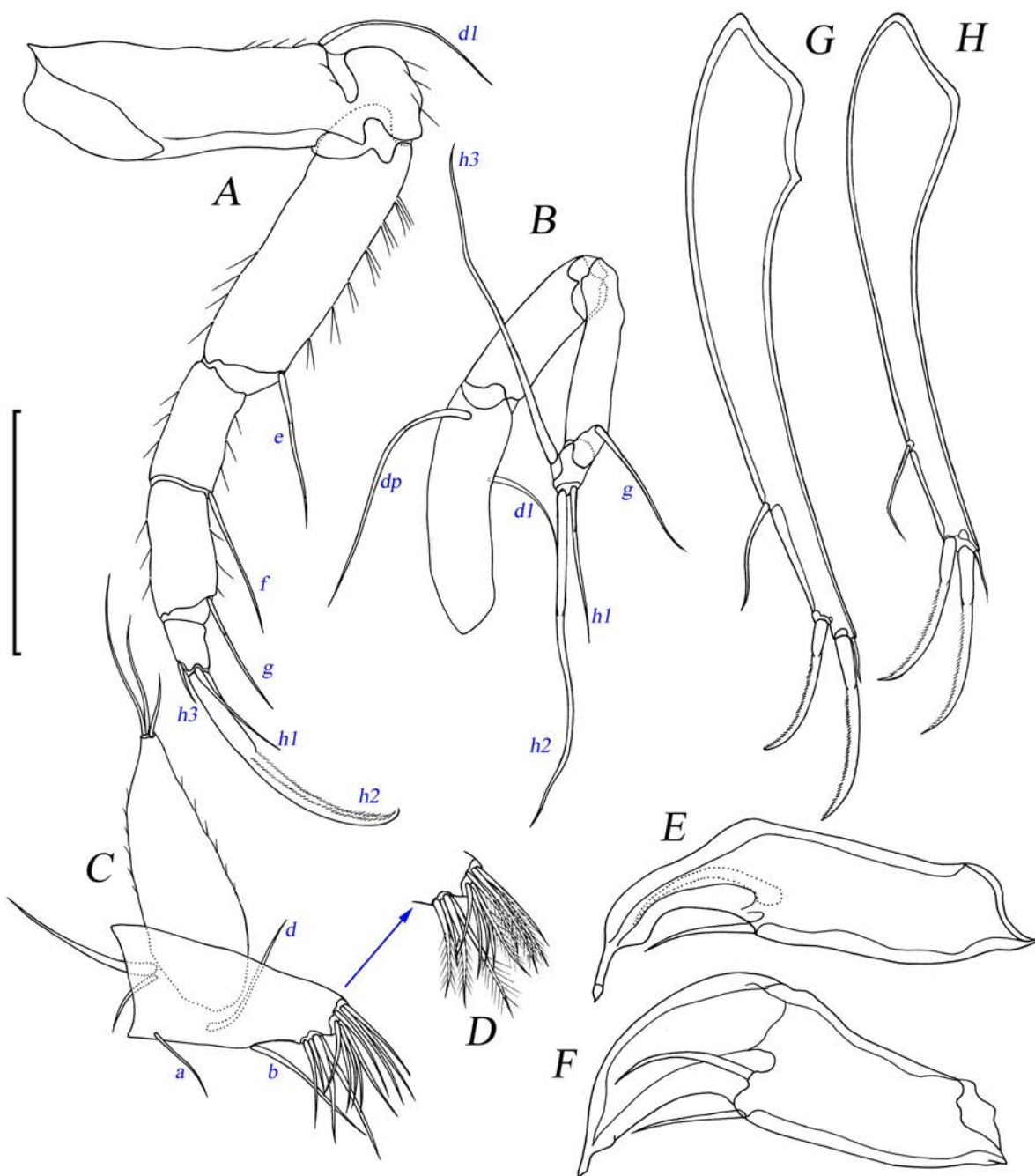
двумя щетинками, одна из которых базально сросшена с палочковидным эстетаском.

**Md** (рис. 5F). Кокса с двумя щетинками, одна из которых в основании гнатобазы. Бронхиальная пластинка с семью щетинками, шесть из которых оперены (терминальная тонкая щетинка без вооружения). Пальпа 4-сегментная. Первый сегмент с четырьмя щетинками: S1 (длинная, перистая), S2 (короткая, паппозная),  $\alpha$  (тонкая и короткая, без вооружения) и проксимальная щетинка. Второй сегмент с шестью задними щетинками ( $\beta$ -щетинка очень маленькая, без вооружения), двумя передними щетинками и двумя рядами волосков на передней стороне. Третий сегмент с четырьмя задне-дистальными щетинками,  $\gamma$ -щетинкой (длинная, оперена), расположенной внутренне-дистально и тремя передними, двумя рядами мелких волосков на передней стороне и двумя рядами мелких волосков, расположенных параллельно друг другу на задней. Дистальный сегмент с тремя когтями (один из них перистый), одной небольшой

щетинкой и двумя рядами мелких волосков на задней стороне.

**Mxl** (рис. 5A–5E). Протопод без вооружения. Первый эндит с 14 щетинками, две из них расположены в основании эндита, 12 на его вершине (две из них оперены). Второй с восемью щетинками, все расположены на вершине (две оперены). Третий эндит с семью щетинками (три оперены) и двумя когтями. Пальпа 2-сегментная, первый сегмент с четырьмя щетинками, три из которых оперены. Дистальный сегмент с двумя когтями и тремя щетинками, одна из которых расположена между когтями, а две – в центре сегмента. Бронхиальная пластинка с 22 оперенными щетинками.

**L5** (рис. 6C, 6D). Протопод с тремя стандартно расположенными щетинками ( $a$ ,  $b$ ,  $d$ ). Эндит с 13 щетинками, собранными в две группы по четыре (три из них оперены) и 9 щетинок (четыре из них оперены). Пальпа с тремя щетинками разного размера и рядами мелких волосков как показано



**Рис. 6.** *Candona fusciorara* Alekseeva et Krivorotkin sp. n., рисунки конечностей самки (A–D, H) и самца (E, F, G): A – L6; B – L7; C, D – L5; E – левая пальпа L5; F – правая пальпа L5; G, H – UR. Масштаб 100 мкм.

на рисунке. Бронхиальная пластинка сильно редуцирована, с двумя щетинками разной длины.

**L6** (рис. 6A) пятиsegmentная. Первые четыре сегмента дистально несут по одной щетинке (*d1*, *e*, *f*, *g*); на первом–четвертом сегментах имеются ряды длинных волосков, как показано на рисунке. Дистальный сегмент с мощным когтем (*h2*) и двумя маленькими щетинками (*h1* и *h3*) разной длины.

**L7** (рис. 6B) четырехsegmentная. Первый сегмент с двумя щетинками, одна из которых расположена с передней стороны (*d1*), вторая – с задней (*dp*); щетинка *d2* отсутствует. Второй сегмент без вооружения. Третий сегмент с одной задне-дистальной щетинкой (*g*). Четвертый сегмент с тремя очень мелкооперенными щетинками (*h1*–*h3*), две из которых (*h2*, *h3*) одинаковой длины, а одна вдвое короче (*h1*).

UR симметричные (рис. 6H), плавно искривлены в проксимальной части. Несут четыре элемента: одну заднюю щетинку, расположенную дистальнее середины конечности, одну короткую передне-дистальную щетинку и два дистальных когтя почти одинаковой длины.

#### С а м е ц.

Раковина латерально широко-треугольная, крупнее, чем у самки; L = 940–995 мкм (в среднем 960 мкм,  $n = 6$ ), наибольшая H = 490–520 мкм (в среднем 510 мкм,  $n = 6$ ) (рис. 1A–1D), расположена на задней границе 2/3 L. Высота раковины постепенно уменьшается к переднему концу от места наибольшей H; задний конец плавно закруглен. Вентральный край слегка вогнут. На задней границе передней трети вентрального края (в передней части вентральной вогнутости) находится небольшое, но хорошо различимое угловатое утолщение (рис. 1E, 1F; 3A, 3B; 14A, 14B). На переднем конце вентральной стороны обеих створок имеются небольшие заметные прозрачные треугольные выступы, образованные расширением внешней каймы створки (рис. 14C). LV на всем протяжении перекрывает RV (рис. 2E, 2F). Внутренняя пластинка сравнительно узкая (рис. 14A, 14B), краевые поровые каналы короткие. С вентральной стороны сенсиллы более разреженные и, как правило, более длинные. Частота расположения сенсилл на переднем конце раковины в 2–3 раза больше, чем на вентральной стороне (рис. 1C, 1D). Различия между самками и самцами в расположении сенсилл, вероятно, связаны с процессами копуляции рачков. Наибольшая ширина (как с вентральной, так и с дорсальной стороны) приходится на центральную часть раковины (рис. 2G, 2H).

Рельеф и цвет раковины, строение A1, Md, Mx1, протопод L5, L6, L7 как у самки.

A2 (рис. 4C–4F). Протопод, экзопод, первый и дистальный эндоподальные сегменты как у самки. Второй эндоподальный сегмент с одной передне-дистальной щетинкой, маленьким задне-дистальным эстетаском ( $y1$ ), четырьмя  $t$ -щетинками ( $t1$ – $t4$ ), две из которых преобразованы в сенсорные щетинки ( $t2$ ,  $t3$ ), расположенные с внутренней стороны, одна ( $t4$ ) с передне-дистальной стороны и одна ( $t1$ ) с задне-дистальной. Третий эндоподальный сегмент вооружен семью элементами: два  $z$ -когтя ( $z1$ ,  $z2$ ) одинаковой длины и тонкая  $z3$ -щетинка, которая вдвое короче  $z1$ - и  $z2$ -когтей, три  $G$ -когтя ( $G1$ – $G3$ ),  $G1$  и  $G3$  одинаковой длины, а  $G2$  вдвое длиннее, маленький дистальный эстетаск ( $y2$ ). Последний сегмент с двумя  $G$ -когтями ( $Gm$  и  $Gm$ ) и двумя щетинками, одна из которых базально сросшена с палочковидным эстетаском ( $y3$ ).

Prehensile palps L5 (рис. 6E, 6F; 16A–16D) несимметричные, мощные, их основная ось плавно изогнута дистальнее плоскости прикрепления двух

щетиннок. Правая пальпа толще и мощнее левой, в самой дистальной части палочковидно вытянута; левая пальпа дистальнее плоскости прикрепления щетинок пальцевидная, в самой дистальной части палочковидно вытянута. Дистальнее щетинок внутренняя поверхность обеих пальп сильно кутикуляризирована, коричневого цвета.

Гемипенис с крупным внешним придатком в форме прямоугольника (рис. 13A).

Орган Ценкера (рис. 13C) с 4+2 рядами длинных шипов, пузырь маленький.

UR (рис. 6G) симметричные, плавно искривлены в проксимальной части, немного длиннее, чем у самки. Несут четыре элемента: одну заднюю щетинку, расположенную дистальнее середины конечности, одну короткую передне-дистальную щетинку и два дистальных когтя почти одинаковой длины.

С р а в н е н и е. По строению раковины особи данного вида наиболее близки к особям *Candona uschunica* Mazzerova 1990. Раковины самцов обоих видов имеют сходную форму (рис. 14A, 14B, 14D, 14E) и сходные размеры (*C. fusciorara*: L = 940–995 мкм, H = 490–520 мкм; *C. uschunica*: L = 850–930 мкм, H = 510–520 мкм). Тип рельефа у сравниваемых видов одинаков, но у особей нового вида он более выражен на левой створке, а у ранее описанного — практически одинаков на обеих створках. Створки самцов обоих видов обладают небольшими прозрачными треугольными выступами, образованными расширением внешней каймы на переднем конце вентрального края, но у самцов нового вида этот выступ значительно менее развит (рис. 14C, 14F). Остальная часть вентрального края створки самцов *C. uschunica* такая же, как у самки. В отличие от *C. uschunica*, у самцов *C. fusciorara*, помимо треугольных выступов внешней каймы, на вентральной поверхности в передней части вентральной вогнутости имеется небольшое мощное угловатое утолщение (на задней границе передней 1/3 вентрального края), что хорошо заметно на световом микроскопе (рис. 1E, 1F; 14A, 14B). Раковины самок также различаются (рис. 15A–15D). У самок *C. fusciorara* высота дорсального края плавно уменьшается к переднему концу от места наибольшей H; задний конец плавно закруглен (у обеих створок). У самок *C. uschunica* высота дорсального края также плавно уменьшается к переднему концу от места наибольшей H, но затем резко обрывается на RV под углом около 90° относительно вентрального края и плавно закругляется на LV; т.е. створки самок *C. fusciorara* симметричны на каудальном крае, а у *C. uschunica* они разные. Самки *C. fusciorara* (L = 850–945 мкм, H = 440–500 мкм) в среднем немного крупнее самок *C. uschunica* (L = 780–830 мкм, H = 440–500 мкм). На седьмом сегменте A1 у *C. fusciorara* находятся две щетинки и эстетаск



(рис. 4A), а у *C. ushunica* имеется дополнительная щетинка (рис. 11A). Все сегменты A1 у нового вида немного тоньше, чем у ранее описанного, но отношение длины дистального сегмента к длинам эстетаска и самой длинной щетинки одинаково. Самая длинная щетинка экзоподита A2 у нового вида отчетливо оперена, а у *C. ushunica* — без оперения (или очень мелко оперена). Второй эндоподальный сегмент A2 самцов *C. ushunica* имеет значительно более толстые округлые утолщения на сенсорных щетинках ( $t_2$ ,  $t_3$ ) (рис. 11D), чем у *C. fusciorara* (рис. 4D). На третьем сегменте пальпы мандибул *C. fusciorara* с передней и задней сторон есть ряды волосков, на четвертом — только с задней стороны, а у *C. ushunica* эти же сегменты не имеют волосков. Оперение щетинок на первом сегменте пальпы максилл у нового вида значительно длиннее, чем у ранее описанного. Пальпа L5 самок *C. fusciorara* имеет ряды волосков, а у *C. ushunica* они отсутствуют. Самцы обоих видов различаются строением пальп L5 (рис. 16A–16F). Правая пальпа самцов *C. fusciorara* значительно менее изогнута, более мощная и короткая, чем у *C. ushunica*. Левая пальпа самцов *C. fusciorara* также мощная, дистальнее щетинок она резко становится более узкой и пальцевидной, а в самой дистальной части ее ширина снова резко уменьшается. У самцов *C. ushunica* левая пальпа более тонкая, дистальнее щетинок она плавно вытянута, ее толщина равномерно уменьшается к дистальному концу. Внешний придаток гемипениса (рис. 13A, 13B) имеет прямоугольную форму у нового вида и треугольную — у ранее описанного. Органы Ценкера обоих видов сходны (рис. 13C, 13D), различия в выраженности мускулатуры связаны с длительной фиксацией особей *C. ushunica*. Небольшие различия имеются и в степени изогнутости основной оси UR самок и самцов нового и ранее описанного вида.

Среди описанных ранее байкальских видов рода *Candona* только четыре имеют коричневую окраску: *Candona wasilievae* Mazepova 1984, *C. deltoides* Mazepova 1990, *C. ushunica* и *C. korjakovi* Mazepova 1982; только *C. ushunica* обладает сходной с *C. fusciorara* морфологией раковины.

**Распространение.** Эндемик оз. Байкал, обнаружен на мелководье острова Большой Ушканий, в бухте Северная (глубина 1.5 м); в Средней котловине на мелководье напротив мыса Елохин (глубина 1.5 м). Обитает на песчаном и каменистом грунте.

**Этимология.** Название вида состоит из двух слов: “fuscus” — “коричнево-бурый” и “rara” — “редкая”; название подчеркивает редкость вида и окраску его раковины, а также редкость подобной окраски среди байкальских видов рода.

В монографии Г.Ф. Мазеповой (1990) и более ранних работах с описаниями новых видов

остракод Байкала (Бронштейн, 1930, 1947; Мазепова, 1982, 1984) типовые серии не выделялись, а типовые местонахождения не указывались. Позднее, в 2001 г., Галина Федотовна указала типовой материал и типовые местонахождения (Мазепова, 2001) для большинства видов, описанных З.С. Бронштейном и ею лично. Были опубликованы списки типовых серий, состоящие только из паратипов (например, для *C. ushunica*) (Мазепова, 2001: стр. 522), только из синтипов (например, *Candona birsteini* Mazepova 1990) (Мазепова, 2001: стр. 519) либо паратипов и синтипов одновременно (например, *Cytherissa latiundata* Mazepova 1985) (Мазепова, 2001: стр. 547).

Для валидного разрешения номенклатурных сложностей мы были вынуждены обратиться к члену международной комиссии МКЗН, доктору Марку Грайгеру (Ph.D., Mark J. Grygier; National Museum of Marine Biology & Aquarium, Taiwan) за помощью. Согласно его рекомендациям, в соответствии с требованиями Кодекса, все обозначенные Г.Ф. Мазеповой паратипы логично рассматривать в качестве синтипов (статья 73.2), из их числа должен быть выбран лектотип (статья 74.1), а остальные особи должны быть обозначены как паралектотипы (статья 74.1.3). С обозначенными в 2001 г. “синтипами” ситуация в каждом конкретном случае может складываться по-разному. Например, для вида *Pseudocandona bispinosa* (Bronstein 1930) (описанного в 1930 г.) “синтипы” были обозначены в 2001 г. Обозначенные “синтипы” фактически не могут являться синтипами (т.е. относиться к особям, по которым З.С. Бронштейн описывал вид в 1930 г.), поскольку эти “синтипы” (согласно этикетке) были собраны только в 1968 г. Таким образом, типовые серии *P. bispinosa* утеряны, а обозначенные в 2001 г. “синтипы” являются просто особями, принадлежащими к этому виду; из их числа может быть выделен неотип. Поскольку типовые местонахождения конкретно не обозначены в первоописании, то, согласно Кодексу, последовательность действий должна быть следующей: если синтипы происходят из одного и более мест, то типовым местонахождением является совокупность мест находок этих синтипов (статья 73.2.3). Но после обозначения лектотипа типовым местонахождением становится то место, в котором обнаружен лектотип (статья 76.2). Таким образом, в случае вида *C. ushunica*, для которого мы обозначаем лектотип (см. ниже), типовым местонахождением (согласно этикетке) является бухта Ушун, расположенная в проливе Ольхонские ворота, близ пролива Малое море, оз. Байкал.

Ниже мы приводим иллюстрированное переописание *Candona ushunica* Mazepova 1990. Нами были исследованы синтипы вида, хранящиеся

в лаборатории биологии водных беспозвоночных Лимнологического института СО РАН. Согласно каталогу видовой коллекции (Мазепова, 2001), в пробирке № 34 (Cand. — 34) должны были находиться 33 особи: 12 самок и 21 самец. Данные на этикетке внутри пробирки отличались от представленных в каталоге, было указано следующее: “36. *Candona uschunica* Maz. из пробы № 295; паратипы: 7 самок, 5 самцов (мелкие); 5 самок, 10 самцов (крупные)” (т.е. 27 особей, согласно этикетке). В самой пробирке находились только 19 особей: 7 самок и 12 самцов, соответствующих виду *C. uschunica* по всем морфологическим признакам. Что означают пометки “мелкие” и “крупные” особи на этикетке — не установлено; все особи из пробирки имели одинаковые размеры и строение раковин. Местонахождение остальных синтипов (14 согласно каталогу или 8 согласно этикетке) не установлено, вероятнее всего они утеряны. Номер пробирки в каталоге не соответствует номеру пробирки, указанному на этикетке. По каталогу *C. uschunica* должна была находиться в пробирке № 34, а по факту обнаружена в пробирке № 36. В пробирке № 34 находятся типовые особи вида *C. deltoides*, которые имеют совершенно иную форму раковины. Подобный “сбой” на несколько номеров в каталожной и фактической нумерации в коллекции был нами обнаружен и для видов других родов.

***Candona uschunica* Mazepova 1990**

(рис. 7–16)

**Материал.** Исследовано 33 особи: 15 ♀♀ и 18 ♂♂. К типовому материалу принадлежат 19 особей: 7 ♀♀ и 12 ♂♂. Дополнительный материал: 14 особей: 8 ♀♀ и 6 ♂♂. Все остракоды собраны в оз. Байкал, пролив Малое Море, пролив Ольхонские ворота, мелководье бухты Ушун, 6 июня 1970 г., глубина 1–5 м, проба № 295 из коллекции таксоценозов Г.Ф. Мазеповой.

**Типовой материал:** Лектотип № O1 (♀) и Паралектотип № 1 (♂): dwm № O1–060670. Паралектотипы № 2, 3 (♀♀), 4–8 (♂♂): dwm № O2–060670. Паралектотипы № 9, 10 (♀♀), 11–14 (♂♂): dwm № O3–060670. Паралектотип № 15 (♂): wm № O4–060670. Паралектотип № 16 (♂): wm № O5–060670. Паралектотип № 17 (♀): wm № O6–060670. Паралектотип № 18 (♀): wm № O7–060670.

**Дополнительный материал:** 8 ♀♀, 6 ♂♂: swm № II25.

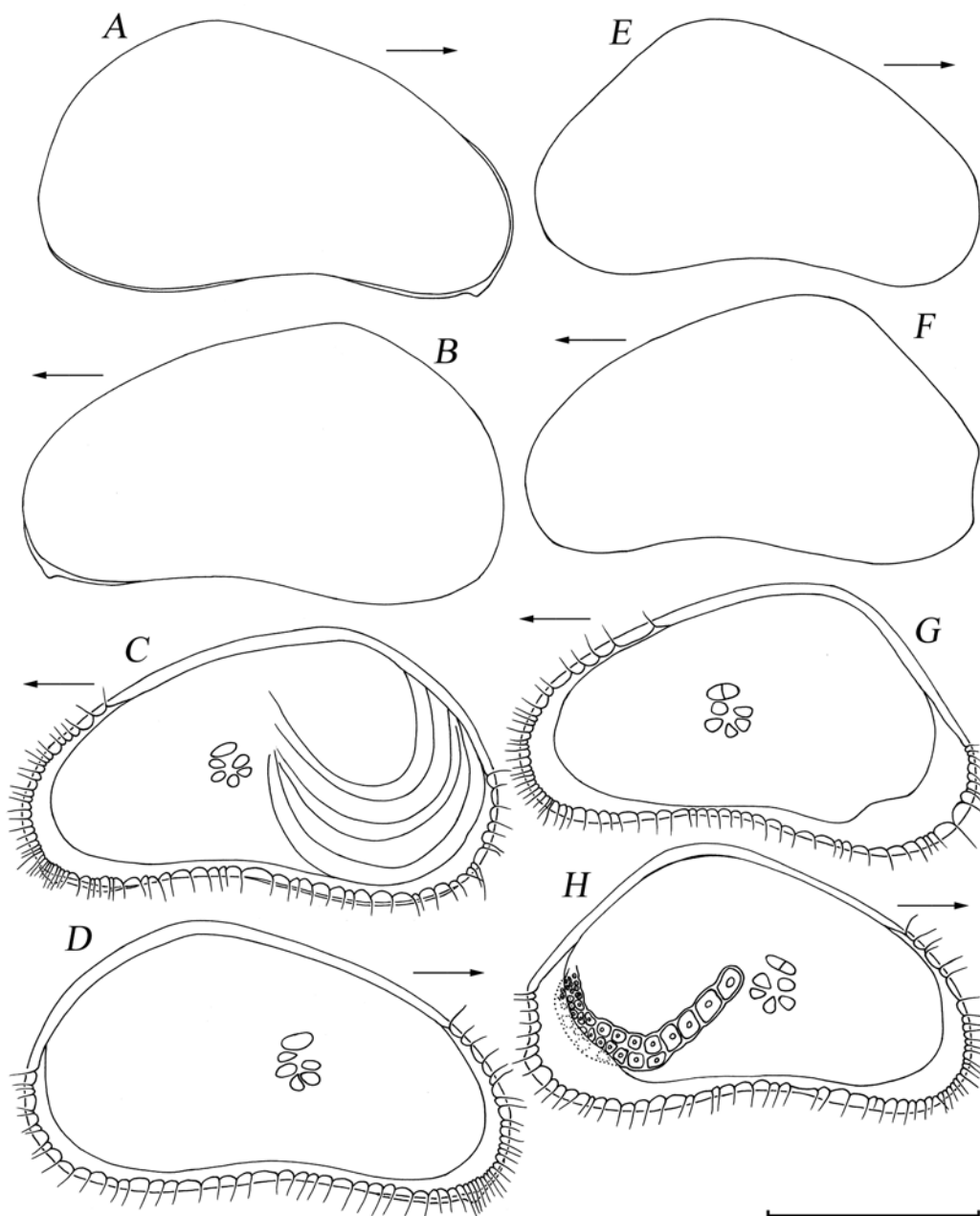
**Типовое местонахождение.** Оз. Байкал, пролив Малое Море, пролив Ольхонские ворота, мелководье бухты Ушун.

**Описание.** Самка.

**Раковина** латерально широко-треугольная; L = 780–830 мкм (в среднем 795 мкм,  $n = 5$ ), наибольшая H = 440–500 мкм (в среднем 465 мкм,  $n = 5$ ), расположена на задней границе 2/3 L. Высота раковины плавно уменьшается к переднему концу от места наибольшей H. К заднему концу высота спинного края равномерно уменьшается, а затем плавно закругляется на LV (рис. 7E) или резко обрывается на RV (под углом около 90° относительно вентрального края) (рис. 7F; 10C, 10D). LV перекрывает RV на дорсальном, вентральном и фронтальном краях (рис. 9A); на каудальном крае RV едва заметно перекрывает LV (рис. 9B; 10B, 10C). Вентральный край плавно вогнут (рис. 15C, 15D). Внутренняя пластинка небольшая (рис. 7G, 7H; 9E, 9F), имеет неровный край, в задней части пластинка немного выпирает во внутреннюю часть створок (рис. 7G, 7H), сенсиллы краевой порово-канальной зоны частые, многочисленные. Сенсиллы поверхности створок редкие. Структура рельефа наружной поверхности створок включает небольшие гладкие выступающие продолговатые валики, между валиками имеются сетчато-соединенные углубления; валики более крупные в центральной и вентральной части раковины (рис. 9A, 9B). Створки живых рачков темно-коричневого цвета, который сохраняется в фиксаторе (спирт) на протяжении по меньшей мере 54 лет. Наибольшая ширина (как с вентральной, так и с дорсальной стороны) приходится на центральную часть раковины (рис. 9C, 9D).

**A1** (рис. 11A) семисегментная. Первый сегмент с одной щетинкой. Второй сегмент с тремя щетинками. Третий сегмент с одной щетинкой. Четвертый сегмент с двумя щетинками. Пятый сегмент с двумя щетинками. Шестой сегмент с четырьмя щетинками. Седьмой сегмент с тремя щетинками и палочковидным эстетаском.

**A2** (рис. 11B) пятисегментная. Коксальный сегмент с тремя щетинками, одна из которых расположена на самом сегменте, две — между коксальным и базальным сегментами (одна из них длинноперистая). Базальный сегмент с одной вентрально-дистальной щетинкой. Экзоподит с тремя щетинками (самая длинная из которых очень мелко оперена). Эндоподит трехсегментный. Первый эндоподальный сегмент с задне-медиальным эстетаском (Y) и двумя плавательными щетинками, расположенными с задне-дистальной стороны сегмента. Второй эндоподальный сегмент с одной вентрально-медиальной щетинкой, очень маленьким дорсально-медиальным эстетаском (y1), тремя  $t$ -щетинками ( $t1-t3$ ) разной длины, тремя  $z$ -щетинками ( $z1-z3$ ) одинаковой длины и тремя  $G$ -коготями ( $G1-G3$ ) одинаковой длины и маленьким дистальным эстетаском. Последний сегмент с двумя



**Рис. 7.** *Candona uschunica* Mazepova 1990, схематичные рисунки створок самца (A–D) и самки (E–H) латерально; A, E – RV, внешняя сторона; B, F – LV, внешняя сторона; C, G – RV, внутренняя сторона; D, H – LV, внутренняя сторона. На A–H стрелками показан передний конец тела. Масштаб 400 мкм.

G-когтями (*GM* и *Gm*) разной длины, с двумя щетинками, одна из которых базально сросшена с палочковидным эстетаском.

**Md** (рис. 12H). Кокса с двумя щетинками, одна из которых в основании гнатобазы. Бронхиальная пластинка с семью щетинками, шесть из которых оперены (терминальная тонкая щетинка без вооружения). Пальпа 4-сегментная. Первый сегмент

с четырьмя щетинками: *S1* (длинная, перистая), *S2* (короткая, паппозная),  $\alpha$  (тонкая, короткая и без вооружения) и проксимальная щетинка. Второй сегмент с шестью задними щетинками ( $\beta$ -щетинка очень маленькая, без вооружения), двумя передними щетинками и двумя рядами волосков на передней стороне. Третий сегмент с четырьмя задне-дистальными щетинками,  $\gamma$ -щетинка (крупная,

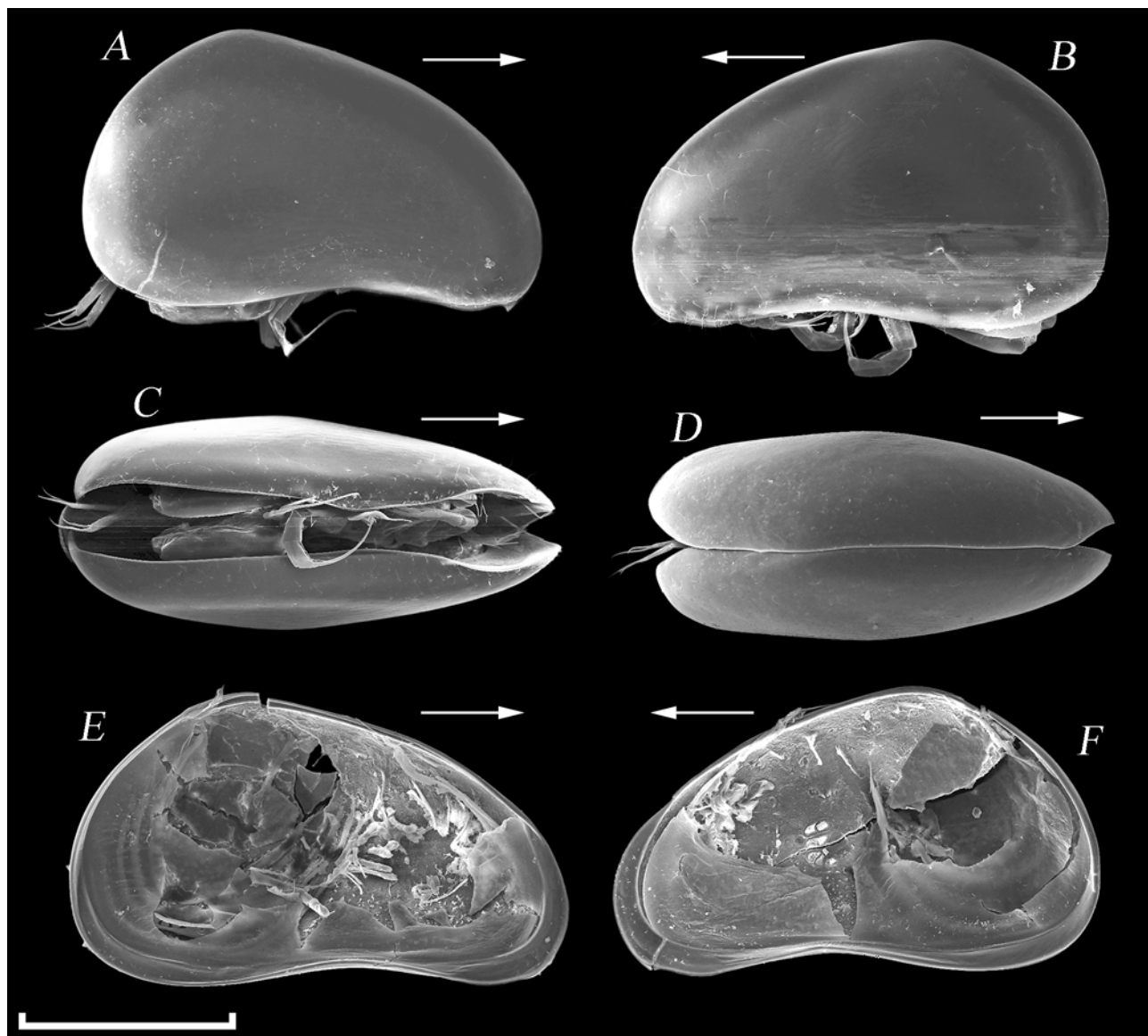


Рис. 8. *Candona uschunica* Mazepova 1990, СЭМ-фотографии раковины (A–D) и створок (E, F) самца: A, B – латерально; C – вентрально; D – дорсально; E – LV, внутренняя сторона; F – RV, внутренняя сторона; стрелками показан передний конец тела. На A–F стрелками показан передний конец тела. Масштаб 400 мкм.

мелко оперена), расположена внутренне-дистально и тремя передними. Дистальный сегмент с тремя когтями (один из них перистый).

**МхI.** Протопод, первый–третий эндиты и бронхиальная пластинка как у *C. fusciorara*. Пальпа 2-сегментная, первый сегмент с четырьмя щетинками, три из которых очень мелко оперены (рис. 12I). Дистальный сегмент с двумя когтями и тремя щетинками, расположенными в центре сегмента.

**Л5.** Протопод, бронхиальная пластинка и эндит как у *C. fusciorara*. Пальпа с тремя щетинками (рис. 12C).

**Л6** (рис. 12A) пятисегментная. Первые четыре сегмента дистально несут по одной щетинке (*d1*, *e*, *f*, *g*); на первом–четвертом сегментах имеются ряды длинных волосков как на рисунке. Дистальный сегмент с мощным когтем (*h2*) и двумя маленькими щетинками (*h1* и *h3*) разной длины.

**Л7** (рис. 12B) четырехсегментная. Первый сегмент с двумя щетинками, одна из которых расположена с передней стороны (*d1*), вторая – с задней (*dp*); щетинка *d2* отсутствует. Второй сегмент голый. Третий сегмент с одной задне-дистальной щетинкой (*g*). Четвертый сегмент с тремя очень

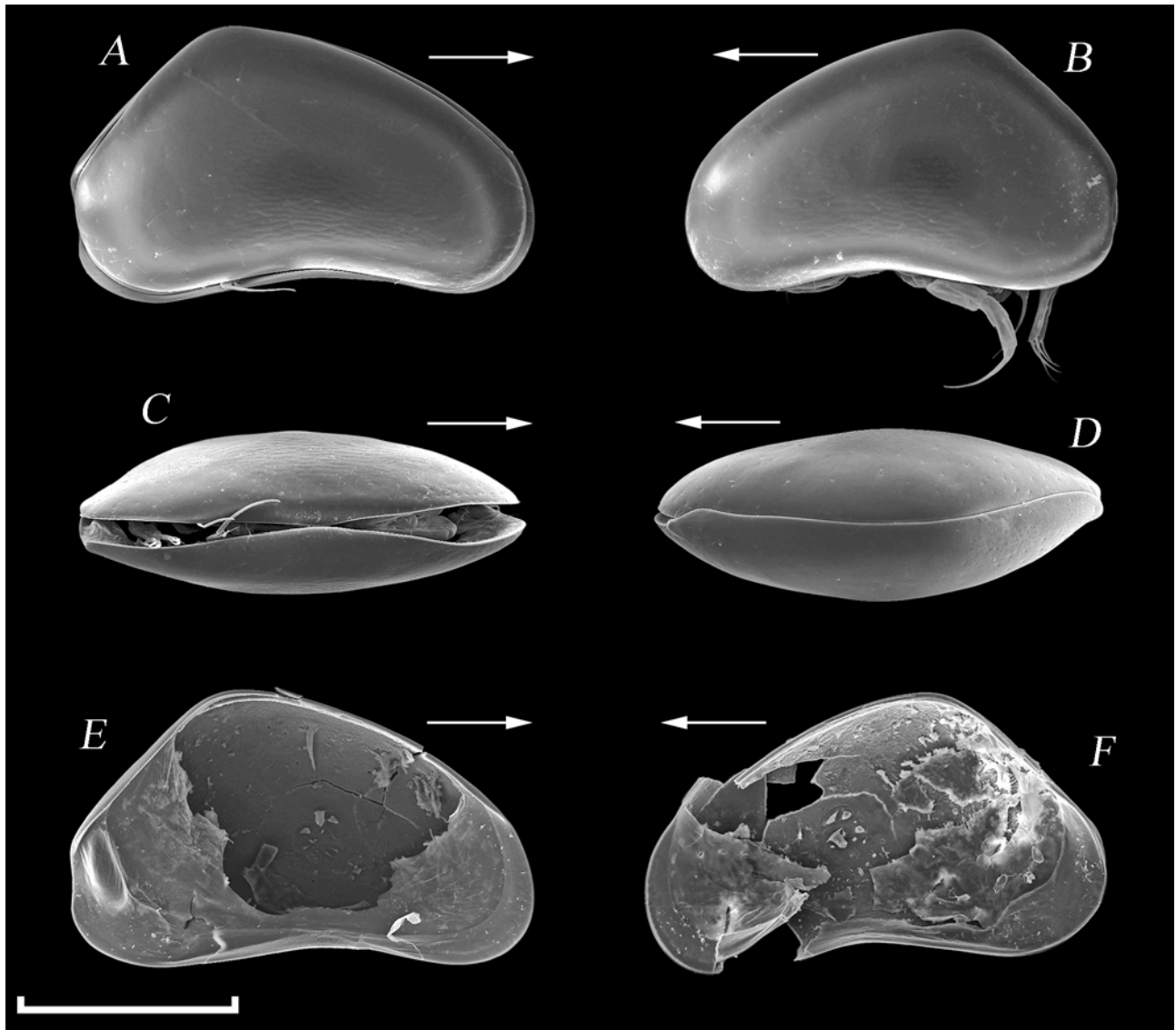


Рис. 9. *Candona uschunica* Mazepova 1990, СЭМ-фотографии раковины (A–D) и створок (E, F) самки: A, B – латерально; C – вентрально; D – дорсально; E – LV, внутренняя сторона; F – RV, внутренняя сторона. На A–F стрелками показан передний конец тела. Масштаб 400 мкм.

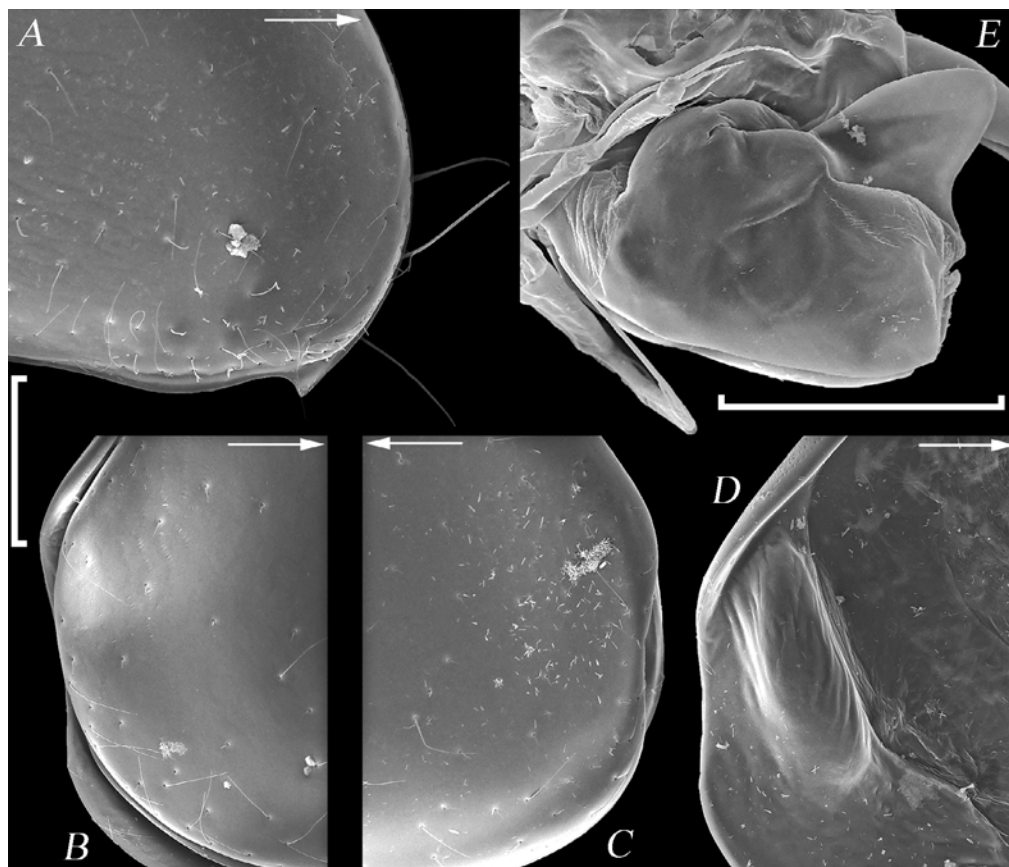
мелкооперенными щетинками, две из которых (*h2*, *h3*) одинаковой длины, а третья (*h1*) – вдвое короче.

**UR** (рис. 12E). Ветви симметричные, плавно искривлены только в самой проксимальной части. Несут четыре элемента: одну заднюю щетинку, расположенную дистальнее середины ветви, одну короткую передне-дистальную щетинку и два дистальных когтя почти одинаковой длины.

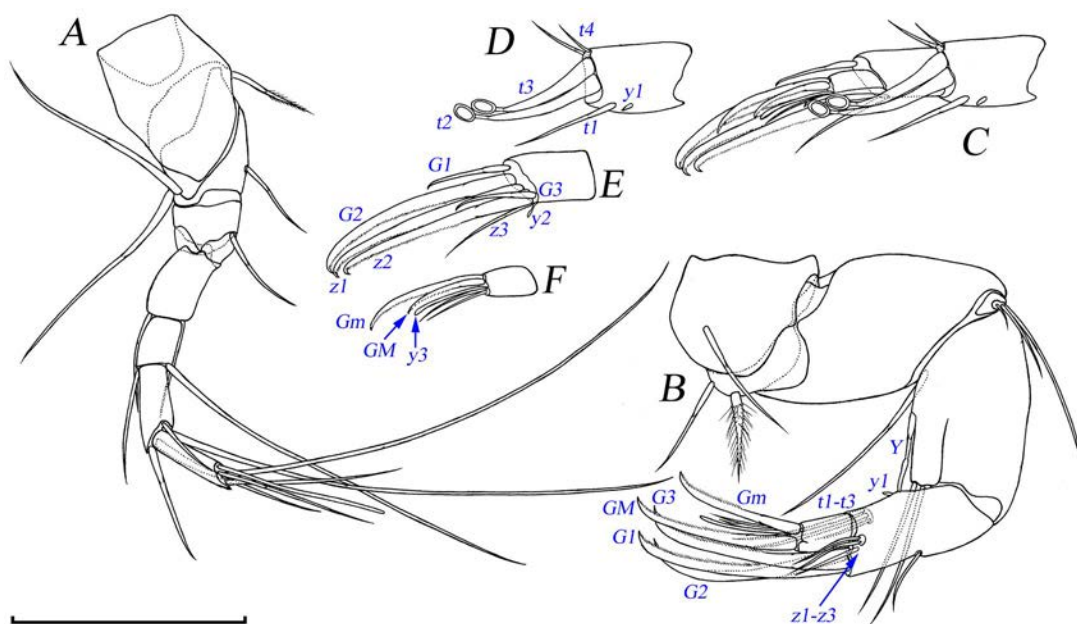
**Самец.**

**Раковина** латерально широко-треугольная, немного крупнее, чем у самки; L = 850–930 мкм (в среднем 880 мкм, *n* = 5), наибольшая H = 510–520 мкм (в среднем 515 мкм, *n* = 5), расположена на задней границе 2/3 L. Высота спинного края плавно

уменьшается к переднему концу от места наибольшей H; задний конец круто закруглен (рис. 7A, 7B). LV на всем протяжении едва заметно перекрывает RV (рис. 8A, 8B), створки практически одинаковы. Вентральный край слегка вогнут (рис. 14D, 14E). На переднем конце вентральной стороны обеих створок имеются крупные прозрачные треугольные выступы (рис. 10A; 14F), образованные расширением внешней каймы створки. Внутренняя пластинка небольшая (рис. 7C, 7D; 8E, 8F), краевые поровые каналы короткие. Сенсиллы в центре створок редкие. Наибольшая ширина (как с вентральной, так и с дорсальной стороны) находится немного позади центральной части

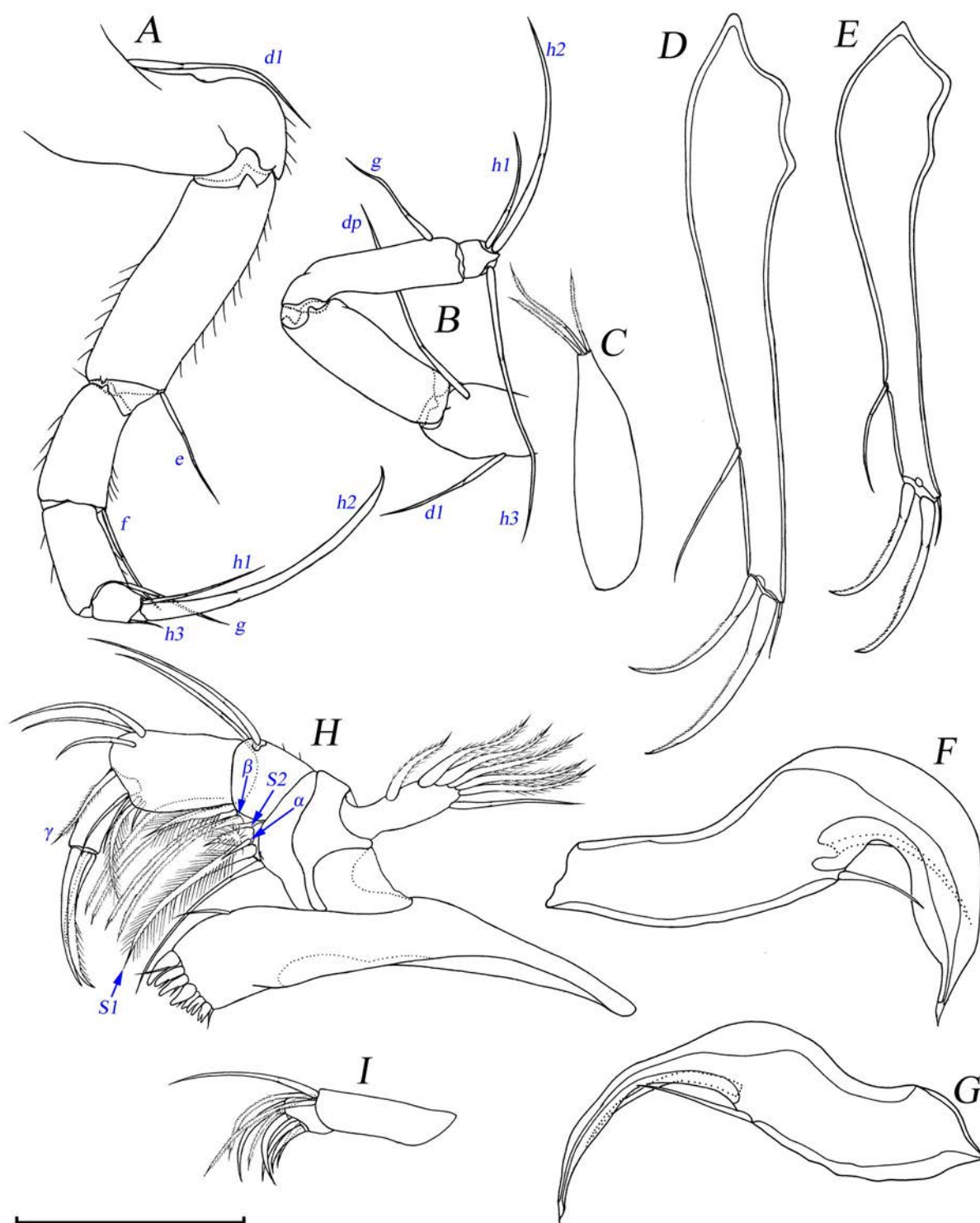


**Рис. 10.** *Candona uschunica* Mazerova 1990, СЭМ-фотографии некоторых морфологических структур самки (*B–D*) и самца (*A, E*): *A* – передний конец раковины с треугольным выступом (расширением внешней каймы), латерально; *B, C* – каудальный конец раковины, латерально; *D* – каудальный конец RV с внутренней стороны; *E* – гемипенис. На *A–D* стрелками показан передний конец тела. Масштаб 100 мкм.

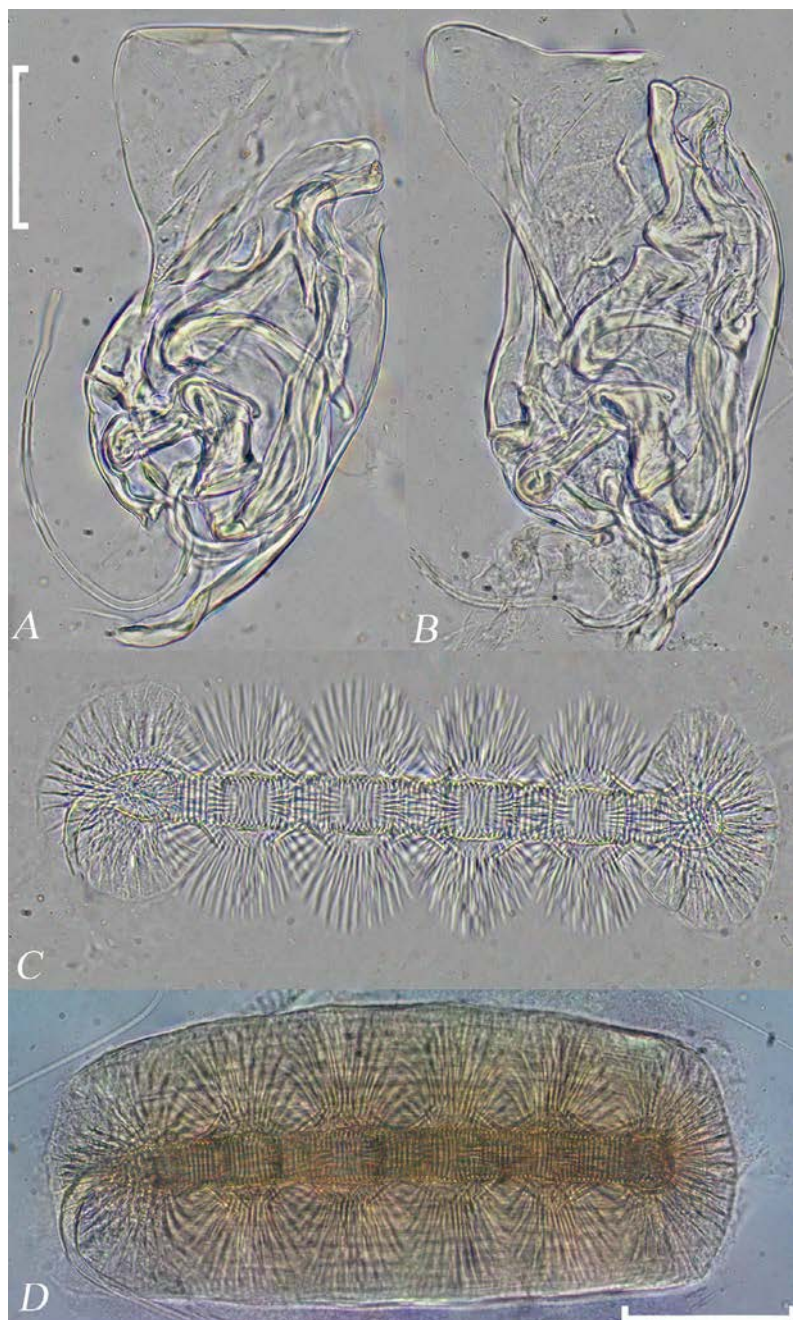


**Рис. 11.** *Candona uschunica* Mazerova 1990, рисунки конечностей: *A* – A1; *B* – A2 самки, внешняя сторона; *C–F* – дистальные сегменты A2 самца, внутренняя сторона. Масштаб 100 мкм.





**Рис. 12.** *Candona uschunica* Mazepova 1990, рисунки конечностей самки (A–C, E, H, I) и самца (D, F, G): A – L6; B – L7; C – пальпа L5 самки; F – правая пальпа L5 самца; G – левая пальпа L5 самца; D, E – UR; H – мандибула; I – пальпа максиллулы. Масштаб 100 мкм.



**Рис. 13.** Микрофотографии органов мужской половой системы *Candona fusciorara* Alekseeva et Krivorotkin sp. n. (A, C) и *Candona uschunica* Mazepova 1990 (B, D): A, B – гемипенис; C, D – орган Ценкера. Масштаб 100 мкм.

раковины (рис. 8C, 8D). Рельеф как у самки, но менее выражен.

Цвет раковины, A1, Md, Mx1, протопод L5, L6, L7 как у самки.

A2 (рис. 11C–11F). Протопод, экзопод, первый и дистальный эндоподальные сегменты как у самки. Второй эндоподальный сегмент с одной передне-дистальной щетинкой, маленьким задне-дистальным эстетаском (*y1*),

четырьмя *t*-щетинками (*t1*–*t4*), две из которых преобразованы в сенсорные щетинки (*t2*, *t3*), расположенные с внутренней стороны, одна (*t4*) с передне-дистальной стороны и одна (*t1*) с задне-дистальной. Третий эндоподальный сегмент вооружен семью элементами: два *z*-когтя (*z1*, *z2*) одинаковой длины и тонкая *z3*-щетинка, которая вдвое короче *z1*- и *z2*-когтей, три *G*-когтя (*G1*–*G3*), *G1* и *G3* одинаковой длины, а *G2* вдвое длиннее,





**Рис. 14.** Микрофотографии створок самцов *Candona fusciorara* Alekseeva et Krivorotkin sp. n. (A–C) и *Candona uschunica* Mазерова 1990 (D–F) с внешней стороны: A, D – RV; B, E – LV; C, F – треугольный выступ, сформированный расширением внешней каймы RV. На A–F стрелками показан передний конец тела. Масштаб, мкм: A, B, D, E – 500; C, F – 100.

маленький дистальный эстетаск ( $y_2$ ). Последний сегмент с двумя *G*-когтями (*GM* и *Gm*) и двумя щетинками, одна из которых базально сросшена с палочковидным эстетаском ( $y_3$ ).

**Prehensile palps L5** (рис. 12F, 12G; 16E, 16F) несимметричные, их основная ось дистальнее плоскости прикрепления двух щетинок изогнута по-разному (правая – резко, левая – плавно). Правая пальпа толще и мощнее левой, крючковидная, в самой дистальной части палочковидно вытянута. Толщина левой пальпы плавно уменьшается от плоскости расположения щетинок.

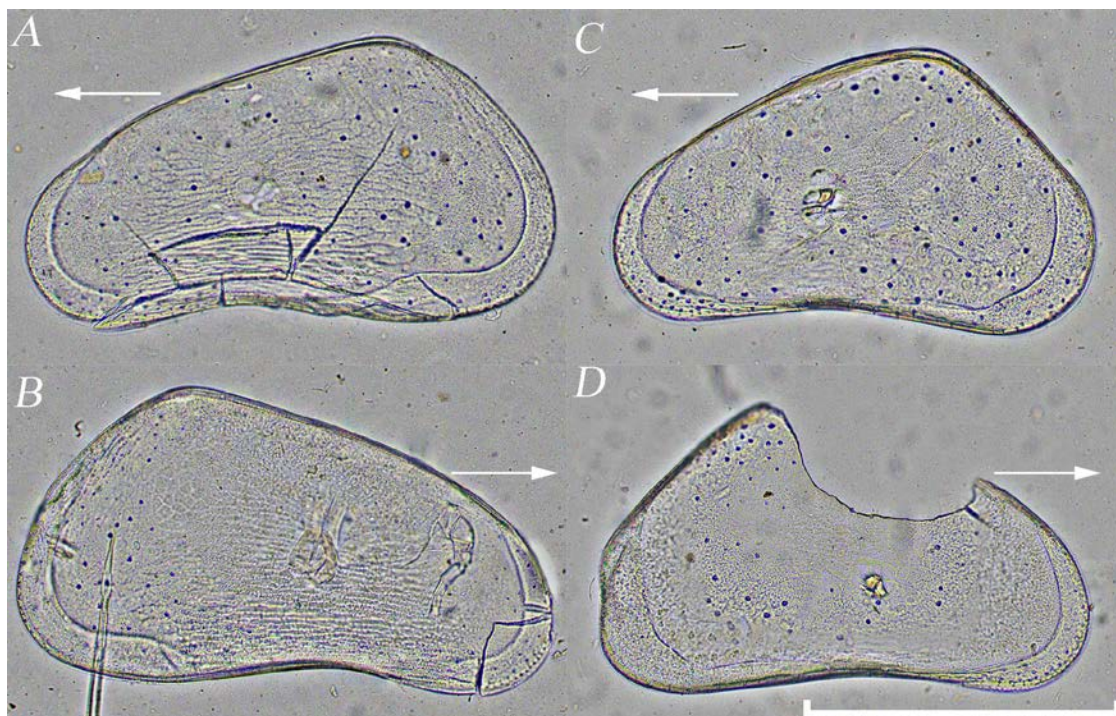
**Гемипенис** с крупным придатком в форме треугольника со сглаженной вершиной (рис. 10E; 13B).

**Орган Ценкера** с 4+2 рядами длинных шипов, пузырь маленький (рис. 13D).

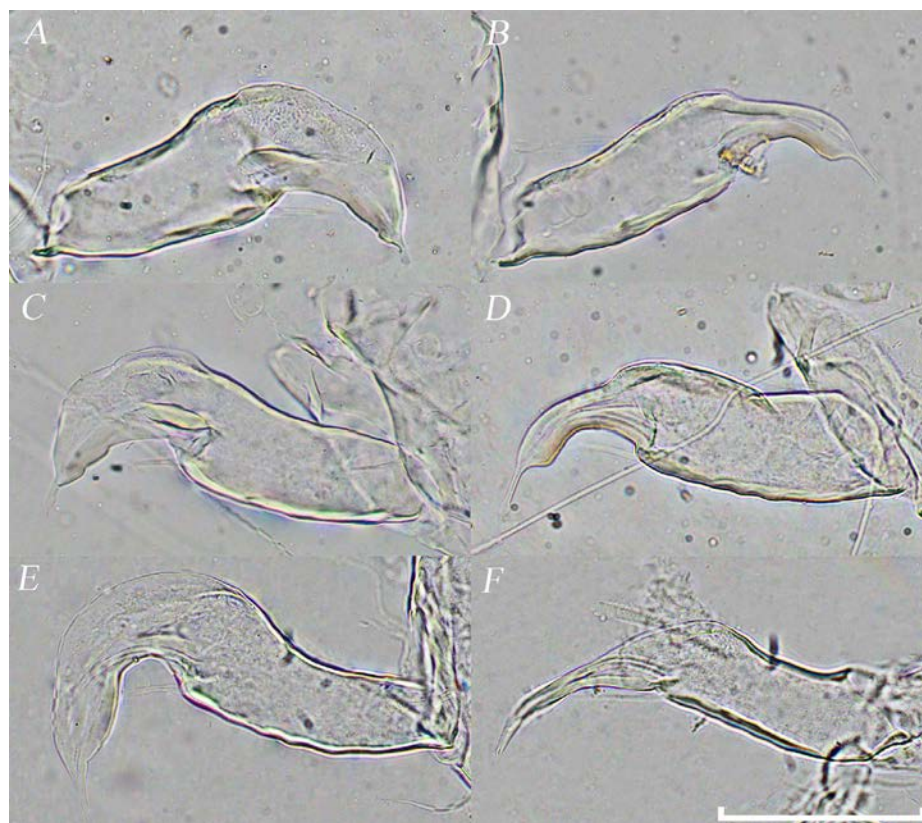
**UR** (рис. 12D) симметричные, плавно искривлены в проксимальной части, немного длиннее, чем у самки. Несут четыре элемента: одну заднюю щетинку, расположенную дистальнее середины конечности, одну короткую передне-дистальную щетинку и два дистальных когтя почти одинаковой длины.

**Сравнение.** Форма раковины самки *C. uschunica* весьма специфична: каудальный край правой створки полукруглый, левой створки

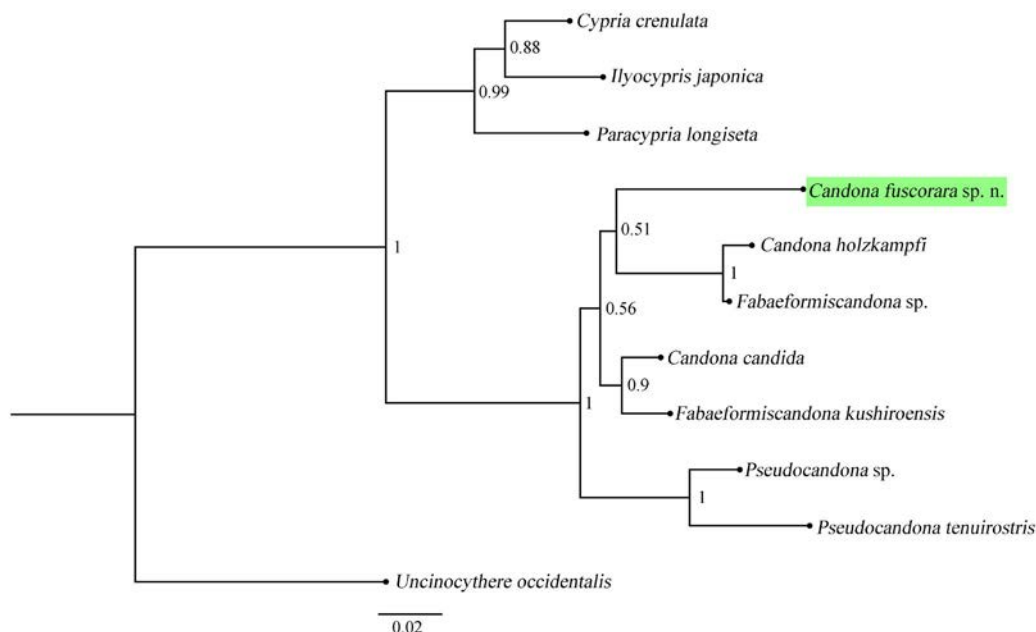




**Рис. 15.** Микрофотографии створок самок *Candona fuscorara* Alekseeva et Krivorotkin sp. n. (A, B) и *Candona uschunica* Mazonova 1990 (C, D) с внешней стороны: A, C—LV; B, D—RV. На A—D стрелками показан передний конец тела. Масштаб 500 мкм.



**Рис. 16.** Микрофотографии хватательных сегментов L5 самцов *Candona fuscorara* Alekseeva et Krivorotkin sp. n. (A—D) и *Candona uschunica* Mazonova 1990 (E, F): A, D, F—с внешней стороны; C, D, E—с внутренней стороны. Масштаб 100 мкм.



**Рис. 17.** Филогенетическое положение *Candona fusciorara* Alekseeva et Krivorotkin sp. n. (выделен зеленым) на схеме, реконструированной по гену 18S рРНК (MrBayes. 3.2.7). В узлах ветвления показаны значения апостериорной вероятности. Шкала демонстрирует генетические расстояния.

прямоугольный. Самки других байкальских видов таких выраженных различий не имеют.

Отдаленно сходная морфология створок отмечена у самок только двух видов: *Candona birsteini* Mazerova 1990 (Мазепова, 1990: стр. 98: рис. 31д) и *Candona prava* Mazerova 1984 (Мазепова, 1990: стр. 104: рис. 34а). Прямоугольный край у самок всех трех видов характерен для левой створки. В отличие от *C. birsteini*, самки *C. prava* обладают сходной с *C. uschunica* формой раковины. Главные различия между самками этих видов (согласно имеющимся первоописаниям) заключаются в разных размерах раковин (у *C. prava* — L = 650 мкм, H = 325 мкм и у *C. uschunica* — L = 780–830 мкм, H = 440–500 мкм) и в расположении наибольшей H относительно L тела (у *C. prava* в середине L, у *C. uschunica* на задней границе 2/3 L). Самцы *C. prava* и *C. uschunica* имеют разные форму и размеры раковин, хорошо различаются строением хватательных сегментов L5 и копулятивного органа.

**Распространение.** Эндемик оз. Байкал, обнаружен вдоль внешней стороны острова Ольхон от бухты Ушун (пролив Ольхонские ворота) до мыса Хобой (северная часть острова) (глубина 1.5–50 м) и на прибрежной платформе у Ушканьих островов (Мазепова, 1990).

Для нового вида была получена последовательность гена 18S рРНК длиной 887 пн; после выравнивания длина составила 868 пн. Из известных последовательностей 18S рРНК самой близкой

к *C. fusciorara* sp. n. по количеству мутаций оказалась последовательность *C. candida* (отличия: 32 транзиции, 21 трансверсия, четыре делеции, одна вставка). Число замен в остальных последовательностях было больше. Выявлено 127 информативных сайтов. Филогенетическая реконструкция показала (рис. 17), что *Candona fusciorara* sp. n. с вероятностью 100% входит в единую кладу с видами родов *Candona* и *Fabaformiscandona* Krstic 1972. Образование клады, объединяющей эти два рода, продемонстрировано и другими авторами (Karanovic, Sitnikova, 2017). Таким образом, морфологические и молекулярные данные подтверждают систематическое положение нового вида в роде *Candona*.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Благодарим проф. М.Г. Грайгера (Ph.D., Mark J. Grygier; National Museum of Marine Biology & Aquarium, Taiwan), члена комиссии Международного Кодекса Зоологической Номенклатуры за ценные консультации.

Авторы благодарны сотрудникам лаборатории биологии водных беспозвоночных Лимнологического института СО РАН: Т.Я. Ситниковой за обучение методике работы с остракодами, А.Е. Побережной за передачу редкой литературы.

Мы благодарны сотрудникам центра коллективного пользования “Ультрамикроанализ” Лимнологического института СО РАН за помощь при подготовке СЭМ-фотографий (микроскоп FEI Company Quanta

200) и за определение генетических последовательностей (генетический анализатор Нанофор 05).

Выражаем благодарность команде НИС “Верещагин”, входящего в состав флота Лимнологического института СО РАН, за помощь при проведении экспедиционных работ в июне 2023 г.

### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Оформление коллекции типов, анализ материала, а также написание статьи выполнены в рамках проекта Лимнологического института СО РАН № 0279-2021-0007 “Комплексные исследования прибрежной зоны озера Байкал: многолетняя динамика сообществ под воздействием различных экологических факторов и биоразнообразия; причины и последствия негативных экологических процессов” (руководитель О.А. Тимошкин).

### СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования животных, перечисленных в документе Директивы 2010/63/EU.

### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бронштейн З.С., 1930. К познанию фауны Ostracoda озера Байкал // Труды Комиссии по изучению оз. Байкал. Т. 3. С. 117–157.
- Бронштейн З.С., 1947. Ostracoda пресных вод. Фауна СССР. Ракообразные. Т. 2. № 1. М. — Л.: Изд-во Академии наук СССР. 339 с.
- Коваленко А.Л., 1976. Современные остракоды бассейна Днестра. Кишинев: Штиинца. 180 с.
- Королева А.Г., Евтушенко Е.В., Тимошкин О.А., Вершинин А.В., Кирильчик С.В., 2013. Длина теломерной ДНК и филогения байкальских и сибирских планарий (Turbellaria, Tricladida) // Цитология. Т. 55. № 4. С. 247–252.
- Мазепова Г.Ф., 1982. Новые виды эндемичных остракод (Ostracoda, Candonini) из озера Байкал // Новое о фауне Байкала. Новосибирск: Наука. С. 99–140.
- Мазепова Г.Ф., 1984. Новые эндемичные ракушковые рачки (Ostracoda) // Систематика и эволюция беспозвоночных Байкала. Новосибирск: Наука. С. 15–75.
- Мазепова Г.Ф., 1990. Ракушковые рачки (Ostracoda) Байкала. Новосибирск: Наука. 472 с.
- Мазепова Г.Ф., 2001. Остракоды (Ostracoda) // Аннотированный список фауны оз. Байкал и его водосборного бассейна. Новосибирск: Наука. Т. 1. Кн. 1. С. 510–557.
- Мазепова Г.Ф., 2011. Новые виды ракушковых рачков (Crustacea, Ostracoda, Podocopida, Candonidae) из озера Байкал // Аннотированный список фауны оз. Байкал и его водосборного бассейна. Новосибирск: Наука. Т. 2. Кн. 2. С. 1255–1269.
- Международный кодекс зоологической номенклатуры, 2004. Принят Междунар. союзом биол. наук: Вступает в силу с 1 янв. 2000 г.: Рус. пер. авторизован Междунар. комис. по зоол. номенклатуре / [пер. И.М. Кержнера]; Рос. акад. наук, Зоол. ин-т, Рос. ком. по зоол. номенклатуре, Междунар. комис. по зоол. номенклатуре. Изд. четвертое, второе, испр. изд. рус. пер. Москва: Товарищество научных изданий. КМК. 223 с.
- Носкова И.Н., 1992. Исследование морфологии ракушины рода *Pseudocandona* (Ostracoda, Crustacea) методами сканирующей электронной микроскопии. Дипломная работа. Науч. рук. Г.Ф. Мазепова и Е.В. Лихошвай; ИГУ. Иркутск. 37 с.
- Семенова Л.М., 2007. Каталог Ostracoda (Crustacea) пресных водоемов России и сопредельных государств. Н. Новгород: Вектор-Тис. 148 с.
- Broodbakker N.W., Danielopol D.L., 1982. The chaetotaxy of Cypridacea (Crustacea, Ostracoda) limbs: proposal for a descriptive model // Bijdragen tot de Dierkunde. V. 52. № 2. P. 103–120.
- Galindo L.A., Puillandre N., Strong E.E., Bouchet P., 2014. Using microwaves to prepare gastropods for DNA barcoding // Molecular Ecology Resources. V. 14. № 4. P. 700–705.
- Huelsenbeck J., Ronquist F., 2001. MRBAYES: Bayesian inference of phylogenetic trees // Bioinformatics. V. 17. № 8. P. 754–755.
- Karanovic I., 2012. Recent freshwater ostracods of the world. Crustacea, Ostracoda, Podocopida. Berlin-Heidelberg: Springer. 608 p.
- Karanovic I., Sitnikova T. Ya., 2017. Morphological and molecular diversity of Lake Baikal candonid ostracods, with description of a new genus // ZooKeys. V. 684. P. 19–56.
- Martens K., Schön I., Meisch C., Horne D.J., 2008. Global diversity of ostracods (Ostracoda, Crustacea) in freshwater // Hydrobiologia. V. 595. P. 185–193.
- Meisch C., 1996. Contribution to the taxonomy of *Pseudocandona* and four related genera, with the description of *Schellencandona* n. gen., a list of the Candoninae genera, and a key to the European genera of the subfamily (Crustacea, Ostracoda) // Bulletin de la Société des naturalistes luxembourgeois. V. 97. P. 211–237.
- Meisch C., Smith R.J., Martens K., 2019. A subjective global checklist of the extant non-marine Ostracoda (Crustacea) // European Journal of Taxonomy. V. 492. P. 1–135.

- Schön I., Pieri V., Sherbakov D. Y., Martens K.*, 2017. Cryptic diversity and speciation in endemic *Cytherissa* (Ostracoda, Crustacea) from Lake Baikal // *Hydrobiologia*. V. 800. P. 61–79.
- Thompson J., Higgins D., Gibson T.*, 1994. CLUSTAL W: improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position-specific gap penalties and weight matrix choice // *Nucleic Acids Research*. V. 22. P. 4673–4680.
- Timoshkin O. A., Samsonov D. P., Yamamuro M., Moore M. V., Belykh O. I. et al.*, 2016. Rapid ecological change in the coastal zone of Lake Baikal (East Siberia): Is the site of the world's greatest freshwater biodiversity in danger? // *Journal of Great Lakes Research*. V. 42. P. 487–497.

## DESCRIPTION OF *CANDONA FUSCORARA* SP. N. WITH 18S rRNA DATA AND A REDESCRIPTION OF *CANDONA USCHUNICA* MAZEPOVA 1990 (OSTRACODA, PODOCOPIDA, CANDONIDAE) FROM LAKE BAIKAL

T. M. Alekseeva\*, R. S. Krivorotkin, A. G. Koroleva, O. A. Timoshkin

*Limnological Institute, Russian Academy of Sciences, Irkutsk, 664033 Russia*

*\*e-mail: atm171@mail.ru*

An illustrated description of females and males of *Candona fusciorara* Alekseeva et Krivorotkin sp. n. is given. In terms of the structure of the shell and limbs, individuals of the new species are most similar to *Candona uschunica* Mazepova 1990, a rare and poorly studied species, its original description being brief and incomplete. Based on the type material from the alcohol collection of G.F. Mazepova (syntypes), we prepared a redescription of females and males of *C. uschunica*; in order to preserve the collection, specimens were dried, and the lectotype and paralectotypes designated. Using light and scanning electron microscopy the morphology of the shells of both species was studied in detail, and an illustrated description of the limbs, including mouthparts, was provided. A detailed comparison is presented and the ecology briefly described. Data on the 18S rRNA gene sequence have been obtained for the new species.

*Keywords:* crustaceans, taxonomy, Baikal endemics, Siberia



УДК 595.61(470.62)

## ОЦЕНКА ВЛИЯНИЯ ИНВАЗИИ САМШИТОВОЙ ОГНЁВКИ (*CYDALIMA PERSPECTALIS*, LEPIDOPTERA, CRAMBIDAE) НА ФАУНУ ДВУПАРНОНОГИХ МНОГОНОЖЕК (DIPLOPODA) КАВКАЗСКОГО БИОСФЕРНОГО ЗАПОВЕДНИКА

© 2025 А. П. Евсюков<sup>а, \*</sup>, Ю. А. Чумаченко<sup>б, с, \*\*</sup>, И. В. Попов<sup>а, \*\*\*</sup>

<sup>а</sup> Донской государственный технический университет, Ростов-на-Дону, 344003 Россия

<sup>б</sup> Кавказский государственный природный биосферный заповедник имени Х.Г. Шапошникова, Майкоп, 385000 Россия

<sup>с</sup> Майкопский государственный технологический университет, Майкоп, 385000 Россия

\*e-mail: aevsukov@mail.ru

\*\*e-mail: ychumachenko73@mail.ru

\*\*\*e-mail: ipopov@donstu.ru

Поступила в редакцию 19.03.2024

После доработки 16.10.2024

Принята к публикации 18.10.2024

Исследованы изменения видового состава и численности диплопод на участке самшитника тисо-самшитовой рощи, возникшие в результате инвазии самшитовой огневки. Выявлено исчезновение или сокращение численности ряда видов, смена доминантов и субдоминантов на исследуемой площадке. Показаны статистически значимые снижение альфа-разнообразия по индексу Шеннона, изменение бета-разнообразия и обилия отдельных видов.

**Ключевые слова:** диплоподы, инвазия, самшитовая огневка, разнообразие, динамическая плотность, статистический анализ

**DOI:** 10.31857/S0044513425010038, **EDN:** syxbvi

Самшитовая огневка (*Cydalis perspectalis* (Walker 1859)) была завезена на территорию Большого Сочи в 2012 г. в ходе озеленения территории в 2012 г. из Италии. В 2013 г. этот вид проник в абригенные леса окрестностей города Сочи (Гниенко и др., 2014). Результаты проведенных ранее исследований показали, что после инвазии произошли значительные изменения в видовом богатстве и численности как растений, так и беспозвоночных животных.

Для большинства групп герпетобионтных членистоногих, начиная с 2015 г., зафиксировано значительное снижение численности по сравнению с данными, полученными в 2006 г. (до проникновения самшитовой огневки). В дальнейшем, в 2017 и 2018 гг., было отмечено повышение численности мокриц (Isopoda), котянок (Lithobiomorpha) и пауков (Aranei) до значений, превышающих значения 2006 г. Повышение численности сопровождалось сменой доминантных видов. Однако для сенокосцев (Opiliones) и кивсяков (Julida) численность не достигла прежних значений (Снеговая,

Чумаченко, 2018; Пономарев, Чумаченко, 2019; Резчикова и др., 2022).

Ранее на основе материала 2013 г. был проведен анализ фауны диплопод тисо-самшитовой рощи (Чумаченко, 2016). На участке самшитника в 2013 г. было обнаружено 27 видов диплопод, и на основе этого материала были описаны 2 вида, пока найденные только в тисо-самшитовой роще: *Flagellophorella hoffmani* Antić et Makarov 2016 и *Micropachyiulus caucasicus* Vagalinski, Evsyukov, Chumachenko et Zabiya 2023. Данные, полученные в 2013 г., исключены из дальнейшего обсуждения, поскольку сборы были проведены на участке, находящемся западнее модельной площадки.

Таким образом, сведения по изменению видового состава и численности диплопод после инвазии самшитовой огневки до настоящего времени отсутствовали. Для оценки влияния инвазии нами были произведены специальные исследования в тисо-самшитовой роще Кавказского биосферного заповедника.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

## Статистическая обработка данных

## Сбор полевого материала

Сбор материала проводили с марта по октябрь в 2006 (до инвазии), 2015–2018 и с марта по август в 2021 г. (после инвазии) почвенными ловушками Барбера на постоянной площадке в самшитнике на территории тисо-самшитовой рощи Кавказского биосферного заповедника (окрестности города Хоста). На каждой площадке было выставлено по 10 ловушек – пластиковых стаканов объемом 500 мл с фиксирующей жидкостью (4% раствор формальдегида). Установку ловушек осуществляли ежемесячно с первого по третье число, проверку с 28-го по 30-е число. Двупарноногих многоножек фиксировали 70% спиртом для дальнейшего определения.

## Характеристика площадки

Верхний ярус растительности на площадке занимает ясень обыкновенный (*Fraxinus excelsior*) и, единично, липа бегониелистная (*Tilia begoniifolia*). Второй ярус представлен самшитом колхидским (*Buxus colchica*), проективное покрытие которого в 2006 г. доходило до 100%, к 2015 г. этот показатель снизился до 30%, а в 2016 самшит исчез из второго яруса. Кроме того, самшит встречался в ярусе подроста, где с 2015 по 2021 г. его проективное покрытие составляло около 10%. Кустарниково-кустарничковый ярус на исследуемой площадке появился с 2016 г. и представлен иглицей колхидской (*Ruscus colchicus*) и ежевикой азиатской (*Rubus anatolicus*). С 2015 г. стали появляться такие виды, как осот *Sonchus oleraceus*, лаконос *Phytolacca* sp., заразиха *Orobancha* sp., гравилат *Geum rivale*, герань *Geranium robertianum*, зубянки *Dentaria quinquefolia*, *D. bulbifera*, мелколепестник *Erigeron* sp., плющ *Hedera colchica*, сассапариль *Smilax excelsa* и др. (Пономарев, Чумаченко, 2019). Таким образом, изреживание самшитового полога привело к увеличению обилия и проективного покрытия кустарниково-кустарничковых и травянистых растений (табл. 1).

Данные по динамической плотности суммировались по годам и сезонам: весна (март, апрель, май), лето (июнь, июль, август), осень (сентябрь, октябрь). Таким образом, общее количество наблюдений составило 17 (табл. 2).

Статистический анализ полученных данных был проведен с использованием языка статистического программирования R версии 4.2.3 (R Foundation for Statistical Computing, Вена, Австрия). Индексы разнообразия были определены и проанализированы с использованием пакета *vegan* (Oksanen et al., 2022). Для определения альфа-разнообразия были использованы индексы разнообразия Шеннона (Shannon, Weaver, 1949) и Симпсона (Simpson, 1949), а также индекс выравненности экологических сообществ Пиелу (Pielou, 1966). Так как полученные данные по индексам альфа-разнообразия и обилию диплопод не подчинялись нормальному распределению согласно критерию Шапиро–Уилка ( $p < 0.05$ ), для определения различий между годами и сезонами был использован критерий Краскела–Уоллиса с последующим применением критерия Данна. Для определения корреляций между показателями альфа-разнообразия, численностью диплопод и изменениями в растительном покрове применен критерий Спирмена. Бета-разнообразие оценивали с использованием индекса несходства Брея–Кертиса (Bray, Curtis, 1957). Показатели бета-разнообразия были сравнены с применением попарного пермутационного многомерного дисперсионного анализа (pairwise PERMANOVA) с количеством пермутаций при каждом сравнении, равном 999. Все результаты множественных проверок гипотез были скорректированы с использованием процедуры Беньямини–Хохберга для контроля частоты ложноположительных результатов. Результаты считались статистически значимыми при  $p < 0.05$ . Результаты статистического анализа были визуализированы в виде ящиков с усами, графиков главных компонент с использованием пакета *ggplot2* (Wickham, 2016).

Таблица 1. Геоботаническая характеристика площадки

Ярусы	Проективное покрытие (сомкнутость полога), %					
	2006	2015	2016	2017	2018	2021
1 ярус	50	50	50	50	50	50
2 ярус	70	30	10	10	10	10
Кустарниково-кустарничковый ярус	0	0	20	20	40	40
Подрост	20	5	60	20	30	30
Травянистый ярус	10	40	40	60	90	90

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

## Видовое разнообразие и динамическая плотность

За весь период исследования на участке самшитника в тисо-самшитовой роще Кавказского биосферного заповедника было выявлено 26 видов диплопод, относящихся к десяти семействам и пяти отрядам (табл. 2). В 2006 г., до наступления изменений, вызванных инвазией самшитовой огневки, было зафиксировано 23 вида, динамическая плотность достигала 102.52 экз./100 ловушко-суток (рис. 1). После инвазии оба показателя существенно снизились — максимальное количество видов наблюдалось в 2016 и 2021 гг. (14 и 13 видов соответственно), максимальная динамическая плотность в 2021 г. (51.85 экз./100 ловушко-суток).

Семь видов диплопод отмечались только в 2006 г. и при последующих наблюдениях не были обнаружены (табл. 2):

*Typhloglomeris caucasica* Golovatch 1975 — троглофил, описан из нескольких пещер в окр. Сочи, в тисо-самшитовой роще впервые обнаружен в почве вне пещер (Головач, 1975; Golovatch, 1989a; Golovatch, Chumachenko, 2013; Чумаченко, 2016). Один экземпляр был отмечен летом 2006 г.

*Trachysphaera radiosa* Lignau 1911 — широко распространенный вид, отмечавшийся в тисо-самшитовой роще в окр. Хосты, Абхазии и Грузии (Головач, 1976; Таликадзе, 1984; Golovatch, 1989b; Чумаченко, 2016). Один экземпляр был отмечен летом 2006 г.

*Polydesmus abchasius* Attems 1898 — широко распространен на Западном и Северо-Западном Кавказе (Таликадзе, 1984; Golovatch et al., 2016, 2021; Golovatch, 2021). Один экземпляр был отмечен осенью 2006 г.

*Colchiobrachiulus dioscoriadis* (Lignau 1915) — ранее отмечался в Абхазии, Карачаево-Черкессии и тисо-самшитовой роще (Lohmander, 1936; Кобахидзе, 1965; Таликадзе, 1984; Чумаченко, 2016; Vagalinski, Golovatch, 2021). Один экземпляр был собран летом 2006 г.

*Pachyiulus krivolutskyi* Golovatch 1977 — западнокавказский вид, самый крупный вид диплопод на Кавказе (Lohmander, 1936; Кобахидзе, 1965; Головач, 1977; Таликадзе, 1984; Evsyukov, 2016; Golovatch et al., 2021; Evsyukov et al., 2022). По одному экземпляру отмечены весной и летом 2006 г.

*Caucaseuma variabile* Antić et Makarov 2016 — распространен в Северной Осетии, Ставропольском и Краснодарском Краях, Грузии (Antić, Makarov, 2016; Golovatch, Antipova, 2022; Evsyukov et al., 2022). Отмечался весной (3 экз.) и летом (1 экз.) 2006 г.

*Flagellophorella hoffmani* Antić, Makarov 2016 — известен только из тисо-самшитовой рощи (Antić, Makarov, 2016). Отмечены 4 экз. весной 2006 г.

Пять видов отмечались во время исследования ежегодно (табл. 2). Эти виды были доминантными или субдоминантными, но их динамическая плотность менялась как между сезонами, так и в разные годы наблюдений:

*Cylindroiulus pterophylacum* Read 1992 — широко распространенный на Кавказе вид, отмечен в Адыгее, Краснодарском и Ставропольском краях, Абхазии и Грузии (Read, 1992; Zuev, 2014, 2021; Чумаченко, 2016; Golovatch, 2021; Evsyukov et al., 2022). Субдоминант в весенний период 2006, 2015 и 2016 гг., а с 2017 г. встречался реже.

*Julus colchicus* Lohmander 1936 — широко распространенный субэндемик Кавказа, отмечался в Адыгее, Краснодарском и Ставропольском краях, Карачаево-Черкессии, Абхазии, Грузии и Турции (Lohmander, 1936; Кобахидзе, 1965; Головач, 1977; Таликадзе, 1984; Enghoff, 2006; Чумаченко,

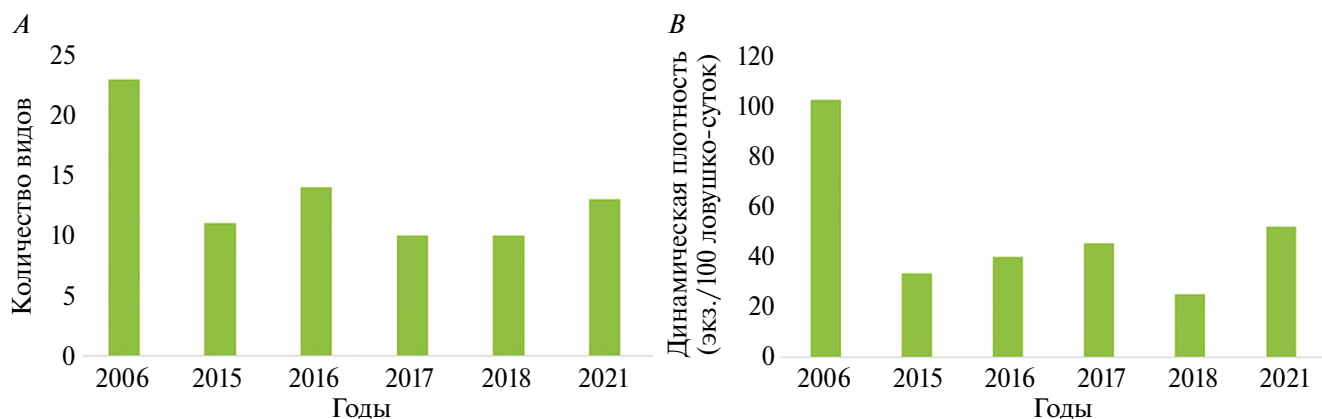


Рис. 1. Количество видов (А) и динамическая плотность (В) двупарноногих многоножек в разные годы.



Таблица 2. Видовой состав и динамическая плотность (экз./100 ловушко-суток) диплопод на участке самшитника тисо-самшитовой роще в 2006, 2015–2018 и 2021 гг.

№	Таксоны	2006			2015			2016			2017			2018			2021	
		Весна	Лето	Осень	Весна	Лето	Осень	Весна	Лето	Осень	Весна	Лето	Осень	Весна	Лето	Осень	Весна	Лето
Отряд Glomerida																		
Семейство Glomeridellidae																		
1	<i>Typhloglomeris caucasica</i> Golovatch 1975		0.37															
Семейство Glomeridae																		
2	<i>Hyleoglomeris awchasica</i> (Brandt 1840)													0.30				
3	<i>Trachysphaera costata</i> (Waga 1857)		0.66		0.57	0.50		1.46				1.09					0.76	0.34
4	<i>Trachysphaera radiosa</i> Lignau 1911		0.37															
Отряд Polyxenida																		
Семейство Lophoproctidae																		
5	<i>Lophoproctus coecus</i> Poccock 1895	0.33						0.76	0.29								0.76	2.76
Семейство Polyxenidae																		
6	<i>Propolyxenus argentifer</i> (Verhoeff 1921)				0.86													
Отряд Polydesmida																		
Семейство Polydesmidae																		
7	<i>Brachydesmus furcatus</i> Lohmander 1936	3.53															1.93	2.12
8	<i>Brachydesmus kalischewskyi</i> Lignau 1914	10.73	4.88	2.62				0.28							1.52			
9	<i>Brachydesmus</i> sp.	0.31									1.82	1.05		0.91				
10	<i>Polydesmus abchasius</i> Attems 1898			0.33														
11	<i>Polydesmus lignai</i> Lohmander 1936													0.24				
Семейство Paradoxosomatidae																		
12	<i>Strongylosoma kordylamythrum</i> Attems 1898	0.31			0.57			0.83		0.31		3.01		1.32	0.83			0.34
Отряд Julida																		
Семейство Julidae																		
13	<i>Colchiobrachyulus dioscoriadis</i> (Lignau 1915)		0.29															
14	<i>Cylindroiulus placidus</i> (Lignau 1903)	1.31			2.96	0.21				0.31		0.91						1.52

Таблица 2. Окончание

№	Таксоны	2006			2015			2016			2017			2018			2021	
		Весна	Лето	Осень	Весна	Лето	Осень	Весна	Лето	Осень	Весна	Лето	Осень	Весна	Лето	Осень	Весна	Лето
Семейство Julidae																		
15	<i>Cylindroiulus pterophylacum</i> Read 1992	9.40	1.91		4.40	0.50	0.45	6.82	0.83	0.31			0.26	2.20			2.47	
16	<i>Cylindroiulus ruber</i> (Lignau 1903)							0.35			1.85							
17	<i>Julus colchicus</i> Lohmander 1936	13.96	2.92	1.48	5.70	0.78		2.71	0.59	1.32	1.09	2.73		5.04	1.14		11.62	4.22
18	<i>Kubaniulus lativelatus</i> Evsyukov, Golovatch, Reip et VandenSpiegel 2020	1.32	1.11	0.33	2.01			1.05	0.21	0.69	2.17	0.91		4.76			5.56	2.56
19	<i>Omobrachiulus curvicaudatus</i> (Lohmander 1936)	0.33		0.48	0.57													
20	<i>Omobrachiulus implicitus</i> (Lohmander 1936)	26.58	2.34	0.95	6.98	2.82	1.72	14.02	1.94	3.13	20.33		2.68	1.43		2.27		
21	<i>Omobrachiulus</i> sp.		0.86	0.81	0.66		0.81	0.35				4.34	1.05	0.61	2.95	1.15		7.77
22	<i>Pachyiulus krivoluskyi</i> Golovatch 1977	0.33	0.29															
Семейство Nemasomatidae																		
23	<i>Nemasoma caucasicum</i> (Lohmander 1932)	0.65				0.21		0.70									1.52	0.58
Семейство Blaniulidae																		
24	<i>Nopoiulus kochii</i> (Gervais 1847)							0.35									1.52	
Отряд Chordeumatida																		
Семейство Anthroleucosomatidae																		
25	<i>Caucaseuma variabile</i> Antić, Makarov 2016	0.98	0.29															
26	<i>Flagellophorella hoffmani</i> Antić, Makarov 2016	1.32																
27	<i>Metamastigophorophyllon giljarovi</i> (Lang 1959)	3.21	0.29	0.48										0.54				1.23
28	<i>Paranotosoma subrotundatum</i> Antić et Makarov 2016			3.86						0.31								

2016; Korobushkin et al., 2016; Evsyukov et al., 2018; Zuev, 2021). В течение большей части наблюдений являлся субдоминантом, кроме лета 2016 г. и осени 2015, 2017 и 2018 гг. Весной 2021 г. доминировал.

*Kubaniulus lativelatus* Evsyukov, Golovatch, Reip et VandenSpiegel 2020 — эндемик Колхидской провинции, отмечен в Краснодарском крае, Карачаево-Черкессии, Абхазии и Грузии (Evsyukov et al., 2020, 2022). До 2017 г. динамическая плотность была сравнительно невысокой и колебалась от 0.21 до 2.17 экз./100 ловушко-суток. Весной 2018 и 2021 гг. субдоминирующий вид.

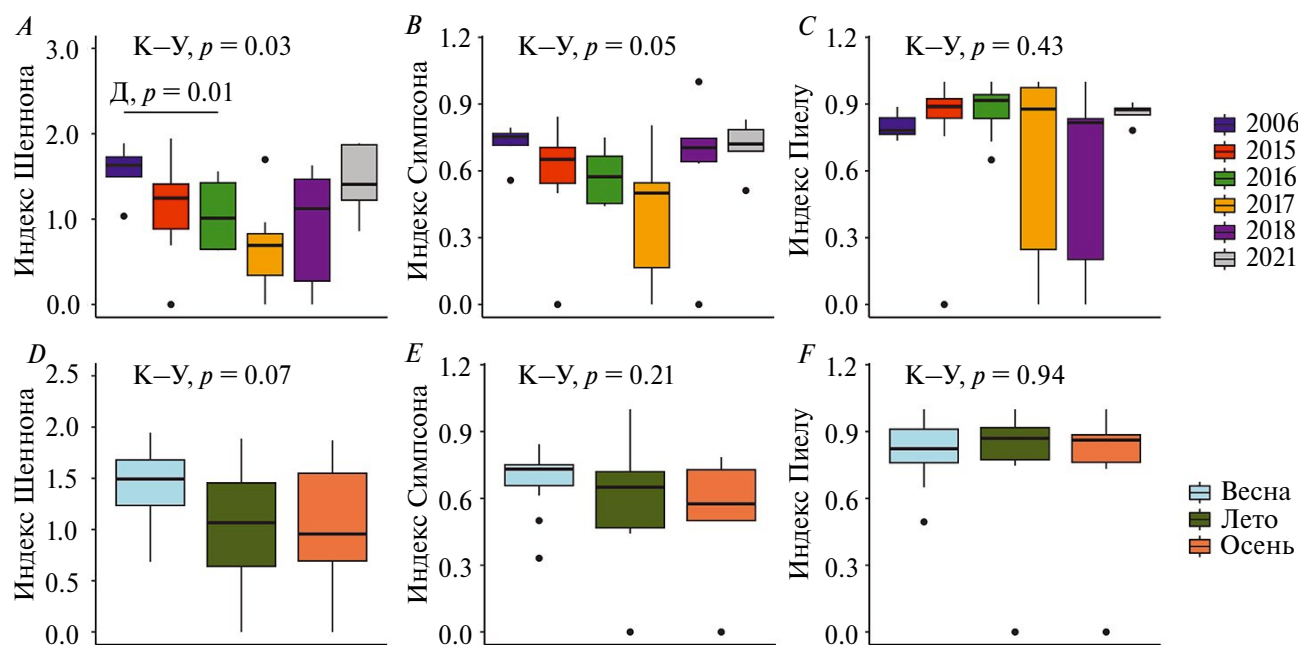
*Omobrachiulus implicitus* (Lohmander 1936) — эндемик западного Кавказа, регистрировался в Краснодарском крае, Адыгее и Абхазии (Lohmander, 1936; Кобахидзе, 1965; Vagalinski, Golovatch, 2021; Evsyukov et al., 2022). До 2017 г. был доминантом или субдоминантом, кроме лета 2017 г. Весной 2018 и 2021 гг. численность значительно снизилась.

*Omobrachiulus* sp. — отмечены только самки, поэтому определение точной видовой принадлежности невозможно. Возможно, представлен несколькими видами. Доминировал летом 2017, 2018 и 2021 гг.

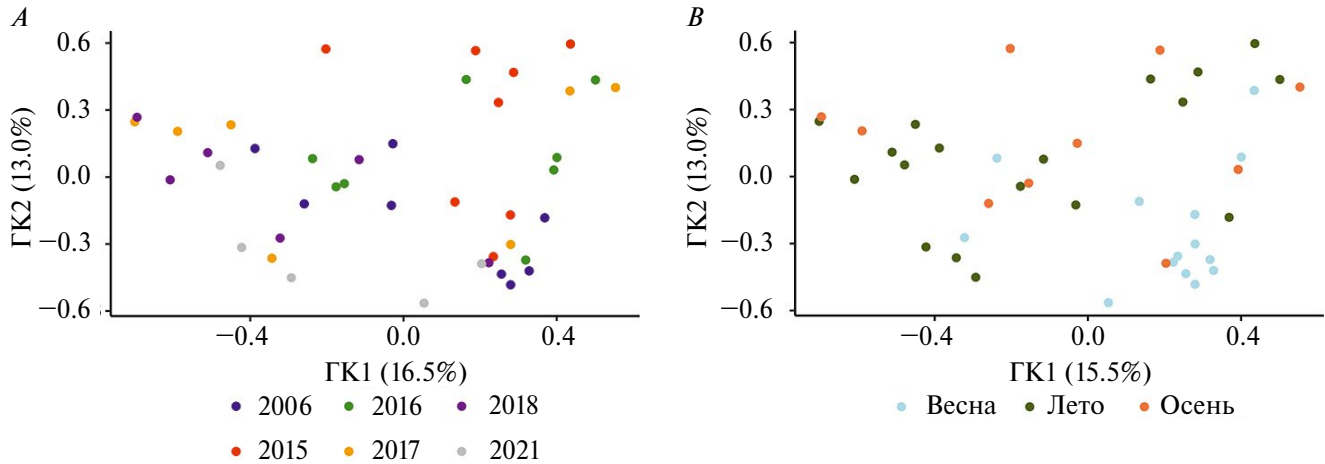
### Альфа- и бета-разнообразие

Статистически значимое ( $p = 0.01$ ) снижение альфа-разнообразия по индексу Шеннона обнаружено между 2006 и 2016 годами (рис. 2). При сравнении индексов видового богатства и видового разнообразия (рис. 2A, 2B) наиболее низкие показатели характерны для 2016 и 2017 гг., когда в сборах доминировал *Omobrachiulus implicitus*. В последующие годы наблюдений численность этого вида резко снизилась. Однако стоит отметить, что статистически значимых результатов при сравнении показателей индекса Симпсона не выявлено ( $p > 0.05$ ). Также отсутствуют статистически значимые различия при сравнении показателя индекса выравненности экологических сообществ Пиелу ( $p > 0.05$ ) и при анализе показателей альфа-разнообразия по временам года ( $p > 0.05$ ).

При оценке бета-разнообразия статистически значимые различия наблюдаются в показателях обилия диплопод до инвазии (в 2006 г.), в сравнении со всеми остальными годами наблюдений ( $p < 0.05$ ). Также статистически значимые различия в показателях бета-разнообразия присутствуют при сравнении 2018 и 2021 годов с 2015 ( $p < 0.05$ ) и с 2016 ( $p < 0.05$ ). Кроме того, обнаружены статистически значимые различия бета-разнообразия диплопод между сезонами: весенний сезон отличается от летнего ( $p = 0.0015$ ).



**Рис. 2.** Показатели альфа-разнообразия диплопод. A и D — показатели индекса разнообразия Шеннона, B и E — индекса разнообразия Симпсона, C и F — индекса выравненности экологических сообществ. Для сравнения индексов альфа-разнообразия между годами (A, B, C) и временами года (D, E, F) был использован критерий Краскела—Уоллиса (K—У) с последующим попарным сравнением с применением критерия Даннета (D). Статистически значимые различия ( $p < 0.5$ ) по результатам попарного сравнения отображены линиями между сравниваемыми группами. Поправка на множественную проверку гипотез выполнена с использованием критерия Беньямини—Хохберга.



**Рис. 3.** Показатели бета-разнообразия изучаемых сообществ диплопод по индексу несходства Брея–Кертиса: *A* – в разные годы, *B* – в разные сезоны года. Результаты статистического анализа показателей бета-разнообразия отображены в Табл. 3.

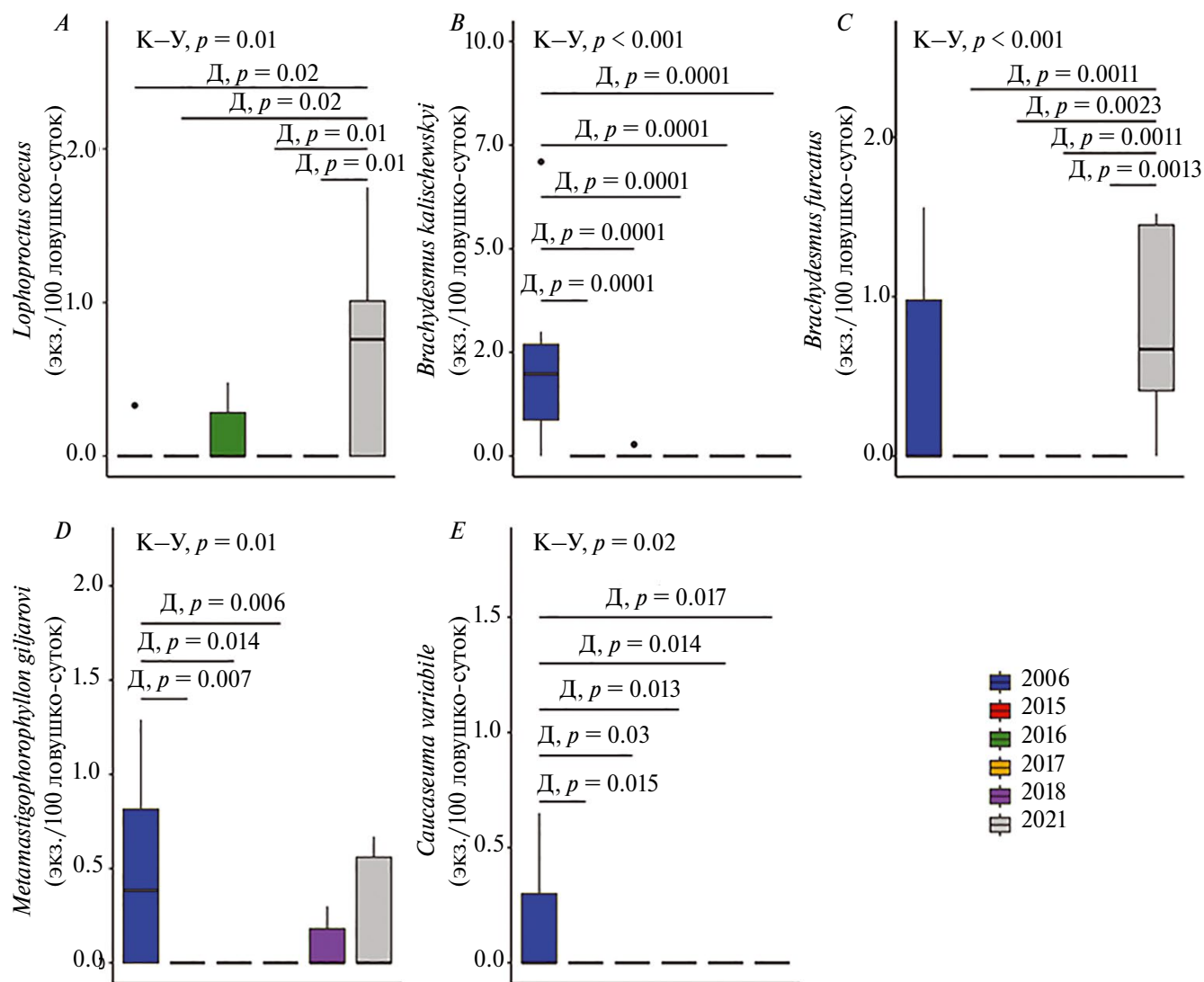
**Таблица 3.** Результаты попарного пермутационного многомерного дисперсионного анализа на основе данных бета-разнообразия по индексу несходства Брея–Кертиса

Сравнение	Сумма квадратов	F	R <sup>2</sup>	<i>p</i> -значение	Скорректированное <i>p</i> -значение
2006 vs 2015	0.9535	3.9416	0.21969	0.001	<b>0.0075</b>
2006 vs 2016	0.7209	2.5303	0.15307	0.018	<b>0.0356</b>
2006 vs 2017	0.7697	2.3636	0.15384	0.022	<b>0.0366</b>
2006 vs 2018	0.8626	2.91	0.19517	0.01	<b>0.025</b>
2006 vs 2021	0.7195	2.8257	0.20438	0.019	<b>0.0356</b>
2015 vs 2016	0.3517	1.3465	0.08774	0.247	0.2646
2015 vs 2017	0.6155	2.051	0.13627	0.06	0.0837
2015 vs 2018	0.8933	3.324	0.21692	0.006	<b>0.0225</b>
2015 vs 2021	1.0966	4.8869	0.30761	0.001	<b>0.0075</b>
2016 vs 2017	0.6609	1.9078	0.12797	0.061	0.0831
2016 vs 2018	0.7837	2.4574	0.16998	0.009	<b>0.025</b>
2016 vs 2021	0.9296	3.3299	0.23237	0.003	<b>0.015</b>
2017 vs 2018	0.2969	0.8023	0.06798	0.582	0.582
2017 vs 2021	0.6685	2.0166	0.16782	0.06	0.0831
2018 vs 2021	0.48454	1.6526	0.15514	0.114	0.1315
Весна vs лето	1.1416	3.6237	0.10777	0.001	<b>0.0015</b>
Весна vs осень	0.9167	3.2386	0.12832	0.001	<b>0.0015</b>
Лето vs осень	0.2262	0.6186	0.02324	0.814	0.8140

Примечания. Статистически значимые результаты (скорректированное  $p < 0.05$ ) выделены жирным шрифтом. Число степеней свободы для каждого сравнения равно 1.

и осеннего ( $p = 0.0015$ ). Результаты пермутационного многомерного дисперсионного анализа индексов бета-разнообразия по годам и по временам года отображены в табл. 3 и представлены на рис. 3.

Статистически значимые корреляции между показателями разнообразия, численностью диплопод и изменениями в растительном покрове не обнаружены ( $p > 0.05$ ).



**Рис. 4.** Результаты анализа изобилия диплопод на ранге вида. А–Е – статистически значимые изменения обилия видов диплопод между анализируемыми годами. Для сравнения показателей использован критерий Краскела–Уоллиса (К–У) с последующим попарным сравнением с применением критерия Даннета (Д). Статистически значимые различия ( $p < 0.5$ ) по результатам попарного сравнения отображены линиями между сравниваемыми группами. Поправка на множественную проверку гипотез выполнена с использованием критерия Беньямини–Хохберга.

#### Анализ обилия диплопод

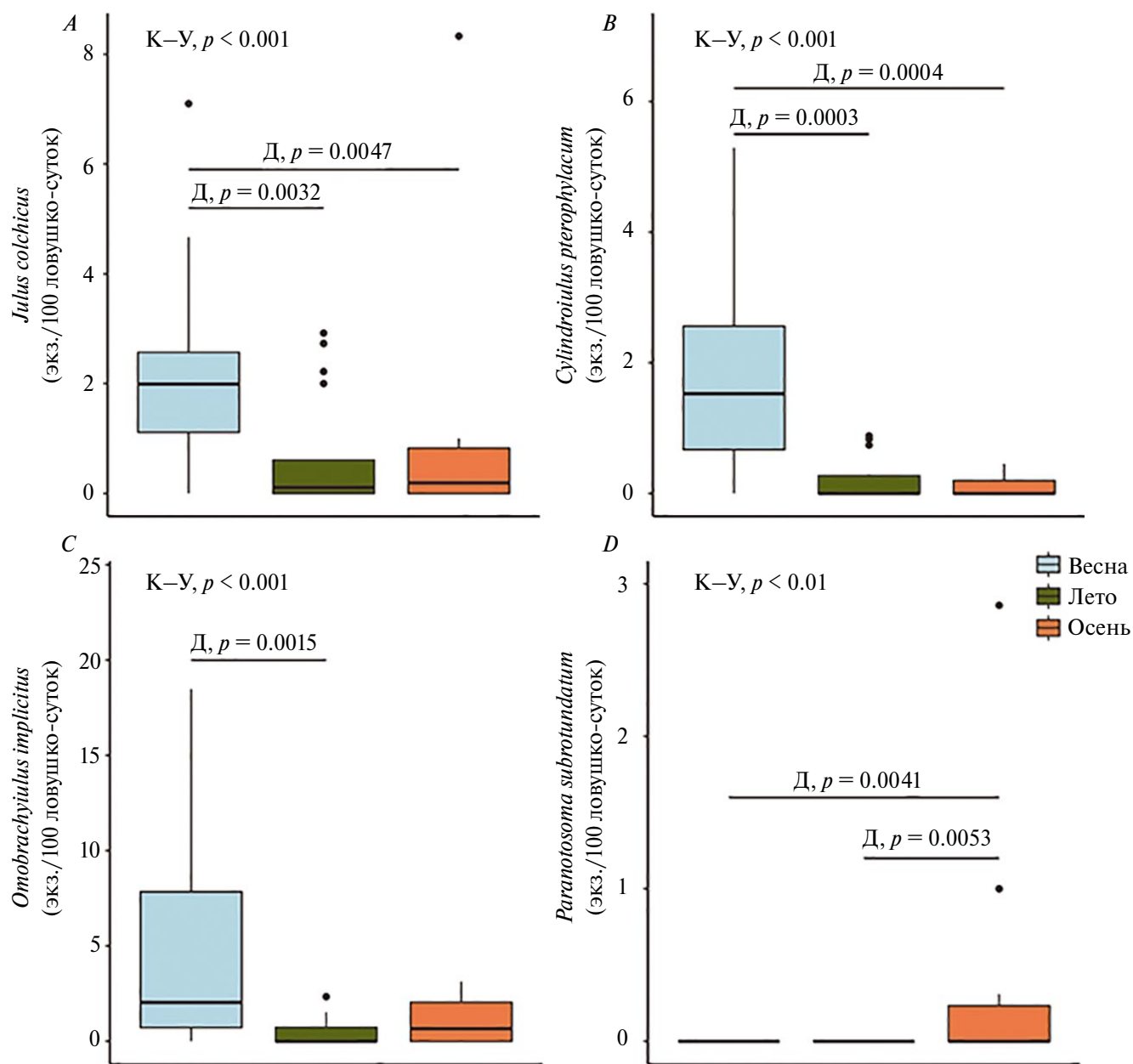
Сравнение показателей обилия диплопод на видовом уровне показало статистически значимое изменение обилия между анализируемыми годами для пяти видов диплопод, а для четырех видов – между сезонами (рис. 4, 5). В 2021 г. были многочисленны *Lophoproctus coecus* (рис. 4А) и *Brachydesmus furcatus* (рис. 4С), тогда как в 2016 г. наблюдалось повышенное обилие *Brachydesmus kalischewskyi* (рис. 4В), *Metamastigophorophyllon giljarovi* (рис. 4Д) и *Caucaseuma variabile* (рис. 4Е). *Julus colchicus* (рис. 5А), *Cylindroiulus pterophyllacum* (рис. 5В) и *Omobrachiulus implicatus*

(рис. 5С) были более обильны в весенний сезон, а численность *Paranotosoma subrotundatum* возростала осенью (рис. 5Д).

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Тисо-самшитовая роща является уникальной экосистемой, в которой обитает как минимум два узколокальных вида двупарноногих многоножек, до настоящего момента не найденных нигде более.

Изменение растительности и, вторично, гидротермического режима в результате инвазии



**Рис. 5.** Результаты анализа изобилия диплопод на ранге вида. A–D – статистически значимые изменения обилия видов диплопод между анализируемыми временами года. Для сравнения показателей использован критерий Крускала–Уоллиса (K–Y) с последующим попарным сравнением с применением критерия Даннета (Д). Статистически значимые различия ( $p < 0.5$ ) по результатам попарного сравнения отображены линиями между сравниваемыми группами. Поправка на множественную проверку гипотез

самшитовой огневки привело к исчезновению на модельном участке семи видов диплопод, пять из которых были редки (найжены в единичных экземплярах). Отсутствие этих редких видов в сборах за последующие годы может быть следствием низкой плотности популяций и не обязательно связано с изменениями в экосистеме. Кроме того, эти виды имеют широкие ареалы и не приурочены к тисо-самшитовой роще. Другие два вида, *Caucaseuma*

*variabile* и *Flagellophorella hoffmani*, хотя и были мало-численны с начала исследования, но не единичны и не отмечались на участке после 2006 г.

Помимо обеднения видового состава, в сообществе диплопод произошла смена доминантных и субдоминантных видов. До 2017 г. чаще всего доминировал *Otobrachyiulus implicitus*, а к 2021 г. его численность резко снизилась, при этом

увеличилась численность иных представителей рода, известных только по самкам и потому точнее не определенных. Численность *Julus colchicus*, до инвазии входившего в число субдоминантов, увеличилась в последующие годы, и весной 2017 и 2021 гг. он был доминирующим видом. Также возросла численность *Kubaniulus lativelatus*, который до инвазии был редким или единичным, а осенью 2016, весной 2018 и 2021 гг. стал субдоминирующим по численности.

Статистический анализ выявил снижение альфа-разнообразия диплопод в самшитнике после инвазии, что нельзя считать дефинитивным явлением, поскольку статистически значимые различия выявлены только для индекса Шеннона. Также обнаружены статистически значимые показатели снижения бета-разнообразия. Анализ обилия показал значимое снижение численности *Brachydesmus kalischewskyi* и *Caucaseuma variabile* и повышение обилия *Brachydesmus furcatus*. Не удалось доказать корреляцию между разнообразием, численностью диплопод и изменениями в растительном покрове. Следовательно, статистическая гипотеза об изменении фауны диплопод самшитника тисо-самшитовой рощи ограничено подтверждена на уровне альфа и бета-разнообразия, а также выявлены изменения в обилии отдельных видов.

Таким образом, инвазия самшитовой огневки сопровождалась депрессией численности и сокращением разнообразия двупарноногих многоножек. В последующие годы население диплопод постепенно восстанавливалось, но этот процесс сопровождался сменой доминантных и субдоминантных видов. Необходимо дальнейшее изучение хода восстановления сообщества диплопод, поскольку на исследуемой территории происходит постепенное возобновление самшита колхидского.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят старшего научного сотрудника Кавказского биосферного заповедника, Резчикову О.Н. за предоставленные данные по растительности и геоботанической характеристике исследованной площадки. Также авторы выражают признательность редакционной коллегии журнала и анонимному рецензенту, чьи замечания и комментарии позволили значительно улучшить нашу статью.

### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

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

### СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

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

### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гниненко Ю.И., Ширяева Н.В., Щуров В.И., 2014. Самшитовая огневка — новый инвазивный организм в лесах российского Кавказа // Карантин растений. Т. 1. № 7. С. 32–36.
- Головач С.И., 1975. Два новых для фауны СССР рода Oniscomorpha (Diplopoda), найденных в Закавказье, и их зоогеографические связи // Зоологический журнал. Т. 54. № 10. С. 1566–1571.
- Головач С.И., 1976. Новые и малоизвестные виды Glomeridae (Diplopoda, Oniscomorpha) // Зоологический журнал. Т. 55. № 6. С. 931–935.
- Головач С.И., 1977. Новые и малоизвестные кивсяки Julida (Diplopoda) Сатлийского заповедника (Грузинская ССР) // Бюллетень московского общества испытателей природы, отделение Биологии. Т. 82. № 4. С. 46–51.
- Кобахидзе Д.Н., 1965. Список диплопод (Diplopoda) Грузинской ССР // Fragmenta Faunistica. V. 11. № 21. Р. 390–398.
- Пономарев А.В., Чумаченко Ю.А., 2019. Изменения в фауне пауков (Aranei) тисо-самшитовой рощи Кавказского заповедника в связи с гибелью самшита // Наука Юга России. Т. 15. № 1. С. 71–77.
- Резчикова О.Н., Акатова Ю.С., Грабенко Е.А., Чумаченко Ю.А., Бибин А.Р., Локтионова О.А., 2022. Реакция лесных биоценозов на исчезновение самшита в связи с инвазией самшитовой огневки // Труды Кавказского государственного природного биосферного заповедника. Вып. 24. Под ред. Трепета С.А. Майкоп: Качество. С. 169–194.
- Снеговая Н.Ю., Чумаченко Ю.А., 2018. Сенокосцы (Arachnida, Opiliones) тисо-самшитовой рощи в современных изменившихся условиях // Экологический Вестник Северного Кавказа. Т. 14. № 1. С. 62–65.
- Таликадзе Д.А., 1984. О фауне двупарноногих многоножек (Diplopoda) Колхидской провинции Кавказа // Зоологический журнал. Т. 63. № 1. С. 142–145.
- Чумаченко Ю.А., 2016. Население двупарноногих многоножек (Diplopoda) в тисо-самшитовой роще Кавказского заповедника (Россия) // Зоологический журнал. Т. 95. № 4. С. 406–416.
- Antić D.Ž., Makarov S.E., 2016. The Caucasus as a major hotspot of biodiversity: Evidence from the millipede

- family Anthroleucosomatidae (Diplopoda, Chordeumatida) // Zootaxa. V. 4211. № 1. P. 1–205.
- Bray J.R., Curtis, J.T., 1957. An ordination of the upland forest communities of Southern Wisconsin // Ecological Monographs. V. 27. № 4. P. 325–349.
- Enghoff H., 2006. The millipedes of Turkey (Diplopoda) // Steenstrupia. V. 29. № 2. P. 175–198.
- Evsyukov A., Golovatch S., Reip H.S., 2018. The millipede genus *Julus* Linnaeus, 1758 in the Caucasus (Diplopoda: Julida: Julidae) // Zootaxa. V. 4461. № 1. P. 89–117.
- Evsyukov A., Golovatch S., Reip H.S., 2020. The millipede tribe Leptoiulini in the Caucasus, with notes on its generic classification (Diplopoda: Julida: Julidae) // Zootaxa. V. 4778. № 2. P. 237–280.
- Evsyukov A.P., Golovatch S.I., Vagalinski B., Chumachenko Y.A., Turbanov I.S., Zabiya I.Y., 2022. New records of millipedes (Diplopoda) from the Caucasus region // Arthropoda Selecta. V. 31. № 2. P. 157–165.
- Evsyukov A.P., 2016. The millipede *Pachyiulus krivolutskyi* Golovatch, 1977, the easternmost species of the eastern Mediterranean genus *Pachyiulus* Berlese, 1883, endemic to the western Caucasus (Diplopoda: Julida: Julidae) // Russian Entomological Journal. V. 25. № 4. P. 299–306.
- Golovatch S., Chumachenko Y., 2013. The millipede *Typhloglomeris caucasica* Golovatch, 1975 found epigeically (Diplopoda, Glomerida, Glomeridellidae) // Biodiversity Data Journal. V. 1. e981.
- Golovatch S., Evsyukov A., Reip H., 2016. The millipede family Polydesmidae in the Caucasus (Diplopoda: Polydesmida) // Zootaxa. V. 4085. № 1. P. 1–51.
- Golovatch S.I., Turbanov I.S., Kapralov S.A., Somchenko P.V., Turbanova A.A., 2021. New records of millipedes (Diplopoda) from caves in Crimea and the Caucasus // Invertebrate Zoology. V. 18. № 2. P. 85–94.
- Golovatch S.I., 1989a. Diplopoda of the Caucasus, 1. Glomeridellidae, with contributions to the fauna of Turkey // Senckenbergiana biologica. V. 69. P. 405–419.
- Golovatch S.I., 1989b. Diplopoda of the Caucasus, 3. Trachysphaeridae, with contributions to the fauna of Turkey // Senckenbergiana biologica. V. 70. P. 331–358.
- Golovatch S.I., 2021. New records of millipedes (Diplopoda) from European Russia and Abkhazia, Caucasus // Invertebrate Zoology. V. 18. № 2. P. 80–84.
- Golovatch S.I., Antipova M.D., 2022. The millipedes (Diplopoda) of the Republic of North Ossetia – Alania, northern Caucasus, Russia, with special reference to the fauna of the North Ossetian Nature Reserve // Arthropoda Selecta. V. 31. № 2. P. 133–142.
- Korobushkin D.I., Semenyuk I.I., Tuf I.H., 2016. An annotated checklist of the Chilopoda and Diplopoda (Myriapoda) of the Abrau Peninsula, northwestern Caucasus, Russia // Biodiversity Data Journal. V. 4. e7308.
- Lohmander H., 1936. Über die Diplopoden des Kaukasusgebietes // Göteborgs Kungliga Vetenskaps- och Vitterhets-Samhälles Handlingar. Ser. 5B. Bd. 5. H. 1. S. 1–196.
- Oksanen J., Simpson G., Blanchet F., Kindt R., Legendre P., Minchin P., O'Hara R., Solymos P., Stevens M., Szoezs E., Wagner H., Barbour M., Bedward M., Bolker B., Borcard D., Carvalho G., Chirico M., De Caceres M., Durand S., Evangelista H., FitzJohn R., Friendly M., Furneaux B., Hannigan G., Hill M., Lahiti L., McGlinn D., Ouellette M., Ribeiro Cunha E., Smith T., Stier A., Ter Braak C., Weedon J., 2022. vegan: Community Ecology Package. R package version 2.6–4. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>. Дата обновления: 10.02.2024.
- Pielou E., 1966. The measurement of diversity in different types of biological collections // Journal of Theoretical Biology. V. 13. P. 131–144.
- Read H.J., 1992. The genus *Cylindroiulus* Verhoeff, 1894 in the faunas of the Caucasus, Turkey and Iran (Myriapoda: Diplopoda: Julidae) // Senckenbergiana Biologica. V. 72. № 4/6. P. 373–433.
- Shannon C.E., Weaver W., 1949. The mathematical theory of communication. USA, Champaign, Illinois: University of Illinois Press. 125 p.
- Simpson E.H., 1949. Measurement of diversity // Nature. V. 163. P. 688.
- Vagalinski B., Golovatch S.I., 2021. The millipede tribe Brachyiulini in the Caucasus (Diplopoda, Julida, Julidae) // ZooKeys. V. 1058. P. 1–127.
- Wickham H., 2016. Ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis. USA, New York: Springer. 213 p.
- Zuev R.V., 2014. Preliminary data on the millipedes (Diplopoda) from the Stavropol Territory, northern Caucasus, Russia // Arthropoda Selecta. V. 23. № 4. P. 347–354.
- Zuev R.V., 2021. An annotated checklist of the millipedes (Myriapoda: Diplopoda) from the Stavropol Territory, northern Caucasus, Russia // Entomology and Applied Science Letters. V. 8. № 2. P. 62–70.



**ASSESSING THE IMPACT OF A BOXWOOD MOTH  
(*CYDALIMA PERSPECTALIS*, LEPIDOPTERA, CRAMBIDAE)  
INVASION ON THE FAUNA OF MILLIPEDES (DIPLOPODA)  
OF THE CAUCASIAN BIOSPHERE NATURE RESERVE**

**A. P. Evsyukov<sup>1, \*</sup>, Y. A. Chumachenko<sup>2,3, \*\*</sup>, I. V. Popov<sup>1, \*\*\*</sup>**

<sup>1</sup> *Don State Technical University, Rostov-on-Don, 344003 Russia*

<sup>2</sup> *Shaposhnikov Caucasian State Nature Biosphere Reserve, Maikop, 385000 Russia*

<sup>3</sup> *Maikop State Technological University, Maikop, 385000 Russia*

*\*e-mail: aevsukov@mail.ru*

*\*\*e-mail: ychumachenko73@mail.ru*

*\*\*\*e-mail: ipopov@donstu.ru*

Changes in the species composition and numbers of diplopods in the boxwood area of a yew-boxwood grove resulting from an invasion of the boxwood moth were studied. Data before and several years after the invasion were compared. The disappearance or reduced numbers of some species, as well as changes in the dominant and subdominant structures were revealed in the study area. Statistical analyses showed both a significant decrease in alpha diversity and changes in beta diversity.

*Keywords:* millipedes, invasion, boxwood moth, diversity, dynamic density, statistical analysis

УДК 563.94

## БИОРАЗНООБРАЗИЕ ОФИУР (ECHINODERMATA, ORHUROIDEA) МОРЕЙ РОССИИ

© 2025 Е. А. Стратаненко<sup>a,\*</sup>, В. Г. Степанов<sup>b,\*\*</sup>, Е. Г. Панина<sup>a,\*\*\*</sup>

<sup>a</sup>Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, 199034 Россия

<sup>b</sup>Камчатский филиал Тихоокеанского института географии ДВО РАН,  
Петропавловск-Камчатский, 683000 Россия

\*e-mail: E.Stratanenko@mail.ru

\*\*e-mail: vgstepanov@inbox.ru

\*\*\*e-mail: panina1968@mail.ru

Поступила в редакцию 19.04.2024

После доработки 09.11.2024

Принята к публикации 09.11.2024

На основе литературных и собственных данных проведен сравнительный анализ фаун офиур (змеехвосток). Районом исследования являлись моря, омывающие Российскую Федерацию (Белое, Баренцево, Карское, Лаптевых, Восточно-Сибирское, Чукотское, Берингово, Охотское, Японское, Черное). Общий состав фауны змеехвосток анализируемых морей включает 99 видов, наибольшее число видов представлено в Охотском море (54 вида), наименьшее – в Черном и Белом морях (4 вида и 5 видов соответственно). В пределах исследуемого района закономерно выделяются три группы фаун офиур – фауны морей Северного Ледовитого океана, Дальневосточных морей и Черного моря. Наибольшее сходство видового состава в группе фаун морей Северного Ледовитого океана отмечается между морями Карским и Лаптевых, в группе фаун Дальневосточных морей – между Японским и Охотским. Максимальное сходство между двумя этими группами зарегистрировано для Берингова и Чукотского морей. В дальневосточных морях России на видовом уровне преобладают автохтонные тенденции формирования фауны, в остальных морях в той или иной степени наблюдаются аллохтонные тенденции (вселение видов из соседних морей с более богатой фауной).

**Ключевые слова:** змеехвостки, распространение, сходство

**DOI:** 10.31857/S0044513425010049, **EDN:** syrhvk

Фауна морей, омывающих берега России, с разной степенью интенсивности исследуется уже на протяжении полутора столетий. За этот период разными зарубежными и отечественными авторами для этих морей были опубликованы ценные материалы о видовом составе, распространении и встречаемости различных таксонов. В большинстве случаев данные по некоторым группам организмов приводились совместно с данными по другим таксонам (комплексные фаунистические работы) или отдельно по крупным таксонам (иглокожим, моллюскам и т.д.). В связи с этим сведения о фауне офиур, или змеехвосток, можно извлечь преимущественно из публикаций, посвященных иглокожим в целом (Анисимова, 1988, 2000, 2003; Ахметчина, 2007; Бажин, 1987; Баранова, 1952, 1955, 1962, 1964, 1971, 1976; Баранова, Савельева, 1972; Горбунов, 1932, 1933; Дьяконов, 1926, 1933, 1938, 1949, 1952, 1952a, 1955, 1958;

Смирнов, Смирнов, 1990, 1994, 2006, 2009, 2009a; Список видов..., 2001; Пергамент, 1945; Шорыгин, 1926, 1928; Явнов, 2010; Anisimova, Cochrane, 2003; Mironov et al., 2018). Поэтому немногочисленные работы, в основе которых лежат данные непосредственно по этой группе иглокожих, представляют особую ценность для анализа фауны офиур морей России (Clark, 1911; Matsumoto, 1917; Дьяконов, 1954; Piepenburg, 2000; Piepenburg, Schmid, 1996; Смирнов, Смирнов, 2013; Смирнов, 2001, 2004, 2010; Литвинова, 2010; Стратаненко, 2022; Стратаненко, Денисенко, 2017; Stöhr et al., 2024). Ниже мы приводим краткий хронологический обзор наиболее значимых публикаций. В этих работах так или иначе имеется информация о видовом составе и распространении змеехвосток, обитающих в морях России.

В начале XX века крупный американский зоолог Clark (1911) публикует статью по офиурам Северной

Пацифики, в которой для Охотского моря указывает 14 видов змеехвосток. К сожалению, часть из приведенных в списке названий видов этой статьи в настоящее время не соответствуют современной систематике. Немного позже японский зоолог Matsumoto (1917) выпускает монографию, посвященную офиурам Японского моря и разработанной им новой альтернативной классификации этого класса. Однако большинство исследователей данной классификацию не приняли.

В 1926 г. выходит статья Дьяконова (1926) по фауне иглокожих Баренцева, Карского и Белого морей, в которую он включает определитель 22 видов офиур. Практически одновременно с А.М. Дьяконовым свои работы выпускает другой крупный специалист по иглокожим — А.А. Шорыгин. В 1926 г. он публикует данные по распространению и биологии иглокожих Белого моря, в том числе 8 видов офиур (Шорыгин, 1926). В 1928 г. этот же автор выпускает обширную статью по иглокожим Баренцева моря (Шорыгин, 1928), в ней приводятся довольно подробные сведения о встречаемости в этом море 20 видов офиур.

В 1930–1950-х годах ведутся активные исследования северных и дальневосточных морей России. Важные сведения по видовому составу и распространению змеехвосток в этот период были опубликованы А.М. Дьяконовым в ряде статей и монографий, посвященных фауне иглокожих арктических и дальневосточных морей России (Дьяконов, 1933, 1938, 1945, 1949, 1952, 1952а, 1954, 1955, 1958). Среди работ этого автора следует отдельно отметить определители иглокожих северных и дальневосточных морей (Дьяконов, 1933, 1949) и обобщающую работу по фауне офиур морей СССР (Дьяконов, 1954). Обширный район исследования позволил А.М. Дьяконову провести детальный зоогеографический анализ, результаты которого он опубликовал в двух статьях (Дьяконов, 1945, 1955).

В 40-е годы также выходит работа Пергамента (1945), посвященная бентосу Карского моря с перечислением всех видов (в том числе офиур), отмеченных в нем. В 1946 г. К.Н. Виноградовым была защищена докторская диссертация по фауне прикамчатских вод Тихого океана, содержащая много ценной информации о видовом составе и распространении офиур в этом регионе (Виноградов, 1946).

В 1950–1970-х годах изучение иглокожих, в частности офиур, в морях России продолжили ученики А.М. Дьяконова — З.И. Баранова и Т.С. Савельева. Под их авторством опубликованы данные об офиурах арктических (Баранова, 1964) и дальневосточных морей (Баранова, 1952, 1955, 1962, 1971, 1976), а также Черного моря (Баранова, Савельева, 1972). Особого внимания заслуживает кандидатская

диссертация Барановой (1952) по фауне иглокожих Берингова моря и прикамчатских вод Тихого океана, а также опубликованная ею статья (Баранова, 1955) с описанием 4 новых видов офиур.

Позднее Бажин (1987) выпускает статью о фауне иглокожих Авачинской губы, в которой приводятся краткие сведения о распространении 2 видов офиур. В 1988 г. Анисимова (1988) защищает кандидатскую диссертацию по теме “Структура фауны, распределение и экология иглокожих Баренцева моря и сопредельных районов Северного Ледовитого океана”, в которой приводятся материалы о 22 видах офиур.

В 1990-е и первое десятилетие XXI века продолжают активные исследования арктических морей. На основе материала, собранного ранее и в этот период, выходят сборники по фауне морей. В этих сборниках публикуются данные, в том числе, по иглокожим (Смирнов, Смирнов, 1990, 1994, 2006, 2009) и видовые списки офиур, составленные Смирновым (2001, 2004, 2010). В этот же период немецкий биолог Piepenburg выпускает свою работу по офиурам арктических морей (Piepenburg, 2000), в ней он рассматривает акватории морей Баренцева и Лаптевых. Значимые материалы по иглокожим также выходят под авторством Анисимовой для Баренцева (Анисимова, 2000) и Карского морей (Анисимова, 2003).

К 2010 г. накопленные материалы по фауне иглокожих дальневосточных морей России были представлены в виде атласа иглокожих и асцидий, включающий изображения и подробную информацию о 13 видах офиур (Явнов, 2010).

Ценными данными о видовой представленности офиур в различных районах Мирового океана также является опубликованный каталог, составленный на основе коллекции Лаборатории донной фауны океана при Институте океанологии им. П.П. Ширшова (Литвинова, 2010). Сводные же списки офиур непосредственно для морей России за весь период их исследований были составлены отдельно для евразийских морей и прилежащих глубоководных частей Арктики (Смирнов, 2001) и дальневосточных морей России (Смирнов, Смирнов, 2013). Первый список включал 30 видов змеехвосток, а второй — 78. Однако с учетом данных современных исследований в оба эти списка необходимо внести уточнения по распространению видов, а их систематическое положение необходимо привести в соответствие с действующей систематикой этого класса (Stöhr et al., 2024). Так, для дальневосточных морей на настоящий момент не учтены новые данные по 10 видам офиур глубоководных районов Охотского моря (Mironov et al., 2018). Одна из наиболее поздних работ по офиурам морей Российской Арктики — диссертация

Стратаненко (2022), в которой приводятся и уточняются современные сведения о видовом составе, биоразнообразии, биогеографии, распространении и условиях обитания офиур в морях российской Арктики.

Таким образом, на настоящий момент мы имеем несколько разрозненные, а в отдельных случаях не актуальные данные о фауне офиур морей России. В данной статье проводятся уточнение и обобщение имеющихся материалов по исследованию фауны офиур морей России с целью составления общего списка видов змеехвосток, встречающихся в морях Российской Федерации, а также анализа их биоразнообразия.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Район исследования включает в себя моря, омывающие берега Российской Федерации. Моря Северного Ледовитого океана — Баренцево, Белое, Карское, Лаптевых, Восточно-Сибирское

и Чукотское (рис. 1А), а также Черное море рассматриваются в работе в географических границах (рис. 1В). Для морей Дальнего Востока в основном анализируются районы, приведенные на рис. 2.

Материалом для настоящей работы послужили опубликованные данные (Анисимова, 1988, 2000, 2003; Ахметчина, 2007; Бажин, 1987; Баранова, 1952, 1955, 1962, 1964, 1971, 1976; Баранова, Савельева, 1972; Горбунов, 1932, 1933; Дьяконов, 1926, 1933, 1938, 1949, 1952, 1952а, 1954, 1955, 1958; Смирнов, Смирнов, 1990, 1994, 2006, 2009, 2009а; Пергамент, 1945; Шорыгин, 1926, 1928; Явнов, 2010; Anisimova, Cochrane, 2003; Mironov et al., 2018; Clark, 1911; Matsumoto, 1917; Piepenburg, 2000; Piepenburg, Schmid, 1996; Смирнов, Смирнов, 2013; Смирнов, 2001, 2004, 2010; Литвинова, 2010; Стратаненко, 2022; Стратаненко, Денисенко, 2017; Stöhr et al., 2024) распространения офиур в рассматриваемых морях с привлечением фондовых коллекционных материалов ЗИН РАН и КФ ТИГ ДВО РАН. Часть материала была собрана во время

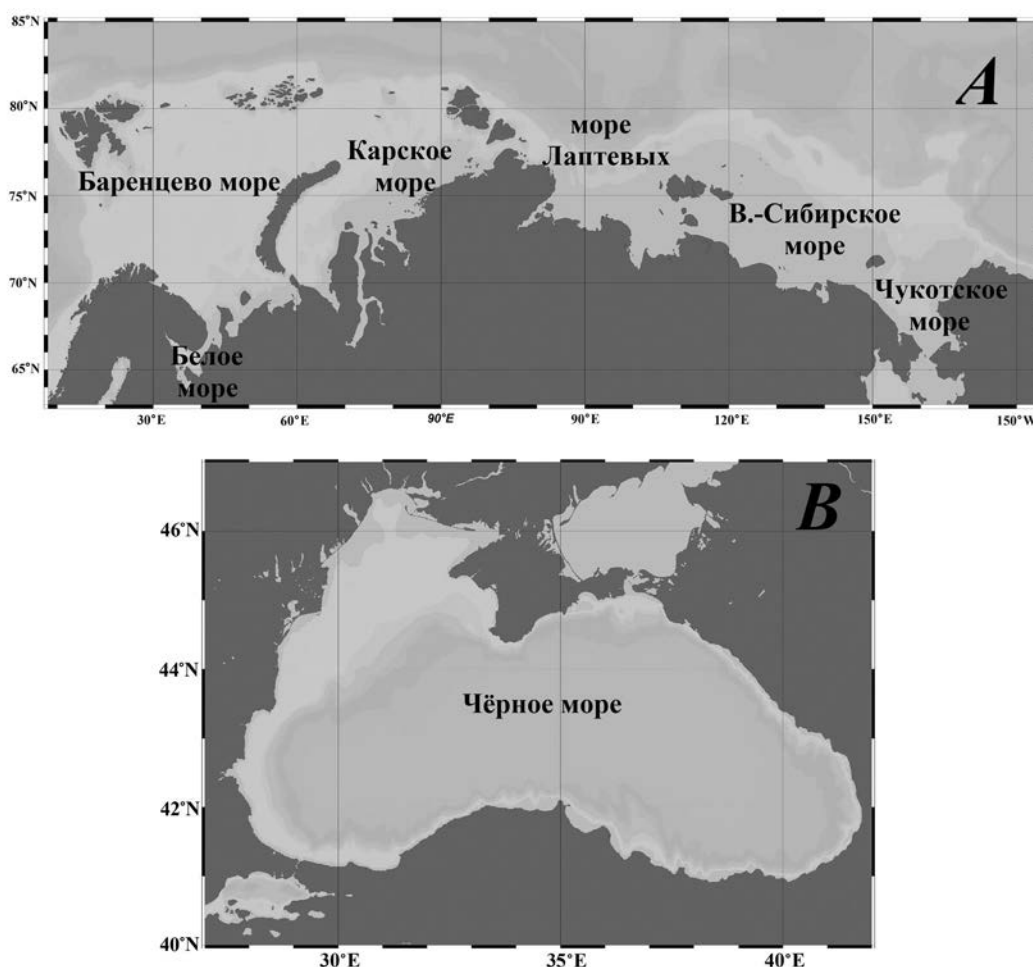
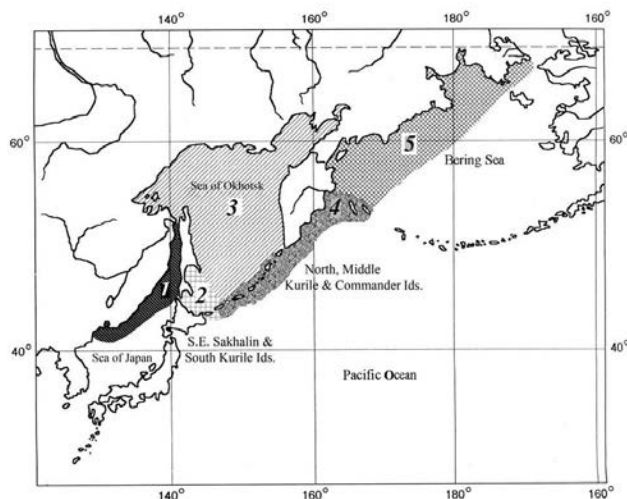


Рис. 1. Карта района исследований: А — моря Северного Ледовитого океана, В — Черное море.



**Рис. 2.** Районы исследований в Дальневосточных морях (по: Список видов ..., 2013): 1 — Японское море; 2 — Юго-Восточный Сахалин и Южные Курильские острова; 3 — Охотское море; 4 — Средние и Северные Курильские острова, юго-восточная часть полуострова Камчатка и Командорские острова; 5 — Берингово море.

научных экспедиций КФ ТИГ ДВО РАН в период с 1982 по 2023 г. в литоральной и сублиторальной зонах Охотского и Берингова морей (глубины от 3 до 580 м) и обработана непосредственно авторами. Кроме этого, были проанализированы данные отчетов Института Аляски США по Чукотскому морю (Blanchard et al., 2010, 2010a, 2011; Blanchard, Knowlton, 2013, 2013a, 2014; Blanchard, 2015).

Актуализация видовых названий и оценка принадлежности их к тому или иному таксономическому рангу проводились на основе единой базы данных по морским животным (WoRMS Editorial Board, 2024: [сайт]. URL: [www.marinespecies.org](http://www.marinespecies.org)).

Для исследования особенностей биоразнообразия офиур, оценки обособленности и сходства фаун в исследуемых районах применялись различные показатели. Были рассчитаны родовой коэффициент, прогнозируемое количество видов (Williams, 1947; Голиков, Скарлато, 1971). Соотношение автохтонных и аллохтонных тенденций в формировании фауны офиур исследуемых морей на уровне вида определялось по показателю насыщенности видового состава (отношение разницы между фактическим и прогнозируемым количеством видов к фактическому количеству зарегистрированных видов в конкретном море) (Малышев и др., 2000), а также значению родового коэффициента (РК) — отношения количества видов к общему количеству родов (Малышев, 1969).

Оценка сходства фаун офиур исследуемых районов по видовому составу выполнялась посредством кластеризации данных в программе PAST 4.04 (Hammer et al., 2001). Построение дендрограммы осуществлялось методом усредненного парного группового присоединения (paired group), в качестве меры сходства использовался индекс Кульчинского (Песенко, 1982).

Дополнительно в сравнительных целях были вычислены коэффициенты видового сходства Чекановского—Серенсена (Песенко, 1982).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

На основе проанализированного материала в общий список видов офиур морей, омывающих берега Российской Федерации, было включено 99 видов, принадлежащих 6 отрядам, 16 семействам и 37 родам. Из общего числа видов (99) в Японском море обитает 38, в Охотском — 54, в Беринговом — 43, в Белом — 5, в Баренцевом — 22, в Карском — 12, в Лаптевых — 13, в Восточно-Сибирском и Чукотском по 10 и в Черном — 4 (табл. 1). Кроме этого, в таблице приведены виды, нахождение которых в границах обсуждаемых морей в целом (или отдельных морей) вызывает сомнения, поэтому они не включены нами в общее количество видов. В числе этих видов были следующие: *Ophiura ophiura* (Linnaeus, 1758), *Ophiosabine anomala* (G.O. Sars, 1872), *Ophiactis balli* (W. Thompson, 1840). Все эти виды, по данным опубликованного атласа мегабентосных организмов Баренцева моря и сопредельных вод (Атлас ..., 2018), встречаются не в самом Баренцевом море, а на акватории, прилегающей к нему с запада, и с подтоком теплых вод могут в отдельные годы отмечаться в крайних западных районах моря, не являясь при этом постоянными обитателями данного моря.

Для Черного моря на данный момент подтвержденными обитателями из офиур являются 4 вида. При этом хотелось бы отметить, что *Ophiothrix fragilis* (Abildgaard in O.F. Müller, 1789), *Ophiura robusta* (Ayles, 1852) и *Amphipholis squamata* (Delle Chiaje, 1828) отмечаются вне территориальных вод Российской Федерации — в прибосфорском районе, тем не менее, поскольку мы рассматриваем Черное море в его географических границах, то считаем правильным включить их в общий список видов для этого моря.

Следует уточнить, что составленный для рассматриваемых морей список видов офиур является результатом обобщения и анализа многочисленных опубликованных работ и собственных материалов по распространению и встречаемости змеехвосток в изучаемых районах. Представленные в данном списке виды приведены в соответствие

Табл. 1. Видовой список офиур, встречающихся в морях России

Таксон	Японское море	Охотское море	Берингово море	Белое море	Баренцево море	Карское море	Море Лаптевых	Восточно— Сибирское море	Чукотское море	Черное море
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<b>Отряд Euryalida Lamarck, 1816</b>										
<b>Семейство Asteronychidae Ljungman, 1867</b>										
<i>Asteronyx loveni</i> Müller & Troschel, 1842	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Asteronyx niger</i> Djakonov, 1954	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
<b>Семейство Gorgonocephalidae Ljungman, 1867</b>										
<i>Astrochele laevis</i> H.L. Clark, 1911	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Astrocladus coniferus</i> (Döderlein, 1902)	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Gorgonocephalus lamarkii</i> (Müller & Troschel, 1842)	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—
<i>Gorgonocephalus eucnemis</i> (Müller & Troschel, 1842)	+	+	+	—	+	+	+	—	+	—
<i>Gorgonocephalus arcticus</i> Leach, 1819	—	—	—	+	+	+	+	+	+	—
<b>Отряд Ophiurida Müller &amp; Troschel, 1840 sensu O'Hara et al., 2017</b>										
<b>Семейство Astrophiuridae Sladen, 1879</b>										
<i>Astrophiura chariplax</i> Baranova, 1955	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
<b>Семейство Ophiosphalmidae O'Hara, Stöhr, Hugall, Thuy &amp; Martynov, 2018</b>										
<i>Ophiosphalma jolliense</i> (McClendon, 1909)	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Perlophiura profundissima</i> Belyaev & Litvinova, 1972	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
<b>Семейство не определено*</b>										
<i>Abyssura brevibrachia</i> Belyaev & Litvinova, 1976	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
<b>Семейство не определено*</b>										
<i>Anthophiura axiologa</i> H.L. Clark, 1911	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—
<b>Семейство Ophiuridae Müller &amp; Troschel, 1840</b>										
<i>Ophiocten affinis</i> (Lütken, 1858)	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—
<i>Ophiocten gracilis</i> (G.O. Sars, 1872)	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—
<i>Ophiocten hastatum</i> Lyman, 1878	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ophiocten sericeum</i> (Forbes, 1852)	—	—	+	—	+	+	+	+	+	—
<i>Ophiura albida</i> Forbes, 1839	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—
<i>Ophiura bathybia</i> H.L. Clark, 1911	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ophiura cryptolepis</i> H.L. Clark, 1911	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ophiura flagellata</i> (Lyman, 1878)	+	—	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ophiura gagara</i> Djakonov, 1949	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ophiura leptoctenia</i> H.L. Clark, 1911	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ophiura luetkenii</i> (Lyman, 1860)	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ophiura ophiura</i> (Linnaeus, 1758)**	—	—	—	—	?	—	—	—	—	+
<i>Ophiura robusta</i> (Ayres, 1852)	—	—	—	+	+	+	+	—	—	—
<i>Ophiura maculata</i> (Ludwig, 1886)	+	+	+	—	—	—	—	+	+	—
<i>Ophiura quadrispina</i> H.L. Clark, 1911	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ophiura sarsii</i> Lütken, 1855	+	+	+	—	+	+	+	+	+	—
<i>Ophiura zebra</i> Djakonov, 1954	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—

Таблица 1. Продолжение

Таксон	Японское море	Охотское море	Берингово море	Белое море	Баренцево море	Карское море	Море Лаптевых	Восточно— Сибирское море	Чукотское море	Черное море
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<b>Семейство не определено*</b>										
<i>Ophiopenia tetracantha</i> H.L. Clark, 1911	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ophiopenia vicina</i> Djakonov, 1935	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—
<b>Семейство Ophiopyrgidae Perrier, 1893</b>										
<i>Amphiophiura convexa</i> (Lyman, 1878)	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Amphiophiura megapota</i> (H.L. Clark, 1911)	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Amphiophiura pachyplax</i> Djakonov, 1954	—	+	—	—	—	—	—	—	+	—
<i>Ophiopleura borealis</i> Danielssen & Koren, 1877	—	—	—	—	+	+	+	+	—	—
<i>Ophioplinthus madseni</i> (Belyaev & Litvinova, 1972)	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ophiuroglypha irrorata irrorata</i> (Lyman, 1878)	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ophiuroglypha kinbergi</i> (Ljungman, 1866)	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Stegophiura brachyactis</i> (H.L. Clark, 1911)	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Stegophiura carinata</i> Djakonov, 1954	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Stegophiura nodosa</i> (Lütken, 1855)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	—
<i>Stegophiura ponderosa</i> (Lyman, 1878)	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Stegophiura stuwizii</i> (Lütken, 1857)	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—
<b>Отряд Ophioleucida O'Hara, Hugall, Thuy, Stöhr &amp; Martynov, 2017</b>										
<b>Семейство Ophioleucidae Matsumoto, 1915</b>										
<i>Ophioleuce oxycraspedon</i> Baranova, 1955	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ophiostriatus striatus</i> (Mortensen, 1933)	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—
<b>Отряд Ophioscolecida O'Hara, Hugall, Thuy, Stöhr &amp; Martynov, 2017</b>										
<b>Семейство Ophioscolecidae Lütken, 1869</b>										
<i>Ophioscolex glacialis</i> Müller & Troschel, 1842	—	—	—	—	+	+	+	+	—	—
<b>Семейство Ophiohelidae Perrier, 1893</b>										
<i>Ophiohelus pellucidus</i> Lyman, 1880	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
<b>Отряд Ophiacanthida O'Hara, Hugall, Thuy, Stöhr &amp; Martynov, 2017</b>										
<b>Семейство Ophiacanthidae Ljungman, 1867</b>										
<i>Ophiacantha adiaphora</i> H.L. Clark, 1911	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ophiacantha bathybia</i> H.L. Clark, 1911	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ophiacantha bidentata</i> (Bruzellius, 1805)	+	+	—	+	+	+	+	+	—	—
<i>Ophiacantha decaactis</i> Belyaev & Litvinova, 1976	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ophiacantha nutrix</i> Baranova, 1955	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ophiacantha omoplata</i> H.L. Clark, 1911	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ophiacantha rhachophora</i> H.L. Clark, 1911	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ophiacantha trachyacantha</i> Djakonov, 1954	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ophiacantha trachybactra</i> H.L. Clark, 1911	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ophiobes asaphes</i> H.L. Clark, 1911	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ophiobes brachygnatha</i> H.L. Clark, 1911	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—

Таблица 1. Продолжение

Таксон	Японское море	Охотское море	Берингово море	Белое море	Баренцево море	Карское море	Море Лаптевых	Восточно-Сибирское море	Чукотское море	Черное море
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Ophiolebes vivipara</i> Djakonov, 1949	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ophiolimna antarctica</i> (Lyman, 1879)	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ophiolimna bairdi</i> (Lyman, 1883)	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ophiophthalmus cataleimmoidus</i> (H.L. Clark, 1911)	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ophiophthalmus normani</i> (Lyman, 1879)	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ophiosabine anomala</i> (G.O. Sars, 1872)**	—	—	—	—	?	—	—	—	—	—
<i>Ophiosemmotes brevispina</i> (H.L. Clark, 1911)	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ophiosemmotes pachybastra</i> (H.L. Clark, 1911)	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ophiosemmotes tyloa</i> (H.L. Clark, 1911)	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
<b>Семейство Ophiotomidae Paterson, 1985</b>										
<i>Ophiacanthella acontophora</i> (H.L. Clark, 1911)	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ophiocomina nigra</i> (Abildgaard in O.F. Müller, 1789)	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—
<b>Отряд Amphilepidida O'Hara, Hugall, Thuy, Stöhr &amp; Martynov, 2017</b>										
<b>Семейство Ophiactidae Matsumoto, 1915</b>										
<i>Ophiopus arcticus</i> Ljungman, 1867	—	—	—	—	+	+	+	—	—	—
<i>Ophiactis balli</i> (W. Thompson, 1840)**	—	—	—	—	?	—	—	—	—	—
<b>Семейство Ophiopholidae O'Hara, Stöhr, Hugall, Thuy &amp; Martynov, 2018</b>										
<i>Ophiopholis aculeata</i> (Linnaeus, 1767)	+	+	+	+	+	+	+	—	+	—
<i>Ophiopholis mirabilis</i> (Duncan, 1879)	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ophiopholis pilosa</i> Djakonov, 1954	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
<b>Семейство Amphilepididae Matsumoto, 1915</b>										
<i>Ophiomonas bathybia</i> Djakonov, 1952	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
<b>Семейство Amphiuroidae Ljungman, 1867</b>										
<i>Amphiodia craterodonta</i> H.L. Clark, 1911	+	+	+	—	—	—	—	+	+	—
<i>Amphiodia cyclaspis</i> Djakonov, 1935	+	—	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Amphiodia (Amphiodia) fissa</i> (Lütken, 1869)	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Amphiodia periercta</i> H.L. Clark, 1911	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Amphioplus euryaspis</i> (H.L. Clark, 1911)	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Amphioplus (Amphioplus) macraspis</i> (H.L. Clark, 1911)	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Amphipholis kochii</i> Lütken, 1872	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Amphipholis murmanica</i> Djakonov, 1929	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—
<i>Amphipholis pugetana</i> (Lyman, 1860)	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Amphipholis squamata</i> (Delle Chiaje, 1828)	—	—	—	—	+	—	—	—	—	+
<i>Amphipholis torelli</i> Ljungman, 1872	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—
<i>Amphiura beringiana</i> Baranova, 1955	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Amphiura borealis</i> (G.O. Sars, 1872)	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—
<i>Amphiura carchara</i> H.L. Clark, 1911	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Amphiura (Amphiura) diomedea</i> Lütken & Mortensen, 1899	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—



Таблица 1. Окончание

Таксон	Японское море	Охотское море	Берингово море	Белое море	Баренцево море	Карское море	Море Лаптевых	Восточно— Сибирское море	Чукотское море	Черное море
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Amphiura inepta</i> Djakonov, 1954	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Amphiura lepidaspis</i> Djakonov, 1935	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Amphiura (Amphiura) psilopora</i> Clark, 1911	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Amphiura stepanovi</i> Djakonov, 1954	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
<i>Amphiura sundevalli</i> (Müller & Troschel, 1842)	—	+	+	—	+	+	+	+	+	—
<i>Amphiura retusa</i> Djakonov, 1954	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Amphiura triaina</i> Djakonov, 1954	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Amphiura tumulosa</i> Djakonov, 1954	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Amphiura ushakovi</i> Djakonov, 1954	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Dougaloplus derjugini</i> (Djakonov, 1949)	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
<b>Семейство Ophiotrichidae Ljungman, 1867</b>										
<i>Ophiotrix fragilis</i> (Abildgaard in O.F. Müller, 1789)	—	—	—	—	+	—	—	—	—	+
Всего	38	54	43	5	22	12	13	10	10	4

\* По данным современной систематики для отдельных видов принадлежность их к конкретному семейству не определена (Stöhr et al., 2024).

\*\* Виды, находки которых в том или ином море вызывают сомнения и требуют уточнений и которые поэтому не учитываются при подсчете общего числа видов.

с современной систематикой этого класса иглокожих и актуальными в настоящее время данными об их находках в исследуемых морях. В связи с этим наблюдаемое некоторое расхождение представленного в настоящей работе списка и уже опубликованных списков (Смирнов, 2001; Смирнов, Смирнов, 2013) весьма закономерно.

Самыми обильными по количеству видов в рассматриваемых морях являются отряды Ophiurida Müller & Troschel 1840 sensu O'Hara et al. 2017 (36 видов) и Amphilepidida O'Hara, Hugall, Thuy, Stöhr & Martynov 2017 (31 вид). Наиболее разнообразно в фауне офиур представлены семейства Amphiuridae Ljungman 1867 (25 видов), Ophiacanthidae Ljungman 1867 (19 видов) и Ophiuridae Müller & Troschel 1840 (17 видов). При этом следует отметить, что для ряда видов в современной систематике семейства, к которым бы они однозначно относились, не определены, в нашем списке таких видов 4 — *Abyssura brevibrachia* Belyaev & Litvinova 1976, *Anthophiura axiologa* H.L. Clark 1911, *Ophiopenia tetracantha* H.L. Clark 1911, *Ophiopenia vicina* Djakonov 1935 (табл. 1). На уровне рода наибольшим количеством видов характеризуются — *Ophiura* Lamarck 1801 и *Amphiura* Forbes 1843 (по 13 видов в каждом роду).

Во всех рассматриваемых районах, в том числе в Черном море, встречены представители только 2 отрядов Ophiurida и Amphilepidida; отряды Euryalida Lamarck 1816, Ophiacanthida O'Hara, Hugall, Thuy, Stöhr & Martynov 2017, Ophioscolecida O'Hara, Hugall, Thuy, Stöhr & Martynov 2017 и Ophiroleucida O'Hara, Hugall, Thuy, Stöhr & Martynov 2017 не отмечены только в Черном море.

В анализируемых морях по представленности таксонов рангом ниже отряда можно отметить, что офиуры отдельных семейств и родов встречаются только в морях Дальнего Востока (Японское, Охотское, Берингово) или морях Северного Ледовитого океана (Баренцево, Карское, Лаптевых, Восточно-Сибирское). Из семейств, свойственных фауне дальневосточных морей, можно назвать следующие: Asteronychidae Ljungman 1867, Astrophiuridae Sladen 1879, Ophiophthalmidae O'Hara, Stöhr, Hugall, Thuy & Martynov 2018, Ophiophelidae Perrier 1893, Amphilepididae Matsumoto 1915. Для арктических морей характерными являются семейства Ophioscolecidae Lütken 1869 и Ophiactidae Matsumoto 1915.

Список родов офиур, уникальных (в пределах анализируемых морей) для дальневосточных морей,

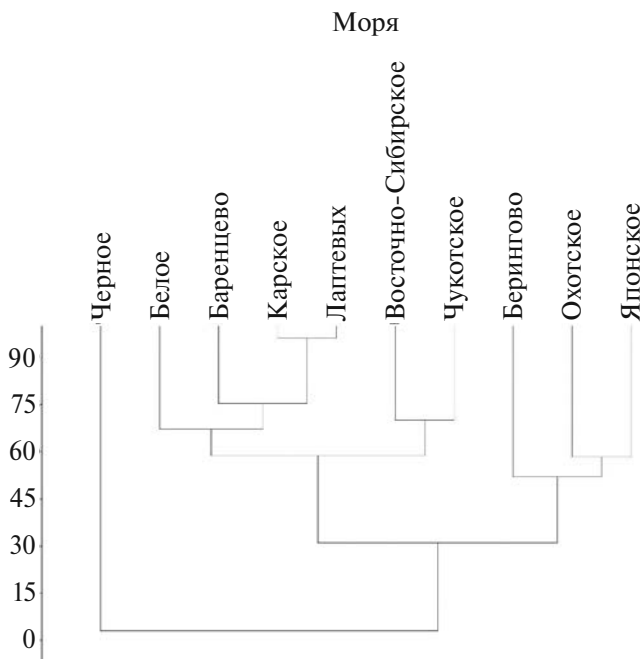


Рис. 3. Дендрограмма видового сходства фаун офиур исследуемых морей.

включает в себя: *Asteronyx* Müller & Troschel 1842, *Astrochele* Verrill 1878, *Astrocladus* Verrill 1899, *Astrophium* Sladen 1879, *Ophiosphalma* H.L. Clark 1941, *Abyssura* Belyaev & Litvinova 1976, *Anthophiura* H.L. Clark 1911, *Ophiopenia* H.L. Clark 1911, *Ophiuroglypha*

Hertz 1927, *Ophioplinthus* Lyman 1878, *Perlophiura* Belyaev & Litvinova 1972, *Ophioleuce* Koehler 1904, *Ophiophelus* Lyman 1880, *Ophiolebes* Lyman 1878, *Ophiosemmotes* Matsumoto 1917, *Ophiolimna* Verrill 1899, *Ophiophthalmus* Matsumoto 1917 non Fitzinger 1843, *Ophiacanthella* Verrill 1899, *Ophiomonas* Djakonov 1952, *Dougaloplus* A.M. Clark 1970, *Amphioplus* Verrill 1899. Роды, характерные для морей Северного Ледовитого океана (также в пределах рассматриваемой области) и не отмеченные в дальневосточных морях, представлены меньшим количеством: *Ophiopleura* Danielssen & Koren 1877, *Ophiostriatus* Madsen 1983, *Ophioscolex* Müller & Troschel 1842, *Ophiocomina* Koehler in Mortensen 1920, *Ophiopus* Ljungman 1867.

Кластеризация имеющихся данных позволила выделить три основные группы фаун офиур – Дальневосточную, фауну морей Северного Ледовитого океана и фауну Черного моря (рис. 3). При этом внутри выделенных кластеров уровень сходства между морями достаточно сильно различается. Так, в группе морей Северного Ледовитого океана максимальное сходство по видовому составу демонстрируют моря Карское и Лаптевых (более 90%), а Белое море стоит особняком от всех морей, входящих в эту группу. Следует уточнить, что Белое море в данном случае не является каким-то уникальным по видовому составу офиур и его некоторая обособленность относительно других рассматриваемых морей обусловлена лишь невысоким видовым обилием (5 видов). В группе Дальневосточных морей на видовом уровне наиболее схожи

Табл. 2. Коэффициенты сходства фаун офиур исследуемых морей

Море	Японское море	Охотское море	Берингово море	Белое море	Баренцево море	Карское море	Море Лаптевых	Восточно-Сибирское море	Чукотское море	Черное море
Японское море	38									
Охотское море	0.57	54								
Берингово море	0.49	0.54	43							
Белое море	0.14	0.10	0.08	5						
Баренцево море	0.17	0.16	0.19	0.37	22					
Карское море	0.20	0.18	0.22	0.59	0.71	12				
Море Лаптевых	0.20	0.18	0.21	0.56	0.69	0.96	13			
Восточно-Сибирское море	0.21	0.19	0.23	0.40	0.50	0.73	0.70	10		
Чукотское море	0.25	0.25	0.30	0.40	0.44	0.64	0.61	0.70	10	
Черное море	0	0	0	0	0.08	0	0	0	0	4

Примечание. По диагонали указано количество видов для каждого из морей, под диагональю приведены коэффициенты сходства Серенсена–Чекановского.

**Табл. 3.** Таксономическая структура фауны офиур исследуемых морей

Таксоны, показатели	Японское море	Охотское море	Берингово море	Белое море	Баренцево море	Карское море	Море Лаптевых	Восточно-Сибирское море	Чукотское море	Черное море
Классы	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Отряды	4	5	5	4	5	5	6	5	3	2
Семейства	8	9	12	5	10	8	9	6	5	3
Роды	18	22	24	5	13	10	11	9	8	4
Виды	38	54	43	5	22	12	13	10	10	4
Родовой коэффициент (РК)	2.11	2.45	1.79	1.00	1.69	1.20	1.18	1.11	1.25	1.00
Ожидаемое количество видов	26.6	35.8	32.2	5.7	17.9	11.6	12.8	9.8	9.0	4.1
Насыщенность видового состава	0.30	0.34	0.25	−0.13	0.19	0.03	0.01	0.02	0.10	−0.03

фауны Японского и Охотского морей, Берингово же море хотя и имеет высокую степень сходства по этим показателям с перечисленными морями (около 48%), все-таки обладает отличительными чертами, что, по всей видимости, связано с его географическим положением и более активным обменом с фауной морей Северного Ледовитого океана. Черное море, являясь южным, внутренним морем, относящимся к Атлантическому океану, закономерно демонстрирует нулевое сходство со всеми рассматриваемыми морями, за исключением Баренцева моря. У Черного и Баренцева морей отмечено два общих вида — *Amphipholis squamata* (Delle Chiaje, 1828) и *Ophiothrix fragilis* (Abildgaard in O.F. Müller 1789). Фауна обоих этих морей имеет преимущественно североатлантические корни.

Правильность выделения кластеров в значительной степени также подтверждает расчетная мера сходства по Серенсену—Чекановскому (табл. 2). Полученные коэффициенты указывают на то, что сходство морей Дальнего Востока и морей Северного Ледовитого океана в редких случаях превышает 25%, находясь преимущественно в диапазоне 10–20%. Максимальное сходство по видовому составу для данных регионов было выявлено между морями Чукотским и Беринговым (30%).

Общее число видов, входящих в группу дальневосточных морей — 81, морей Ледовитого океана — 26, Черного моря — 4.

Расчетные значения видовой насыщенности указывают на то, что в дальневосточных морях России на видовом уровне преобладают автохтонные тенденции формирования фауны. На высокий уровень автохтонности данного региона также указывают высокие, относительно других морей, расчетные величины родového коэффициента (РК)

(табл. 3). В целом, полученные результаты в той или иной степени подтверждают гипотезу Дьяконова (1945) о том, что современная фауна иглокожих арктических морей была сформирована за счет миграции видов в послеледниковый период главным образом из Северной Пацифики через Берингов пролив в восточном направлении с последующим расселением в пределах всей Арктики.

В остальных морях показатели видовой насыщенности и РК значительно уступали таковым для дальневосточных морей (табл. 3), особенно сильно это проявилось для Белого и Черного морей, где значения видовой насыщенности были отрицательными. Таким образом, можно говорить о том, что в развитии фауны офиур этих морей в большей степени преобладают аллохтонные тенденции (вселение видов из соседних морей с более богатой фауной).

## БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю благодарность А.В. Мартынову (Научно-исследовательский зоологический музей МГУ имени М.В. Ломоносова) и И.С. Смирнову (Лаборатория морских исследований ЗИН РАН) за помощь в определении видов. Также авторы выражают признательность рецензентам за внимательное прочтение рукописи, ценные замечания и рекомендации.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа осуществлялась при финансовой поддержке Российской академии наук (проект № 122031100275-4).

## 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

- Атлас мегабентосных организмов Баренцева моря и сопредельных акваторий, 2018. / Захаров Д.В., Стрелкова Н.А., Манушин И.Е. [и др.]. ПИНРО. Мурманск: ПИНРО. 530 с.
- Анисимова Н.А., 1988. Структура фауны, распределение и экология иглокожих Баренцева моря и сопредельных районов Северного Ледовитого океана. Автореф. дис. канд. биол. наук. Дальние Зеленцы: ММБИ Кольского филиала АН СССР. 20 с.
- Анисимова Н.А., 2000. Иглокожие (Echinodermata) Баренцева моря // Современный бентос Карского и Баренцева морей. С. 228–362.
- Анисимова Н.А., 2003. Иглокожие южной части Карского моря (по результатам количественных сборов 1993–1994 гг.) // Фауна беспозвоночных Карского, Баренцева и Белого морей. С. 111–129.
- Ахметчина О.Ю., 2007. Анализ современного состояния фауны иглокожих южной части Карского моря // Биология и океанография Северного морского пути: Баренцево и Карское моря. 2-е издание. С. 111–117.
- Бажин А.Г., 1987. К фауне иглокожих Авачинской губы // Исследования иглокожих дальневосточных морей. С. 5–20.
- Баранова З.И., 1952. Фауна иглокожих Берингова моря и прикамчатских вод Тихого океана. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: ЗИН РАН. 10 с.
- Баранова З.И., 1955. Новые виды и подвиды иглокожих (Echinodermata) из Берингова моря // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 18. С. 334–342.
- Баранова З.И., 1962. Иглокожие Курильских островов // Исследование дальневосточных морей СССР. № 8. С. 347–363.
- Баранова З.И., 1964. Иглокожие (Echinodermata), собранные экспедицией на л/р “Ф. Литке” в 1955 г. // Научные результаты высокоширотных океанографических экспедиций в северную часть Гренландского моря и прилегающие районы арктического бассейна в 1955–1958 гг. Труды арктического и антарктического научно-исследовательского института. Т. 259. С. 355–372.
- Баранова З.И., 1971. Иглокожие залива Посьета Японского моря // Фауна и флора залива Посьета Японского моря. Исследование фауны морей. № 8(16). С. 242–264.
- Баранова З.И., 1976. Тип иглокожие (Echinodermata) // Животные и растения залива Петра Великого. С. 114–120.
- Баранова З.И., Савельева Т.С., 1972. Тип иглокожие – Echinodermata // Определитель фауны Черного и Азовского морей. В 3-х томах. Т. 3. С. 271–288.
- Виноградов К.Н., 1946. Фауна прикамчатских вод Тихого океана. Дис. ... докт. биол. наук. Л.: ЗИН РАН. 767 с.
- Голиков А.Н., Скарлато О.А., 1971. Некоторые вопросы систематики и экологии морских моллюсков и перспективы их изучения // Моллюски. Пути, методы и итоги их изучения. Т. 4. С. 24–27.
- Горбунов Г.П., 1932. К познанию фауны иглокожих Земли Франца-Иосифа и моря Королевы Виктории // Труды Арктического института. Т. 2. С. 93–139.
- Горбунов Г.П., 1933. К познанию фауны иглокожих побережья северного острова Новой Земли // Труды Арктического института. Т. 7. С. 41–70.
- Дьяконов А.М., 1926. Иглокожие Баренцева, Карского и Белого морей // Труды Ленинградского общества естествоиспытателей. Т. 61. № 2. С. 98–131.
- Дьяконов А.М., 1933. Иглокожие северных морей // Определители по фауне СССР, изданные Зоологическим институтом АН СССР. № 8. 166 с.
- Дьяконов А.М., 1938. Иглокожие (Echinodermata) залива Сяоху в Японском море // Гидробиологической экспедиции ЗИН АН 1934 г. на Японском море. № 2. С. 425–498.
- Дьяконов А.М., 1945. Взаимоотношения арктической и тихоокеанской морских фаун на примере зоогеографического анализа иглокожих // Журнал общей биологии. Т. 6. № 2. С. 125–155.
- Дьяконов А.М., 1949. Определитель иглокожих дальневосточных морей (Берингова, Охотского и Японского) // Известия ТИНРО. Т. 30. 130 с.
- Дьяконов А.М., 1952. Иглокожие (Echinodermata) Чукотского моря и Берингова пролива // Крайний северо-восток СССР. Т. 2. С. 286–310.
- Дьяконов А.М., 1952а. Иглокожие абиссальных глубин прикамчатских вод // Исследования дальневосточных морей СССР. № 3. С. 116–130.
- Дьяконов А.М., 1954. Офиуры (змеехвостки) морей СССР. М.–Л.: АН СССР. 135 с.
- Дьяконов А.М., 1955. Об амфипацифическом распространении иглокожих // Памяти академика Л. С. Берга. С. 449–462.
- Дьяконов А.М., 1958. Новости фауны иглокожих (Echinodermata) юго-западного побережья Сахалина по сборам экспедиции Зоологического института Академии наук СССР в 1946

- году // Исследования дальневосточных морей СССР. № 5. С. 260–270.
- Литвинова Н.М.*, 2010. Каталог офиур (Echinodermata, Ophiuroidea) Мирового океана из коллекции Лаборатории донной фауны океана Института океанологии им. П.П. Ширшова Российской академии наук. М.: ЛЕНАНД. 71 с.
- Малышев Л.И.*, 1969. Зависимость флористического богатства от внешних условий и исторических факторов // Ботанический журнал. Т. 54. № 8. С. 1137–1147.
- Малышев Л.И., Байков К.С., Доронькин В.М.*, 2000. Флористическое деление Азиатской России на основе количественных признаков // Krylovia. № 2(1). С. 3–16.
- Пергамент Т.С.*, 1945. Бентос Карского моря // Проблемы Арктики. Серия 1. С. 102–132.
- Песенко Ю.А.*, 1982. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях – М.: Наука. 278 с.
- Смирнов И.С.*, 2004. Class Ophiuroidea // Фауна и экосистемы моря Лаптевых и сопредельных участков арктического бассейна. Ч. 2. Исследование фауны морей. Т. 54(62). С. 157–158.
- Смирнов И.С.*, 2010. Class Ophiuroidea // Фауна Восточно-Сибирского моря, закономерности развития и количественного распределения донных сообществ. Исследование фауны морей. Т. 66 (74). С. 241–242.
- Смирнов А.В., Смирнов И.С.*, 1990. Иголокожие моря Лаптевых // Экосистемы Новосибирского мелководья и фауна моря Лаптевых и сопредельных вод. Исследование фауны морей. Т. 37(45). С. 411–462
- Смирнов А.В., Смирнов И.С.*, 1994. Иголокожие Восточно-Сибирского моря // Фауна Восточно-Сибирского моря. Часть 3. Исследование фауны морей. Т. 49 (57). С. 132–182.
- Смирнов А.В., Смирнов И.С.*, 2006. Новые находки иголокожих в море Лаптевых (по материалам экспедиций 1993–1998 гг.) // Морские беспозвоночные Арктики, Антарктики и Субантарктики. Исследование фауны морей. Т. 56(64). С. 93–139.
- Смирнов А.В., Смирнов И.С.*, 2009. Фауна иголокожих Чукотского моря и Берингова пролива // Экосистемы и биоресурсы Чукотского моря и сопредельных акваторий. Исследование фауны морей. Т. 64 (72). С. 154–199.
- Смирнов А.В., Смирнов И.С.*, 2009а. Экосистемы и биоресурсы Чукотского моря // Исследования фауны морей. Т. 64(72). С. 154–199.
- Смирнов И.С.*, 2001. Класс Ophiuroidea / Сиренко Б.И. (ред.) // Исследования фауны морей. Т. 51(59). С. 125.
- Смирнов И.С., Смирнов А.В.*, 2013. Класс Ophiuroidea / Сиренко Б.И. (ред.) // Исследования фауны морей. Т. 75(83). С. 191–195.
- Список видов свободноживущих беспозвоночных дальневосточных морей России, 2013. / В серии: Исследование фауны морей. Т. 75(83). Санкт-Петербург. С. 255.
- Стратаненко Е.А.*, 2022. Биоразнообразие, биогеография и роль офиур (Echinodermata, Ophiuroidea) в донных сообществах морей российской Арктики. Дис. ... канд. биол. наук. Санкт-Петербург: ЗИН РАН. 191 с.
- Стратаненко Е.А., Денисенко С.Г.*, 2017. Биоразнообразие офиур в арктических морях России // Ученые записки Российского государственного гидрометеорологического института. № 46. С. 194–199.
- Шорыгин А.А.*, 1926. Иголокожие Белого моря // Труды Плавучего Морского Научного Института. Т. 2. № 1. С. 3–59.
- Шорыгин А.А.*, 1928. Иголокожие Баренцева моря // Труды Морского Научного Института. Т. 3. № 4. С. 5–107.
- Явнов С.В.*, 2010. Атлас иголокожих и асцидий дальневосточных морей России. Владивосток: Русский Остров. 176 с.
- Anisimova N.A., Cochrane S.J.*, 2003. An annotated checklist of the echinoderms of the Svalbard and Franz Josef Land archipelagos and adjacent waters // Sarsia. № 88. P. 113–135.
- Blanchard A.L., Nichols H., Parris C.*, 2010. Environmental Studies Program in the Chukchi Sea: Benthic ecology of the Burger and Klondike Survey areas // Annual report. – ConocoPhillips Alaska, Inc. and Shell Exploration and Production Company. Anchorage, Alaska. 72 p.
- Blanchard A.L., Parris C., Nichols H.*, 2010a. Environmental Studies Program in the Northeastern Chukchi Sea: Benthic ecology of the Burger and Klondike Survey areas // Annual report. – ConocoPhillips Alaska, Inc. and Shell Exploration and Production Company. Anchorage, Alaska. 86 p.
- Blanchard A.L., Parris C., Knowlton A.L.*, 2011. Chukchi Sea environmental studies program 2008–2010: Benthic ecology of the Northeastern Chukchi Sea // Final report. – ConocoPhillips Alaska, Inc. and Shell Exploration and Production company. Anchorage, Alaska. 118 p.
- Blanchard A.L., Knowlton A.L.*, 2013. Chukchi Sea environmental studies program 2008–2010: Benthic ecology of the Northeastern Chukchi Sea. – ConocoPhillips Alaska, Inc. and Shell Exploration and Production Company. Anchorage, Alaska. 190 p.
- Blanchard A.L., Knowlton A.L.*, 2013a. Chukchi Sea environmental studies program 2008–2012: Benthic ecology of the Northeastern Chukchi Sea // Final report. – ConocoPhillips Alaska, Inc. and Shell Exploration and Production Company. Anchorage, Alaska. 190 p.
- Blanchard A.L., Knowlton A.L.*, 2014. Chukchi Sea environmental studies program: Benthic ecology of the Northeastern Chukchi Sea 2008–2013 // Final

- report. — ConocoPhillips Alaska, Inc. and Shell Exploration and Production Company. Anchorage, Alaska. 52 p.
- Blanchard A.L., 2015. Chukchi Sea environmental studies program 2008-2014: Benthic ecology of the North-eastern Chukchi Sea // Final report. — ConocoPhillips Alaska, Inc. and Shell Exploration and Production Company. Anchorage, Alaska. 38 p.
- Clark H.L., 1911. North Pacific ophiurans in the collection of the United States National Museum // Bulletin of the United States National Museum. № 75. 302 p.
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D., 2001. Past: Paleontological statistics software package for education and data analysis // Palaeontologia Electronica. № 4(1). Part. 4. P. 1–9.
- Matsumoto H., 1917. A monograph of Japanese Ophiuroidea, arranged according to a new classification // Journal of the College of Science, Imperial University Tokyo. № 38. 408 p.
- Mironov A.N., Minin K.V., Dilman A.B., Smirnov I.S., 2018. Deep-sea echinoderms of the Sea of Okhotsk // Deep-Sea Research. Part II. № 154. P. 342–357.
- Piepenburg D., 2000. Arctic brittle stars (Echinodermata: Ophiuroidea) // Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev. № 38. P. 189–256.
- Piepenburg D., Schmid M.K., 1996. Brittle star fauna (Echinodermata: Ophiuroidea) of the Arctic northwestern Barents Sea: composition, abundance, biomass and spatial distribution // Polar Biol. № 16. P. 383–392.
- Stöhr S., O'Hara T., Thuy B., 2024. World Ophiuroidea Database. Ophiuroidea. [Electronic resource]. Accessed through: World Register of Marine Species at: <https://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=123084> on 2024-02-28
- Williams C.B., 1947. The logarithmic series and its application to biological problems // Cambridge Journal of Ecology. V. 34. № 2. P. 253–272.
- WoRMS Editorial Board, 2024. World Register of Marine Species [Electronic resource]. Available online at URL: <https://www.marinespecies.org> at VLIZ. doi:10.14284/170

## BIODIVERSITY OF THE BRITTLE STAR FAUNAS OF RUSSIA'S SEAS (ECHINODERMATA, OPHIUROIDEA)

E. A. Stratanenko<sup>1, \*</sup>, V. G. Stepanov<sup>2, \*\*</sup>, E. G. Panina<sup>1, \*\*\*</sup>

<sup>1</sup>Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, 199034 Russia

<sup>2</sup>Kamchatka Branch, Pacific Geographical Institute, Far Eastern Branch, Russian Academy of Science, Petropavlovsk-Kamchatsky, 683000 Russia

\*e-mail: [e.stratanenko@mail.ru](mailto:e.stratanenko@mail.ru)

\*\*e-mail: [vgstepanov@inbox.ru](mailto:vgstepanov@inbox.ru)

\*\*\*e-mail: [panina1968@mail.ru](mailto:panina1968@mail.ru)

A comparative analysis of the brittle star faunas of the seas surrounding the Russian Federation (White, Barents, Kara, Laptev, East Siberian, Chukchi, Bering, Okhotsk, Japan, Black) was carried out based both on literature and original data. The brittle star species in the seas under consideration total 99. The largest number of species is represented in the Sea of Okhotsk (54 species), vs the lowest in the Black and White seas (4 and 5 species, respectively). Three groups are naturally distinguished in the ophiuroid faunas of the study area: the fauna of the seas of the Arctic Ocean, the Far Eastern Seas, and the Black Sea. In the group of the Arctic Ocean faunas the greatest similarity in species composition was noted between the Kara and Laptev seas, in the group of the Far Eastern Seas faunas, between the seas of Japan and Okhotsk. The Bering and Chukchi Seas showed the greatest similarity between these two groups. The autochthonous tendencies of fauna formation at the species level prevail in the Far Eastern seas of Russia, while allochthonous trends, to varying degrees, are observed in the other seas (introductions of species from neighboring seas with richer faunas).

**Keywords:** ophiuroids, distribution, similarity

УДК 599.363.2.:591

## “ПРАВИЛО РЕСУРСОВ” МАКНАБА И АДАПТИВНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ЧЕРЕПА ОБЫКНОВЕННОЙ БУРОЗУБКИ (*SOREX ARANEUS* L., EULIROTYRNLA, SORICIDAE) ИЗ РАЗЛИЧНЫХ ЭКОСИСТЕМ

© 2025 В. Н. Орлов<sup>а</sup> \*, А. В. Бобрецов<sup>б</sup> \*\*, Д. М. Кривоногов<sup>с</sup> \*\*\*, А. В. Щегольников<sup>с</sup> \*\*\*\*

<sup>а</sup>Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН, Москва, 119071

Россия

<sup>б</sup>Печоро-Илычский государственный природный заповедник, пос. Якша, 169436 Республика Коми, Россия

<sup>с</sup>Нижегородский государственный университет имени Н.И. Лобачевского (Арзамасский филиал), Арзамас, 607220 Россия

\*e-mail: orlovvic@yandex.ru

\*\*e-mail: avbobr@mail.ru

\*\*\*e-mail: deniskrивonogov@mail.ru

\*\*\*\*e-mail: mister.shegolkov@yandex.ru

Поступила в редакцию 18.06.2024

После доработки 27.11.2024

Принята к публикации 04.12.2024

Адаптивные особенности черепа сопоставлены с ресурсом почвенной мезофауны в популяциях трех мономорфных хромосомных рас обыкновенной бурозубки из различных экосистем. В суровых климатических условиях кустарниковой тундры района Воркуты (67°29' N), с крайне низкой численностью дождевых червей, для популяции расы Серов характерны мелкие размеры черепа и мозговой капсулы, относительно низкая высота нижней челюсти. Поэтому следует ожидать мелких размеров височного мускула и уменьшения силы его сокращения ( $F_{mt}$ ), а при коротком плече его силы ( $l_1$ ) также малой силы сжатия челюстей ( $F_{сж}$ ) по сравнению с бурозубками из других локалитетов. В экосистеме тундры подтверждается “правило ресурсов” Макнаба и нарушается правило Бергмана (оптимизация метаболизма за счет относительного уменьшением поверхности тела). В суровых климатических условиях горного района северной тайги (62°05' N, 520–650 м над ур. м.), с высокой численностью дождевых червей, для популяции расы Серов характерны крупные размеры черепа и мозговой капсулы и увеличение относительной высоты нижней челюсти. Поэтому следует ожидать увеличения массы и силы сокращения височного мускула ( $F_{mt}$ ) при удлиненном плече его силы ( $l_1$ ) и, как следствие, увеличения силы сжатия челюстей ( $F_{сж}$ ). В горной тайге подтверждается “правило ресурсов” Макнаба и правило Бергмана. В оптимальных климатических условиях елово-широколиственных лесов (55°44' N) с высокой численностью дождевых червей для бурозубок расы Москва характерны мелкие размеры черепа и мозговой капсулы. Поэтому следует ожидать уменьшения массы и силы сокращения височного мускула ( $F_{mt}$ ). Но меньшая сила височного мускула компенсируется удлинением плеча его силы ( $l_1$ ) (увеличена высота и уменьшена длина челюсти), поэтому сила сжатия челюстей ( $F_{сж}$ ) не уменьшается. С оптимизацией метаболизма связаны и мелкие размеры бурозубок в более комфортных по температуре местообитаниях — подтверждается правило Бергмана, но нарушается правило ресурсов Макнаба. Результаты исследования показывают, что климатические условия способны прямо влиять на размеры тела бурозубок, подтверждая правило Бергмана, а не только опосредованно через продуктивность среды. Этот вывод следует рассматривать как предварительный, нуждающийся в подтверждении на популяциях других хромосомных рас.

**Ключевые слова:** *Sorex araneus*, мономорфные хромосомные расы, краниометрическая дифференциация, сила височного мускула, сила сжатия челюстей

DOI: 10.31857/S0044513425010059, EDN: syrcoa

Описание хромосомных рас по всему ареалу обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L.) стимулировало исследования географической изменчивости этого вида, отражающие как особенности современных местообитаний, так и разную эволюционную историю популяций, реконструировать которую частично удастся по кариотипам (Searle et al., 2019; Орлов и др., 2023).

Предыдущие исследования не дали однозначного ответа на вопрос о том, какие факторы влияют на размерные показатели тела и черепа бурозубок. В сложном взаимодействии различных факторов отмечалась ведущая роль обилия и доступности кормовых ресурсов, “правило ресурсов” (McNab, 2010). В соответствии с этим правилом в районах с богатыми и доступными кормовыми ресурсами землеройки должны иметь более крупные размеры, а в районах с бедными ресурсами — более мелкие, но при этом необходимо учитывать влияние климата, широты и высоты местности и другие факторы.

В одинаковых климатических условиях отмечалось увеличение размеров в экосистемах с более высокой продуктивностью. Так, из трех местообитаний бурозубок на северо-востоке Польши — суходольном луге, низинном болоте и пойменном лесу — наиболее крупные особи обнаружены в местообитании с более высокой численностью бурозубок — осоковом болоте (Wójcik et al., 2000). Также отмечалось увеличение размеров бурозубок в более суровых климатических условиях предгорий и гор (Polly, 2007; Щипанов и др., 2011; Shchirapov et al., 2014; Бобрецов и др., 2020). Напротив, в Норвегии мелкие бурозубки обитают во внутренних, более холодных районах страны, не подтверждалось также увеличение размеров бурозубок в северных широтах (Frafjord, 2008).

Для исследования сложных вопросов влияния продуктивности среды и климата на морфометрическую изменчивость обыкновенной бурозубки удобно сравнивать выборки мономорфных хромосомных рас этого вида, все особи которых имеют расово-специфический признак в кариотипе. Можно утверждать, что популяции такой хромосомной расы связаны родством, это монофилетическая группа, независимо от степени их морфологических различий.

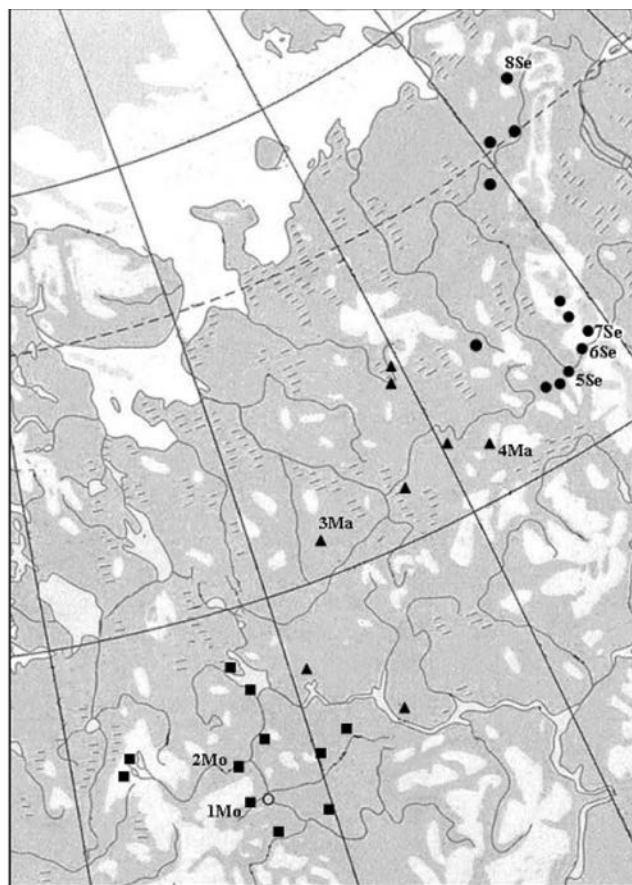
В качестве объектов исследования выбраны три хромосомные расы (Москва, Мантурово и Серов) с обширными ареалами в Восточной Европе и разной эволюционной историей (Орлов и др., 2023). В каждой из этих рас все особи имеют по пять пар расово-специфических метацентрических хромосом: Москва — *gm*, *hi*, *kr*, *no*, *pq*, Мантурово — *go*, *hi*, *kq*, *mn*, *pr*, Серов — *go*, *hn*, *ip*, *km*, *qr*.

Целью настоящей работы является анализ адаптивной изменчивости размеров черепа в популяциях монофилетических по происхождению хромосомных рас в экосистемах, различающихся

обилием кормовых ресурсов этого вида, а также климатом, широтой и высотой местности. В анализе адаптивных преобразований черепа обыкновенной бурозубки мы исходим из известных морфофункциональных особенностей челюстного аппарата Землеройковых, Soricidae (Никольский, 1983, 1990; Dötsch, 1985).

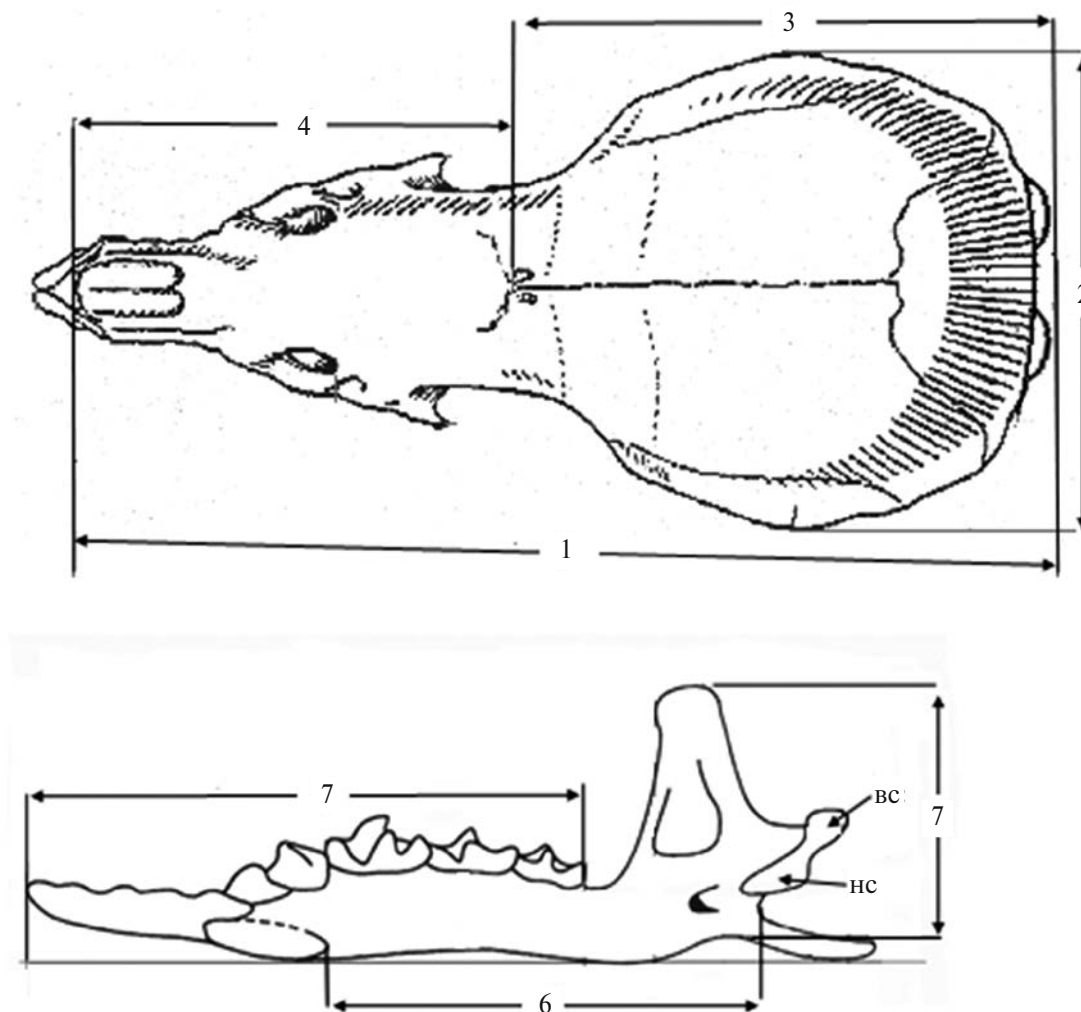
## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для оценки изменчивости челюстного аппарата проанализированы выборки из восьми локалитетов трех мономорфных хромосомных рас (Москва, Мантурово и Серов) с обширными ареалами в Восточной Европе. В статье использованы выборки черепов из коллекции Зоологического Музея МГУ и материалы статьи Бобрецова А.В. (Бобрецов и др., 2020) из следующих локалитетов (рис. 1):



**Рис. 1.** Места регистрации хромосомных рас обыкновенной бурозубки и сбора материала. Квадраты — раса Москва (Mo), треугольники — раса Мантурово (Ma), кружки — раса Серов (Se). Локалитеты: 1Mo — Звенигород, 2Mo — Конаково, 3Ma — Раме́нье, 4Ma — Дань, 5Se — Якша, 6Se — Гаревка, 7Se — Яныпунер, 8Se — Воркута.





**Рис. 2.** Схема промеров черепа (1–7) обыкновенной бурозубки. Обозначения признаков приведены в тексте; нс – нижний челюстной сустав, вс – верхний челюстной сустав.

1. Звенигород (1Мо) – 55°44' N, 37°46' E, раса Москва,  $n = 50$ . Елово-широколиственные подтаежные леса с луговыми ассоциациями.

2. Конаково (2Мо) – 56°42' N, 36°47' E, раса Москва,  $n = 79$ . Сосняки-черничники южнотаетные.

3. Раменье (3Ма) – 61°04' N, 42°06' E, раса Мантурово,  $n = 84$ . Еловые и сосновые среднетаежные леса с луговыми ассоциациями.

4. Дань (4Ма) – 61°49' N, 51°33' E, раса Мантурово,  $n = 83$ . Еловые и сосновые среднетаежные леса с луговыми ассоциациями.

5. Якша (5Се) – 61°49' N, 56°50' E, раса Серов,  $n = 81$ . Ельники зеленомошные и травянистые и сосняки среднетаежного типа. Высота около 150 м над ур. м.

6. Гаревка (6Се) – 62°03' N, 58°28' E, раса Серов,  $n = 90$ . Ельники зеленомошные и травянистые

среднетаежного типа с луговыми ассоциациями. Предгорья Северного Урала, около 400 м над ур. м.

7. Яныпупунер (7Се) – 62°05' N, 59°05' E, раса Серов,  $n = 88$ . Пихто-ельники травянистые северотаетного типа с подгольцовыми лугами и мохово-травяными тундрами. Западный склон горы Яныпупунер, высота 520–650 м над ур. м.

8. Воркута (8Се) – 67°29' N, 64°05' E, раса Серов,  $n = 35$ . Крупноерниковые (*Betula nana*) тундры с куртинами ивняков (*Salix*).

Промеры черепов хромосомных рас Мантурово и Серов использованы нами из опубликованных ранее работ (Бобрецов и др., 2012, 2020). Промеры хромосомной расы Москва сделаны В.Н. Орловым по черепам из коллекции Зоологического Музея МГУ. Статистическая обработка промеров выполнена А.В. Бобрецовым, Д.М. Кривоноговым и А.В. Щегольковым. Всего использованы

промеры 590 черепов из 8 выборок. Отнесение выборок к определенной расе основывалось на наших и имеющихся в литературе кариологических данных (Orlov et al., 2007; Павлова и др., 2014; Pavlova, Shchipanov, 2018).

Использованы черепа сеголеток (сборы августа — первой половины сентября). Анализ проводили без учета половой принадлежности. Судя по данным в литературе, половые различия по краниометрическим признакам у бурозубок отсутствуют (Долгов, 1985; Mishta, 2007), хотя в некоторых популяциях по ряду признаков они все же возможны (Wójcik et al., 2000; Nováková, Vohralík, 2017). Однако эта изменчивость в общей дисперсии вида невелика, на Урале, например, составляет лишь 2.8%, что в 30 раз меньше размаха географических различий (Васильев, Шарова, 1992).

Краниометрическая изменчивость челюстного аппарата обыкновенной бурозубки оценивалась по семи признакам черепа, по которым сравниваемые выборки различаются в наибольшей степени (Бобрецов и др., 2020) (рис. 2): 1 — кондилобазальная длина черепа (КБД) — расстояние от заднего края затылочных мыщелков до переднего края верхнечелюстной кости, точка gnathion. Затылочное отверстие на черепах землероек сдвинуто назад и мыщелки (как часть затылочной кости, occipitalis) являются задней частью осевого черепа; 2 — расстояние между наиболее выдающимися точками боковых сторон этого отдела черепа (ШЧ); 3 — длина мозговой части черепа (ДМЧ) — расстояние от переднего края надглазничных отверстий до заднего края затылочной. Этот промер получали путем вычитания ДЛЧ из КБД; 4 — длина лицевой части черепа (ДЛЧ) — расстояние от переднего края надглазничных отверстий до переднего края верхнечелюстной кости; 5 — высота нижней челюсти (высота восходящей ветви нижней челюсти) (ВНЧ) — расстояние от вершины венечного отростка до нижнего края челюсти в области отхождения углового отростка, вид с лингвальной стороны челюсти; 6 — основная длина нижней челюсти, длина нисходящей ветви нижней челюсти (ДОНЧ) — расстояние от основания нижнего резца до заднего края челюсти между угловым и сочленовным отростками; 7 — длина нижнего зубного ряда (ДНЗР) — наибольшая длина нижнего зубного ряда вместе с резцом. Промеры взяты с верхней стороны осевого черепа и с лингвальной стороны нижней челюсти.

Рассчитаны следующие индексы промеров: отношение длины промера к кондилобазальной длине черепа; соотношение высоты и длины нижней челюсти (ВНЧ / ДОНЧ); произведение длины и ширины мозговой капсулы (ДМЧ × ШЧ); показатель размеров мозговой капсулы. Выборки

сравнивали по отдельным признакам, используя аналог однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA) — непараметрический критерий Краскела—Уоллиса (Приложение). В статье указываются три градации достоверности различий ( $p < 0.05$ ,  $p < 0.01$ ,  $p < 0.001$ ).

Для выявления различий между разными выборками по всем признакам применяли канонический дискриминантный анализ (Тюрин, Щеглов, 2015). При этом использовали пошаговую процедуру отбора признаков. Этот метод позволяет выделить наиболее информативные признаки и их сочетания. Степень различий между выборками (их центроидами) рассчитывалась на основе расстояний Махаланобиса, которые являются в данном случае обобщенными морфологическими дистанциями. Вся статистическая обработка материала выполнена в программе STATISTICA 6.0 для Windows.

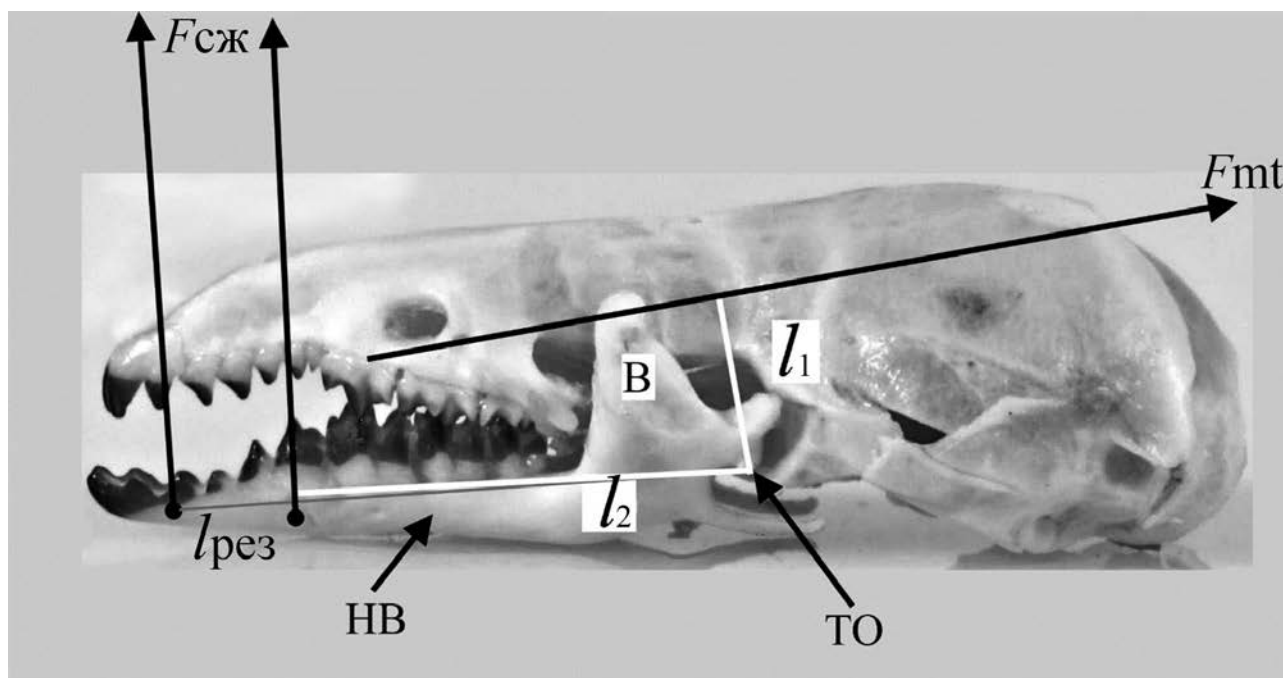
### Морфо-функциональные особенности челюстного аппарата Землеройковых (Soricidae)

Характерное для бурозубок уплощение головы, а также уменьшение высоты таза и разомкнутость лобкового симфиза, вероятнее всего, оказались следствием адаптаций к вертикальным ограничениям при передвижении в лесной подстилке и верхних слоях почвы с использованием естественных пустот, часто в виде узких щелей. В них бурозубки находят корм, защиту от врагов и устойчивый микроклимат. Уплощение головы достигается уменьшением высоты мозговой капсулы и нижней челюсти и поэтому влияет на особенности челюстного аппарата землероек (Никольский, 1983).

Нижние резцы прижимают добычу к задней вершине верхних резцов и одноврешинным зубам ( $A^1$ ,  $A^2$ ) силой сжимания челюстей ( $F_{сж}$ ) (рис. 3), которая возникает из-за сокращений височного мускула, *m. temporalis*. Пищевой объект измельчается мелкими режущими движениями коренных зубов нижней челюсти силой сокращениями жевательно-го мускула, *m. masseter* (Никольский, 1983).

Нижняя челюсть представляет собой рычаг первого рода, когда точкой опоры нижней челюсти служит нижний челюстной сустав, а основным аддуктором — височный мускул. Височный мускул начинается на костях мозговой капсулы (лобной, теменной и чешуйчатой) и заканчивается на венечном отростке нижней челюсти. Сокращение височного мускула ( $F_{мт}$ ) поворачивает восходящую ветвь нижней челюсти вокруг оси в нижнем челюстном суставе (Никольский, 1990). На верхний челюстной сустав действует “сила опоры” при горизонтальных движениях нижних коренных зубов, измельчающих пищевой объект.

В конструкции уплощенного черепа землероек вектор силы сокращения височного мускула



**Рис. 3.** Схема распределения сил в челюстном аппарате обыкновенной бурозубки (по: Никольский, 1990):  $F_{mt}$  — направление вектора силы сокращения височного мускула,  $F_{сж}$  — направление вектора силы сжимания челюстей в области симфиза нижней челюсти,  $l_1$  и  $l_2$  плечи соответствующих сил —  $F_{mt}$  и  $F_{сж}$  соответственно, ТО — точка опоры нижнего челюстного сустава, В — венечный отросток, НВ — нисходящая ветвь нижней челюсти. Фото черепа [https://skullbase.info/skulls/mammals/common\\_shrew\\_-\\_male.php](https://skullbase.info/skulls/mammals/common_shrew_-_male.php)

( $F_{mt}$ ) проходит очень полого, близко к горизонтали, что уменьшает плечо силы мускула ( $l_1$ ) (наименьшее расстояние от вектора силы сокращения мускула до нижнего челюстного сустава). Вектор силы сжимания челюстей ( $F_{сж}$ ) направлен вертикально по отношению к оси зубного ряда и плечо этой силы ( $l_2$ ) (наименьшее расстояние от вектора до нижнего челюстного сустава) зависит от точки приложения силы.

В рычаге первого рода существует равенство двух моментов сил —  $m_1 = F_{mt} \times l_1$  и  $m_2 = F_{сж} \times l_2$ . Поэтому вертикально направленная сила сжимания челюстей ( $F_{сж}$ ) увеличивается при увеличении плеча  $l_1$  при сохраняющейся длине плеча  $l_2$  либо увеличивается при уменьшении плеча  $l_2$  и сохраняющейся длине плеча  $l_1$ . Чем ближе к суставу, тем больше будет сила сжимания при сохранении постоянства массы аддукторов. Вследствие этого сила сжимания челюстей максимальна на коренных зубах (бурозубки разгрызают хитин жуков коренными зубами) и уменьшается на одновершинных зубах и резцах (Никольский, 1990).

Сила сокращения височного мускула зависит от его массы и структуры. Поскольку у землероек уплощение мозговой капсулы ведет к ее расширению и удлинению, то для височного мускула существует возможность увеличения массы за счет

увеличения зоны крепления на мозговой капсуле (Никольский, 1990). У бурозубок масса челюстной мускулатуры, до 70% которой приходится на височный мускул, составляет от 10.1 до 14.7% “габаритного объема черепа” (произведения КБД черепа на ширину и высоту мозговой капсулы) (Никольский, 1990). По нашим данным, между КБД и шириной мозговой части черепа (ШЧ) существует строгая корреляция (см. раздел Результаты), поэтому в качестве относительного показателя массы височного мускула мы используем произведение длины и ширины мозговой капсулы (ДМЧ  $\times$  ШЧ).

В работах по анализу адаптивных трансформаций челюстного аппарата землеройковых отмечалось, что кроме увеличения массы височного мускула силу его сжимания можно усилить за счет увеличения плеча силы. В эволюции землеройковых такая перестройка осуществляется за счет удлинения (увеличения высоты) венечного отростка нижней челюсти (удлинения плеча силы мускула), не выступающего за пределы общих габаритов черепа. Дополнительное приращение момента силы височного мускула возникает вследствие смещения вниз челюстного сустава (Никольский, 1990). Следовательно, при увеличении высоты восходящей ветви нижней челюсти (ВНЧ) сила сжимания височного мускула увеличивается, а при уменьшении

высоты — уменьшается. Но при удлинении нисходящей ветви челюсти (ДОНЧ) сила сжатия уменьшается, а при укорочении — увеличивается. Поэтому о массе (и силе сокращения) височного мускула, в первом приближении, можно судить по промерам, которые часто используются в морфометрических работах по землеройковым (по длине и ширине черепной коробки, высоте и длине нижней челюсти).

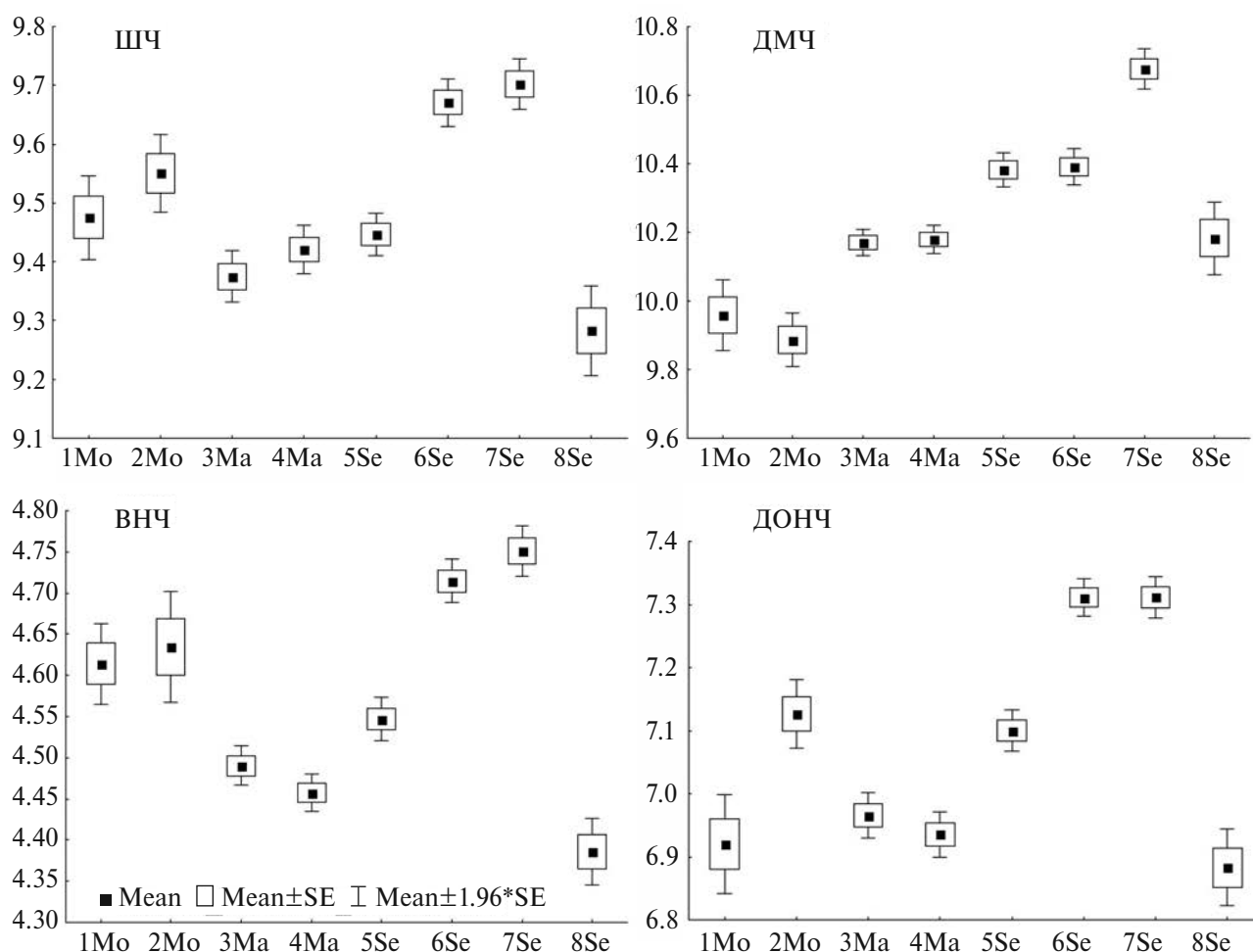
## РЕЗУЛЬТАТЫ

### Анализ хромосомных рас по отдельным признакам: однофакторный дисперсионный анализ

**Раса Серов.** Для расы Серов в настоящее время установлено распространение в четырех типах экосистем: кустарниковой тундре (Воркута, 8Se), средней тайге на равнине (Якша, 5Se) и в предгорьях (Гаревка, 6Se), а также в северной горной тайге (Яныпупунер, 7Se) (рис. 1). Бурозубки разных

локалитетов этой расы значительно различаются по размерам черепа. Самыми мелкими оказались бурозубки из тундры Воркуты, а наиболее крупными — в выборках предгорий (Гаревка) и гор (Яныпупунер). Бурозубки из равнинной средней тайги (Якша) по размерам черепа занимают промежуточное положение (рис. 1, табл. 1).

С длиной черепа коррелирует ширина мозговой части черепа (ШЧ), максимальная в выборках горного и предгорного районов. Она достоверно ( $p < 0.001$ ) уменьшается в выборках равнины и тундры (рис. 4). Но ее средняя относительная величина (ШЧ / КБД) удивительно стабильна во всех исследованных четырех выборках расы Серов. Промеры лицевой части черепа (ДЛЧ) и мозговой части (ДМЧ) максимальны в выборке горного района и минимальны в выборке из тундры. Поэтому произведение ширины и длины мозговой капсулы ДМЧ × ШЧ самое большое у горных бурозубок



**Рис. 4.** Изменчивость признаков черепа (мм) обыкновенной бурозубки в разных локалитетах трех хромосомных рас. Обозначения выборок как на рис. 1.

**Таблица 1.** Средние значения выборок краниометрических признаков и индексов ( $M \pm m$ ) обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L.) из разных локалитетов трех хромосомных рас

Признак	Раса Серов			
	Воркута (8Se) ( $n = 35$ )	Якша (5Se) ( $n = 81$ )	Гаревка (6Se) ( $n = 90$ )	Яныпупунер (7Se) ( $n = 88$ )
КБД	19.04 ± 0.05	19.43 ± 0.03	19.84 ± 0.03	19.94 ± 0.03
ШЧ	9.28 ± 0.03	9.45 ± 0.02	9.67 ± 0.02	9.71 ± 0.02
	48.63 ± 0.17	48.64 ± 0.10	48.76 ± 0.55	48.75 ± 0.11
ДМЧ	10.18 ± 0.05	10.38 ± 0.03	10.43 ± 0.03	10.69 ± 0.03
	53.49 ± 0.25	53.45 ± 0.10	52.49 ± 0.09	53.61 ± 0.12
ДЛЧ	8.85 ± 0.05	9.04 ± 0.03	9.44 ± 0.03	9.25 ± 0.03
	46.38 ± 0.25	46.55 ± 0.10	47.51 ± 0.09	46.39 ± 0.12
ВНЧ	4.38 ± 0.02	4.55 ± 0.01	4.71 ± 0.01	4.76 ± 0.01
	23.04 ± 0.10	23.41 ± 0.06	23.76 ± 0.06	23.87 ± 0.07
ДОНЧ	6.88 ± 0.03	7.10 ± 0.02	7.31 ± 0.02	7.34 ± 0.02
	36.15 ± 0.11	36.55 ± 0.07	36.86 ± 0.07	36.74 ± 0.07
ДНЗР	7.94 ± 0.02	8.20 ± 0.02	8.41 ± 0.02	8.42 ± 0.02
	41.71 ± 0.10	42.25 ± 0.08	42.44 ± 0.07	42.23 ± 0.06
ДМЧ × ШЧ	94.54 ± 0.72	98.09 ± 0.34	100.51 ± 1.18	103.80 ± 1.26
ВНЧ / ДОНЧ	63.75 ± 0.33	64.06 ± 0.19	64.50 ± 0.18	65.00 ± 0.21
Признак	Раса Мантурово		Раса Москва	
	Раменьё (3Ма) ( $n = 84$ )	Дань (4Ма) ( $n = 83$ )	Звенигород (1Мо) ( $n = 50$ )	Конаково (2Мо) ( $n = 79$ )
КБД	19.37 ± 0.03	19.32 ± 0.03	18.86 ± 0.04	18.86 ± 0.03
ШЧ	9.38 ± 0.02	9.32 ± 0.03	9.48 ± 0.04	9.55 ± 0.03
	48.44 ± 0.09	48.77 ± 0.11	50.25 ± 0.19	50.64 ± 0.16
ДМЧ	10.17 ± 0.02	10.18 ± 0.02	9.96 ± 0.05	9.89 ± 0.04
	52.52 ± 0.09	52.70 ± 0.09	52.80 ± 0.23	52.41 ± 0.18
ДЛЧ	9.20 ± 0.03	9.14 ± 0.03	8.90 ± 0.05	8.96 ± 0.03
	47.48 ± 0.09	47.30 ± 0.09	47.2 ± 0.02	47.6 ± 0.2
ВНЧ	4.49 ± 0.01	4.46 ± 0.01	4.61 ± 0.03	4.64 ± 0.03
	23.19 ± 0.05	23.08 ± 0.06	24.47 ± 0.14	24.57 ± 0.18
ДОНЧ	6.97 ± 0.02	6.94 ± 0.02	6.92 ± 0.04	7.13 ± 0.03
	35.97 ± 0.07	35.90 ± 0.07	36.70 ± 0.22	37.79 ± 0.14
ДНЗР	8.07 ± 0.02	8.06 ± 0.02	7.91 ± 0.03	8.03 ± 0.03
	41.69 ± 0.06	41.71 ± 0.08	41.94 ± 0.10	42.59 ± 0.13
ДМЧ × ШЧ	95.42 ± 0.34	95.90 ± 0.31	94.36 ± 0.61	94.45 ± 0.57
ВНЧ / ДОНЧ	64.49 ± 0.20	64.30 ± 0.21	66.80 ± 0.55	65.12 ± 0.55

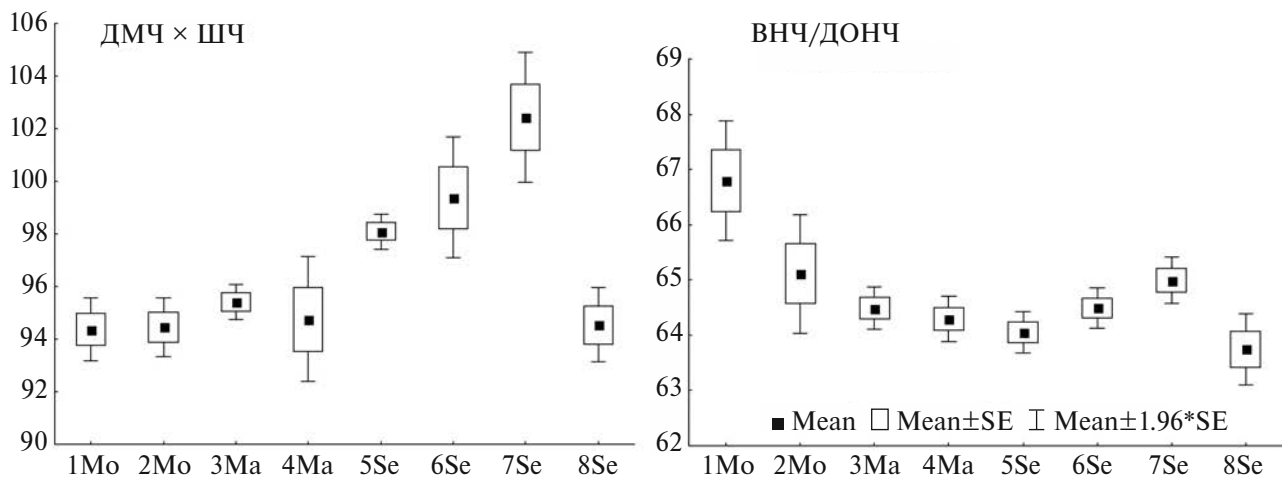
Примечания. Верхняя строка — абсолютные значения (мм), нижняя — доля от кондилобазальной длины (%).

Яныпупунер и уменьшается ( $p < 0.001$ ) в других выборках этой расы (рис. 5).

Для бурозубок предгорий характерна самая большая длина лицевой части черепа ( $p < 0.001$ ) по сравнению с выборками из горного (Яныпупунер) и равнинного (Якша) районов. Поскольку при этом длина роstrума у предгорных землероек (Гаревка) достоверно не увеличивается (Бобрецов и др., 2020), следовательно, удлиняется область черепа между предглазничными и надглазничными отверстиями, в том числе и область крепления

жевательного мускула, m. masseter, на скуловой кости. Для более детальных исследований формы и размеров скуловой кости нужна другая система промеров черепа.

Высота нижней челюсти (ВНЧ) и ее длина (ДОНЧ) максимальны у бурозубок горного и предгорного районов и уменьшаются у бурозубок равнины. Значения этих признаков минимальны ( $p < 0.001$ ) у бурозубок тундры. Соотношение высоты нижней челюсти и ее длины (ВНЧ / ДОНЧ) максимально в выборке на склоне горы



**Рис. 5.** Изменчивость проекции мозговой капсулы ( $ШЧ \times ДМЧ$ ) и соотношения высоты нижней челюсти к длине ее нисходящей ветви ( $ВНЧ / ДОНЧ$ ) у землероек разных локалитетов трех хромосомных рас. Обозначения выборок как на рис. 1.

Яныпупунер и уменьшается ( $p < 0.05$ ) в выборке из предгорий. Минимальные значения этого индекса имеют землеройки равнинных и тундровых популяций ( $p < 0.001$ ). Длина нижней челюсти (ДОНЧ) и длина нижнего зубного ряда (ДНЗР) изменяются сходным образом (коррелятивно связаны).

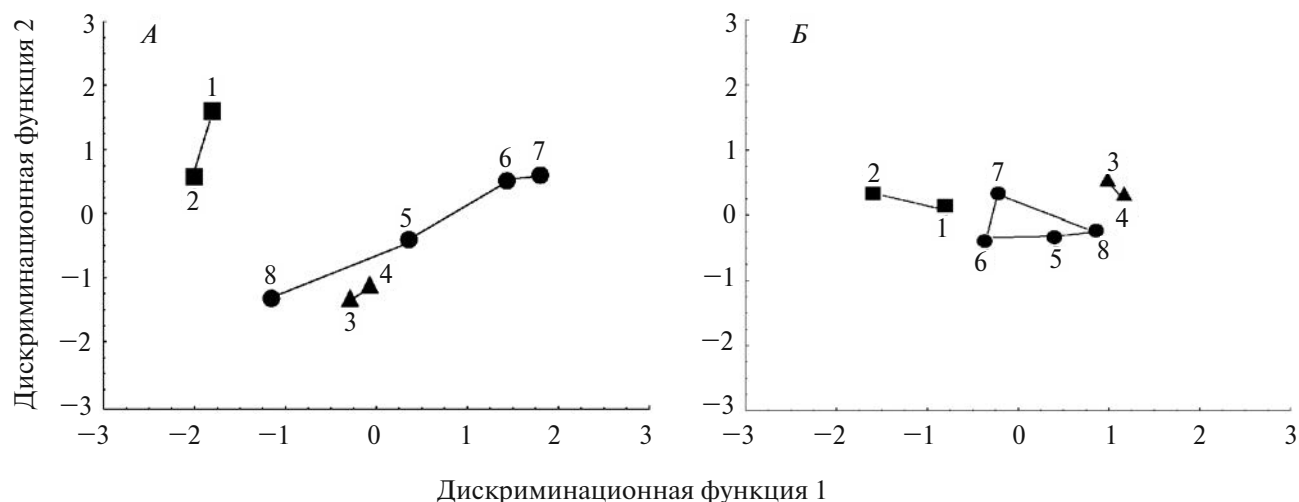
**Раса Мантурово** широко распространена от верховий Вычегды до Верхней Волги в зоне средней тайги (рис. 1). Несмотря на значительную удаленность выборок Раменье (3Ma) и Дань (4Ma), достоверных различий по всем промерам между ними не обнаружено. По промерам длины и ширины черепа бурозубки расы Мантурово сходны с выборкой расы Серов (Якша) на равнине и крупнее бурозубок из тундры Воркуты ( $p < 0.001$ ). По площади проекции мозговой капсулы ( $ШЧ \times ДМЧ$ ) выборки расы Мантурово сходны с выборками расы Серов из тундры Воркуты и достоверно меньше бурозубок расы Серов из зоны тайги (табл. 1, рис. 4, 5).

Средние значения высоты нижней челюсти (ВНЧ) в выборках расы Мантурово оказались самыми низкими по сравнению с другими расами, за исключением расы Серов в тундре. Размеры длины нижней челюсти (ДОНЧ) и длины нижнего зубного ряда (ДНЗР) бурозубок расы Мантурово также значительно меньше, чем у бурозубок расы Серов на равнине ( $p < 0.001$ ) и не отличаются от бурозубок этой расы из тундры. При этом по соотношению высоты и длины нижней челюсти ( $ВНЧ / ДОНЧ$ ) выборки расы Мантурово сходны с выборками расы Серов на равнине и в предгорьях, но достоверно меньше, чем в горах ( $p < 0.01$ )

и превосходят бурозубок расы Серов из тундры ( $p < 0.05$ ).

**Раса Москва.** Ареал расы Москва ограничен междуречьем Верхней Волги и Оки на запад до верховий Днепра и Западной Двины (рис. 1). По длине черепа (КБД) обе выборки бурозубок этой расы сходны с самыми мелкими бурозубками расы Серов из тундры Воркуты и достоверно отличаются от других выборок расы Серов и Мантурово ( $p < 0.05$ ). Однако по ширине мозговой капсулы бурозубки расы Москва превышают мелких бурозубок расы Серов из тундры ( $p < 0.05$ ) и сходны с бурозубками расы Мантурово и расы Серов средней тайги на равнине. В то же время мозговая капсула (ДМЧ) бурозубок расы Москва оказывается достоверно укороченной по сравнению с бурозубками расы Мантурово и даже бурозубками расы Серов из тундры Воркуты ( $p < 0.001$ ). Индекс величины мозговой капсулы ( $ШЧ \times ДМЧ$ ) в расе Москва такой же, как в расах Мантурово и Серов из тундры и значимо меньше, чем в расе Серов из горной тайги ( $p < 0.001$ ) (табл. 1, рис. 5).

Внутри расы Москва землеройки обоих локалитетов по высоте нижней челюсти (ВНЧ) не различаются. Однако по длине основания нижней челюсти (ДОНЧ) отмечены достоверные различия ( $p < 0.001$ ). Нисходящая ветвь нижней челюсти укорочена у зверьков из Звенигорода. Значения индекса  $ВНЧ / ДОНЧ$  у бурозубок из елово-широколиственных лесов выше, чем у землероек из южно-сосновых лесов ( $p < 0.05$ ) (табл. 1, рис. 5).



**Рис. 6.** Положение центроидов выборок обыкновенной бурозубки в пространстве первых двух дискриминантных функций. Обозначения выборок на рис. 1. Квадраты – раса Москва, кружки – раса Серов, треугольники – раса Мантурово. Положение центроидов выборок: *А* – по морфометрическим признакам, *Б* – по индексам морфометрических признаков.

#### Анализ хромосомных рас по совокупности признаков: дискриминантный анализ

**Размерные признаки.** Дискриминантный анализ по комплексу промеров черепа показал, что большую часть различий описывают первые две дискриминантные функции (комбинации переменных),

которые объясняют 91.2% изменчивости исходных данных (табл. 2). Из них 58.9% дискриминирующей мощности приходится на первую функцию. Наибольший вклад в нее вносит один признак – кондилобазальная длина, на что указывает высокое значение его коэффициента (0.944). В различении выборок по второй канонической функции (32.3%

**Таблица 2.** Вклад признаков черепа в морфологическую дифференциацию обыкновенной бурозубки (стандартизированные коэффициенты дискриминантных функций)

Промеры	Канонические дискриминантные функции		
	I	II	III
КБД	+0.944	−0.910	−0.078
ШЧ	−0.131	+0.432	+0.138
ДЛЧ	−0.243	+0.045	+0.892
ДМЧ	−0.032	+0.092	−0.318
ВНЧ	−0.041	+0.606	−0.024
ДОНЧ	−0.036	+0.669	−0.085
ДНЗР	+0.423	+0.201	−0.116
Изменчивость, %	58.9	32.3	6.1
Индексы	Канонические дискриминантные функции		
	I	II	III
ШЧ/ КБД	−0.190	−0.054	0.108
ДЛЧ/ КБД	0.077	0.666	−0.261
ДМЧ/ КБД	0.064	−0.334	−0.069
ВНЧ/ КБД	−0.653	0.116	0.612
ДОНЧ/ КБД	−0.680	−0.020	−0.225
ДНЗР/ КБД	−0.116	−0.327	−0.690
Изменчивость, %	73.2	17.3	6.6

в общей изменчивости) важная роль принадлежит также кондилобазальной длине (0.910) и размерам нижней челюсти — высоте (0.606) и длине (0.669), несколько меньшая роль — ширине черепа (ШЧ). По третьей канонической функции высокие значения имеет длина лицевой и мозговой части черепа (ДЛЧ и ДМЧ) (табл. 2). Таким образом, основные рассматриваемые в статье параметры можно считать ключевыми признаками, дифференцирующими сравниваемые группы.

Вдоль первой канонической оси происходит уменьшение длины черепа (КБД) от наиболее крупных выборок расы Серов до выборок расы Москва и мелких бурозубок расы Серов из тундры (рис. 6А). В пространстве двух дискриминантных функций две близкие по расстоянию Махаланобиса выборки расы Москва (1.99) оказались наиболее удалены от выборок рас Серов и Мантурово. Минимальная дистанция центроидов выборок расы Москва от наиболее близкой выборки расы Серов из тундры (8Se) составляет 9.38, а от выборок расы Мантурово 6.05–10.73. Также обособились близко расположенные выборки расы Серов 6Se и 7Se (1.44) из предгорных и горных экосистем даже от географически ближайшей выборки (5Se) на дистанцию 3.76. Две выборки расы Мантурово из экосистемы средней тайги оказались близко расположенными к выборкам расы Серов из этой же экосистемы (5Se) и тундры (8Se) (рис. 6А, табл. 3). Самые большие расстояния Махаланобиса отмечены в выборках расы Серов из разных экосистем и минимальны в расе Мантурово из одной экосистемы.

### Индексы

Анализ совокупности индексов промеров по отношению к размерам черепа (КБД) показал в целом значительно меньшие расстояния Махаланобиса между выборками, по сравнению с расстояниями по совокупности промеров, как и следовало ожидать (рис. 6Б, табл. 3). Большую часть морфологической

изменчивости (90.5%) в этом случае объясняют две статистически значимые дискриминантные функции. Из них 73.2% дискриминирующей мощности приходится на первую функцию. Наибольший вклад в нее вносят индексы высоты нижней челюсти, ВНЧ / КБД, (0.653) и ее длины, ДОНЧ / КБД, (0.680). В различие выборок по второй канонической функции (17.3% в общей изменчивости) заметная роль принадлежит только индексу длины лицевой части черепа, ДЛЧ / КБД, (0.666).

Можно отметить как сходство, так и различия выборок при сравнении совокупности абсолютных значений промеров и индексов (рис. 6А и 6Б). По первой канонической оси расходятся все три расы, хотя обособление хромосомных рас по размерным группам выражено слабо, что объясняется и небольшими расстояниями Махаланобиса между выборками каждой расы. Так, расстояние Махаланобиса между выборками расы Москва составляет 1.87 единиц, между выборками расы Серов — от 0.71 до 1.76, между выборками расы Мантурово — 0.21. Максимальной оказалась дистанция между выборками расы Москва (Звенигород и Конаково), что может объясняться различием индексов нижней челюсти (ДОНЧ / КБД) ( $p < 0.05$ ) из-за укороченной нижней челюсти в выборке Звенигорода.

По первой дискриминантной оси наиболее удалены центроиды рас Москва и Мантурово, а центроиды выборок расы Серов занимают промежуточное положение. Следует отметить, что расстояние Махаланобиса между выборками расы Мантурово, как по промерам, так и по индексам, остается минимальным по сравнению с другими расами (табл. 3).

### ОБСУЖДЕНИЕ

При обсуждении вопросов адаптивных морфологических изменений популяций следует оценить время накопления морфометрических различий

**Таблица 3.** Расстояние Махаланобиса между выборками

	1Mo	2Mo	3Ma	4Ma	5Se	6Se	7Se	8Se
1Mo		1.99	6.63	6.05	7.17	13.76	15.39	4.91
2Mo	1.87		10.73	10.29	8.94	12.97	15.47	9.38
3Ma	3.83	8.22		0.19	2.05	6.49	8.44	2.08
4Ma	3.95	8.47	0.21		2.11	7.25	8.95	1.59
5Se	2.53	4.90	1.98	1.60		3.76	3.69	3.26
6Se	1.46	2.41	2.10	2.25	1.18		1.44	12.69
7Se	1.52	3.42	3.13	2.99	0.44	1.32		13.23
8Se	3.84	7.98	1.13	0.63	0.71	2.57	1.76	

Примечание. Над диагональю — по абсолютным значениям промеров, под диагональю — по индексам.



хромосомных рас, популяций из разных экосистем и степень изолированности современных хромосомных рас. Накопление хромосомных перестроек в популяциях обыкновенной бурозубки продолжалось на протяжении всего плейстоцена, последних 2 млн лет. Обыкновенная бурозубка имеет 14% общих хромосомных перестроек с другими близкими криптическими видами (*S. coronatus* Millet, *S. satunini* Ogn. и *S. antinorii* Bon.), которые отделились от обыкновенной бурозубки в середине или во второй половине плейстоцена, 0.99 (1.46–0.58) млн лет назад (Mackiewicz et al., 2017). Следовательно, современные хромосомные расы формировались, вероятнее всего, на протяжении второй половины плейстоцена – в неоплейстоцене (последние 700–800 тыс. лет).

В кариотипической и морфологической эволюции популяций важную роль играли периодические изменения климата Земли в неоплейстоцене, оледенения и теплые межледниковья, повторявшиеся в среднем каждые 100 тыс. лет (Petit et al., 1999). Периодические значительные изменения ареалов популяций и изоляция малых популяций приводили к формированию мономорфных по кариотипу хромосомных рас при прохождении популяций через “бутылочные горлышки”. Поэтому достаточно уверенно можно утверждать о монофилетическом происхождении, от одной малой изолированной популяции, всех современных популяций мономорфной по кариотипу хромосомной расы, независимо от их генных или морфологических различий, поскольку поток генов не влияет на хромосомные перестройки (Орлов и др., 2017).

Узкие гибридные зоны между хромосомными расами не препятствуют распространению генных мутаций (Horn et al., 2012). В гибридных зонах между мономорфными хромосомными расами индекс ассортативности ( $R$ ), доля скрещиваний между особями одной хромосомной расы, достигает 0.85–0.96. Такая доля скрещиваний оказывается достаточной для поддержания стабильности узкой гибридной зоны, но недостаточной для полной изоляции хромосомных рас. Только увеличение индекса ассортативности до 0.995 прерывает поток генов в гибридной зоне криптических видов *Sorex araneus* L. и *S. antinorii* Bon. (Орлов и др., 2019). Неполная изоляция хромосомных рас приводит к выравниванию частот митохондриальных генов по ареалу обыкновенной бурозубки (Ratkiewicz et al., 2002; Распопова, Щипанов, 2011; Григорьева и др., 2015). Тем не менее в исследованиях межрасовой морфологической изменчивости постоянно отмечается определенная согласованность между морфологической и кариотипической изменчивостью (Chętnicki et al., 1996; Polyakov et al., 2002; Okulova et al., 2007; Орлов и др., 2013; Shchipanov et

al., 2014), и в настоящем исследовании. Сохраняющиеся морфологические различия между частично изолированными хромосомными расами с мономорфными кариотипами можно объяснить естественным отбором, который поддерживает исходный морфотип хромосомной расы. Этот морфотип формировался в малой изолированной популяции параллельно с фиксацией хромосомных перестроек. В то же время отбор способен корректировать морфотип популяции в изменяющихся экосистемах на ареале хромосомной расы.

На максимуме последнего ледникового (LGM, 24–17 тыс. лет назад) остатки обыкновенной бурозубки обнаружены на большей части внеледниковой области Восточной Европы в экосистемах тундры и тундро-лесостепи и, с повышенной частотой, в тундро-лесостепи Среднего и Южного Урала (Маркова, Пузаченко, 2008). На морфологическую эволюцию популяций обыкновенной бурозубки в Восточной Европе наибольшее влияние могла оказать замена в ее ареале плейстоценовых экосистем лесными экосистемами голоцена (10 тыс. лет – современность). В лесных почвах изменился спектр кормов обыкновенной бурозубки, увеличилась доля крупных и подвижных почвенных беспозвоночных. По усредненным данным, в экосистемах Голарктики сухая масса крупных олигохет (преимущественно, дождевых червей) увеличивается в зоне хвойных лесов, по сравнению с зоной тундр, с 330 до 450 мг на 1 м<sup>2</sup>. Но особенно значительно, на порядок, сухая масса крупных олигохет увеличивается в луговых местообитаниях (производных от лесных) до 3100 мг на 1 м<sup>2</sup> и в хвойно-широколиственных до 5300 мг на 1 м<sup>2</sup> (Petersen, Luxton, 1982).

Обыкновенная бурозубка использует широкий спектр кормов, а ее “рацион соответствует составу беспозвоночных данного региона и биотопа” (Долгов, 1985 с. 54). Например, частота встречаемости многоножек (Mugilopoda) в питании обыкновенной бурозубки в разных частях ареала варьирует от 1.8 до 3.6%, но в Печоро-Илычском заповеднике она достигает 12% (Бобрецов, 2004), что обусловлено высокой численностью этой группы почвенных беспозвоночных в этом регионе (Колесникова, Конакова, 2019). Поэтому в зависимости от состава почвенных беспозвоночных в данном районе можно оценить обилие и доступность кормовых ресурсов в рационе обыкновенной бурозубки и оценить применимость “правила ресурсов” (McNab, 2010).

Появление в рационе бурозубок крупных и подвижных беспозвоночных (например, жуков и дождевых червей) требует значительно больших усилий сжатия челюстей ( $F_{сж}$ ) (Зайцев, 2005). С новым типом питания могут быть связаны адаптивные изменения как размеров тела, так

и челюстного аппарата. В литературе отмечалась общая тенденция увеличения размеров тела с увеличением размеров черепа (Васильев и др., 2004). Поэтому увеличение размеров черепа может служить показателем увеличения размеров тела и относительного уменьшения поверхности тела, как и предполагалось ранее (Шипанов и др., 2011). В более суровых климатических условиях включение в рацион крупных беспозвоночных позволяет увеличить массу тела и теплопродукцию, а относительное уменьшение поверхности тела снижает теплоотдачу и оптимизирует метаболизм согласно правилу Бергмана.

**Раса Серов.** В расе Серов дискриминантный анализ по совокупности промеров черепа показал самые большие расстояния Махаланобиса между исследованными выборками (табл. 2). Столь значительные различия выборок расы Серов объясняются значительными различиями местообитаний популяций этой расы.

Бурозубки расы Серов из зональной кустарниковой тундры достоверно отличаются мелкими размерами от других исследованных популяций этой расы. Судя по небольшой мозговой капсуле (промеры ДМЧ и ШЧ), у них уменьшена масса височного мускула ( $F_{mt}$ ). Столь же мелкие размеры мозговой капсулы характерны для выборки бурозубок из кустарниковой тундры близ побережья Печорской губы (хромосомная раса не определена) (Бобрецов и др., 2020). Кроме того, землеройки из тундры отличаются минимальным соотношением высоты и длины нижней челюсти (ВНЧ / ДОНЧ). Следовательно, малая масса височного мускула не компенсируется увеличением плеча силы височного мускула ( $l_1$ ).

Для кустарниковой тундры окрестностей Воркуты отмечалось полное отсутствие дождевых червей (Козловская, 1955). Их крайне низкая численность характерна для всей Большеземельской тундры Северо-Востока Европы (Колесникова и др., 2023). Напротив, в кустарниковых тундрах увеличена численность личинок двукрылых и крупных энхитреид. Эта особенность экосистемы вполне согласуется с мелкими размерами и относительно слабым челюстным аппаратом обыкновенной бурозубки из тундры Воркуты.

По сравнению с бурозубками тундры в выборках расы Серов из северной тайги склона горы Яныпупунер отмечено не только увеличение мозговой капсулы (площади крепления височного мускула) и, вероятно, его массы, но и плеча силы височного мускула ( $l_1$ ), поскольку увеличена высота нижней челюсти по отношению к ее длине (ВНЧ / ДОНЧ). В горных лесах Северного Урала численность дождевых червей значительна, 25–39 экз. на  $1 \text{ м}^2$  (Гераськина, 2016). Максимальное число

дождевых червей показано в высокотравных лесах горно-таежного пояса горы Яныпупунер (83 экз. на  $1 \text{ м}^2$ ) (Шашков, Камаев, 2010).

Высокая численность дождевых червей характерна только для горных лесов западного макросклона Северного Урала, задерживающих атлантические осадки. В предгорьях численность дождевых червей уменьшается до 4–9 экз. на  $1 \text{ м}^2$ . В питании бурозубок сокращается доля дождевых червей (с 49.5 до 36.6%) и имаго насекомых (с 30.2 до 22.7%), объектов питания, требующих увеличенной силы сжатия челюстей. Одновременно, по сравнению с горными популяциями, в питании бурозубок увеличивается доля пауков (с 4.8 до 18.0%) и личинок насекомых (с 10.7 до 25.6%) (Бобрецов, 2004). С изменением рациона питания в популяциях бурозубок предгорий уменьшается мозговая капсула по сравнению с горными популяциями.

Численность дождевых червей в таежных лесах европейской части России низкая, и видовой состав беден (Перель, 1979). В равнинной тайге Республики Коми численность дождевых червей меньше, чем в предгорной, и колеблется от 1.6 до 6.4 экз. на  $1 \text{ м}^2$  (Акулова и др., 2017). Соответственно, в выборке расы Серов на равнине отмечено уменьшение мозговой капсулы, уменьшена также высота нижней челюсти по отношению к ее длине, следовательно, уменьшаются масса височного мускула и сила сжатия челюстей.

Представленные данные показывают, что в экосистемах с высокой численностью видов почвенной мезофауны — дождевых червей и насекомых — преимущество будут иметь бурозубки с увеличенной силой сжатия челюстей ( $F_{сж}$ ). Показателем увеличения силы сжатия челюстей  $F_{сж}$  может служить увеличение мозговой капсулы, а также увеличение высоты нижней челюсти (ВНЧ) по отношению к ее длине (ДОНЧ) (соотношения плеч челюстного рычага,  $l_1 / l_2$ ).

“Правило ресурсов” Макнаба (McNab, 2010) соблюдается во всех популяциях расы Серов, в районах с более богатыми кормовыми ресурсами размеры бурозубок увеличиваются. Оптимизация теплопродукции и теплоотдачи за счет относительного уменьшения поверхности тела в более суровых климатических условиях (правило Бергмана) реализуется только в районах с богатыми кормовыми ресурсами. Размеры бурозубок увеличиваются в предгорных и горных популяциях. В тундровых популяциях, расположенных значительно севернее ( $67^\circ \text{ N}$ ), размеры бурозубок, напротив, уменьшаются, следовательно, нарушается оптимизация теплопродукции и теплоотдачи. Такое отклонение от правила Бергмана объясняется особенностями кормовых ресурсов в зоне тундры.

**Раса Мантурово.** В расе Мантурово показаны самые близкие расстояния Махаланобиса как по совокупности промеров, так и совокупности индексов промеров (табл. 2). По размерам мозговой капсулы бурозубки в выборках расы Мантурово сходны с самыми мелкими землеройками расы Серов из тундры, а по соотношению высоты и длины нижней челюсти (ВНЧ / ДОНЧ) — с расой Серов на равнине и предгорьях. Поэтому уменьшение массы височного мускула в расе Мантурово может несколько компенсироваться увеличением плеча силы височного мускула ( $l_1$ ). Отдельно следует отметить удивительное сходство краниометрических показателей двух географически удаленных выборок расы Мантурово из зоны средней тайги Республики Коми и Архангельской области, связанное, вероятнее всего, со сходством местообитаний, характеризующихся низкой численностью дождевых червей в экосистемах средней тайги Европейского Севера (Перель, 1979, табл. 34).

**Раса Москва.** В расе Москва две исследованные выборки характеризуются небольшим расстоянием Махаланобиса по совокупности промеров и одним из самых больших расстояний по индексам промеров. По индексам промеров раса Москва значительно дистанцируется от соседней и близкой по размерам черепа расе Мантурово (рис. 6Б). Местообитания двух исследованных популяций расы Москва различаются почвенной мезофауной. В елово-широколиственных лесах численность дождевых червей высокая (более 100 экз. на 1 м<sup>2</sup>), а в южно-таежных сосняках-черничниках численность дождевых червей ниже (Перель, 1979).

По размерам мозговой капсулы бурозубки расы Москва не отличаются достоверно от бурозубок расы Серов кустарниковой тундры, поэтому, можно предположить, что эти расы не различаются и по массе височного мускула. Но сила сжимания челюстей зависит не только от массы и структуры височного мускула, но и от соотношения плеч его рычага. В выборке бурозубок расы Москва из хвойно-широколиственных лесов (Звенигород) увеличение силы сжимания челюстей может быть достигнуто увеличением плеча  $l_1$  (коррелирует с высотой нижней челюсти) и уменьшением плеча  $l_2$  (коррелирует с длиной нижней челюсти), поэтому сила сжимания челюстей расы Москва достаточна для того, чтобы прокусить кожу человека.

Часто полагают, что размеры тела землероек определяются продуктивностью среды обитания, а климатические факторы (температура, осадки) влияют на размеры землероек опосредованно (Ochocińska, Taylor, 2003; Yom-Tov, Yom-Tov, 2005; Frafjord, 2008; McNab, 2010; Prost et al., 2013; Щипанов и др., 2016). В популяциях расы Москва “правило ресурсов” заметно нарушается.

В оптимальных по кормовым ресурсам местообитаниях в хвойно-широколиственных лесах (55° N) размеры черепа бурозубок меньше, чем размеры черепа в расе Мантурово в средней тайге и значительно меньше, чем в горных популяциях расы Серов. Нарушение “правила ресурсов”, вероятно, связано с оптимизацией метаболизма в этих самых южных из исследованных выборок, что соответствует правилу Бергмана. В более комфортных по температуре и кормовым ресурсам местообитаниях хвойно-широколиственных лесов размеры бурозубок не увеличиваются в отличие от размеров бурозубок, обитающих в условиях более холодного климата, также с высокой численностью дождевых червей на западных склонах Уральских гор. Наши данные показывают, что климатические условия способны прямо влиять на размеры тела бурозубок, а не только опосредованно через продуктивность среды, подтверждая правило Бергмана.

Мелкие размеры черепа и предположительное увеличение плеча силы височного мускула ( $l_1$ ) по отношению к плечу силы сокращения челюстей ( $l_2$ ) характерны для бурозубок всех хромосомных рас зоны хвойно-широколиственных лесов, от Прибалтики до междуречья Верхней Волги и Оки. В этой зоне средние значения кондилобазальной длины черепа варьируют от 17.95 до 18.40 мм, а отношения высоты и длины нижней челюсти (ВНЧ / ДОНЧ) в пределах 65–68% в расах Санкт-Петербург, Западная Двина и Селигер (Орлов и др., 2013).

Замена тундровых местообитаний обыкновенной бурозубки — лесными, при переходе от плейстоцена к голоцену (10–8 тыс. лет назад), не привела к увеличению размеров черепа бурозубок в лесной зоне, в том числе в елово-широколиственных лесах с высокой численностью жуков и дождевых червей. Увеличение размеров черепа обыкновенной бурозубки отмечено только в отдельных горных регионах лесной зоны с высокой численностью дождевых червей и повышенной влажностью при низких температурах. Современная горная экоморфа расы Серов эволюционировала в формировавшейся с начала голоцена северной темнохвойной тайге в условиях большого количества осадков на западном макросклоне Уральских гор.

Популяции с крупными размерами черепа (кондилобазальная длина, 18.7–19.8, М = 19.4 мм) известны на северо-западных склонах Алтая и Западных Саян, также задерживающих атлантические осадки. Предлагалось выделить такие популяции в отдельный подвид (Юдин, 1989). На Алтае горные почвы обильно населены дождевыми червями с численностью 100 и более на 1 м<sup>2</sup> в пределах высот от 700 до 1800 м над ур. м. (Соколов, 1956).

Крупная экоморфа обыкновенной бурозубки из последнего ледникового Центральной Европы, видовая принадлежность которой была установлена по особенностям древней ДНК (Prost et al., 2013), возникла, вероятнее всего, в условиях близких к местообитаниям горных бурозубок расы Серов. На сходство климатических условий плейстоценовой экоморфы и современной расы Серов указывает совместное обитание с тундровой бурозубкой (*S. tundrensis* Merg., выделена из неарктического вида *S. arcticus* Kerr (Долгов, 1985)), широко распространенной в настоящее время от Западного Предуралья в восточной части Палеарктики.

Дискриминантный анализ по совокупности функционально важных промеров черепа (их абсолютных величин) показал, что различия выборок связаны как с условиями местообитаний популяций в различных экосистемах, так и с общим происхождением, принадлежностью к одной хромосомной расе. Значительная дифференциация четырех популяций расы Серов (рис. 6А, табл. 2), несомненно, связана с формированием в голоцене на ареале этой расы различных экосистем средней и северной тайги при сохранении экосистем кустарниковой тундры, а дифференциация двух выборок расы Москва — с формированием в ее ареале сосновых лесов южной тайги и елово-широколиственных. Сходство двух географически удаленных выборок расы Мантурово вероятнее всего можно объяснить длительным сохранением экосистем равнинной средней тайги на значительной части ареала этой расы. Только выборки расы Москва показывают удаление от общей области центроидов рас Серов и Мантурово на максимальные расстояния Махаланобиса (рис. 6А; табл. 2)

Напротив, дискриминантный анализ по совокупности индексов промеров по отношению к кондилобазальной длине черепа показал различия выборок, связанные с общим происхождением популяций, их принадлежностью к одной хромосомной расе. Хотя расстояния по Махаланобису между центроидами трех рас невелики, но также малы и расстояния между центроидами каждой расы. Поэтому добавление новых выборок вряд ли изменит общий вывод о сохраняющихся морфотипах каждой из этих трех рас. Филогенетически эти расы максимально удалены, потому что относятся к трем разным кариотипическим группам (KG) хромосомных рас: WEKG — раса Москва, NEKG — раса Серов и EEKG — раса Мантурово (Wójcik et al., 2002). Дальнейшие исследования покажут, насколько различаются морфометрические особенности хромосомных рас в пределах каждой кариотипической группы.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На примере монофилетических по происхождению популяций хромосомных рас обыкновенной бурозубки (Серов, Мантурово и Москва) показаны адаптивные изменения челюстного аппарата и размеров черепа землероек в различных экосистемах. Адаптивные особенности черепа сопоставлены с ресурсом почвенной мезофауны в популяциях из различных экосистем, различающихся климатическими условиями.

В суровых климатических условиях кустарниковой тундры района Воркуты (67°29' N), с крайне низкой численностью дождевых червей, для популяции расы Серов характерны мелкие размеры черепа и мозговой капсулы, относительно низкая высота нижней челюсти. Поэтому следует ожидать мелких размеров височного мускула и силы его сокращения ( $F_{mt}$ ), а при коротком плече его силы ( $I_1$ ), также малой силы сжимания челюстей ( $F_{сж}$ ) по сравнению с бурозубками из других локалитетов. В экосистеме тундры подтверждается “правило ресурсов” Макнаба и нарушается правило Бергмана (оптимизация метаболизма за счет относительного уменьшения поверхности тела).

В суровых климатических условиях горного района северной тайги (62°05' N, 520–650 м над ур. м.), с высокой численностью дождевых червей, для популяции расы Серов характерны крупные размеры черепа и мозговой капсулы, а также увеличение относительной высоты нижней челюсти. Поэтому следует ожидать увеличение массы и силы сокращения височного мускула ( $F_{mt}$ ) при удлинённом плече его силы ( $I_1$ ) и, как следствие, увеличения силы сжатия челюстей ( $F_{сж}$ ). В горной тайге подтверждается “правило ресурсов” Макнаба и правило Бергмана.

В суровых климатических условиях бурозубки с крупными размерами тела будут иметь преимущество, связанное с оптимизацией метаболизма за счет увеличения массы тела и относительного уменьшения его поверхности (подтверждается правило Бергмана), но при условии высокой численности крупных видов почвенной фауны (подтверждается правило ресурсов Макнаба).

В оптимальных климатических условиях елово-широколиственных лесов (55°44' N) с высокой численностью дождевых червей для бурозубок расы Москва характерны мелкие размеры черепа и мозговой капсулы. Поэтому следует ожидать уменьшения массы и силы сокращения височного мускула ( $F_{mt}$ ). Но меньшая сила височного мускула компенсируется удлинением плеча его силы ( $I_1$ ) (увеличена высота и уменьшена длина челюсти), поэтому сила сжатия челюстей ( $F_{сж}$ ) не уменьшается. С оптимизацией метаболизма связаны и мелкие размеры бурозубок в более комфортных по температуре

местообитаниях — подтверждается правило Бергмана, но нарушается правило ресурсов Макнаба.

Результаты исследования показывают, что климатические условия способны прямо влиять на размеры тела бурозубок, подтверждая правило Бергмана, а не только опосредованно через продуктивность среды. Этот вывод следует рассматривать как предварительный, нуждающийся в подтверждении на популяциях других хромосомных рас.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счет средств бюджета Института проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН, Печоро-Илычского государственного природного заповедника и Нижегородского государственного университета имени Н.И. Лобачевского (Арзамасский филиал). Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

## СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В статье использованы выборки черепов из коллекции Зоологического Музея МГУ и данные из статьи Бобрецова А.В. (Бобрецов и др., 2020). В 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

- Акулова Л.И., Долгин М.М., Колесникова А.А., 2017. Распространение и численность дождевых червей (Lumbricidae) в подзоне средней тайги Республики Коми // Вестник Института биологии КН УРО РАН. № 1. С. 4–16.
- Бобрецов А.В., 2004. Обыкновенная бурозубка // Млекопитающие Печоро-Илычского заповедника. Сыктывкар: Коми кн. изд-во. С. 46–64.
- Бобрецов А.В., Куприянова И.Ф., Калинин А.А., Петров А.Н., Павлова С.В., Щипанов Н.А., 2012. Морфологическая дифференциация обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus*) на северо-востоке Европейской части России // Зоологический журнал. Т. 91. № 5. С. 605–618.
- Бобрецов А.В., Петров А.Н., Быховец Н.М., Щипанов Н.А., 2020. Краниометрическая изменчивость обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus*, Eulipotyphla) на Северо-Востоке Европейской части России: оценка влияния разных факторов // Зоологический журнал. Т. 99. № 6. С. 670–683.
- Васильев А.Г., Фалеев В.И., Галактионов Ю.К. и др., 2004. Реализация морфологического разнообразия в природных популяциях млекопитающих. 2-е изд. испр. Новосибирск: Изд-во СО РАН. 232 с.
- Васильев А.Г., Шарова Л.П., 1992. Соотношение географической и хронографической изменчивости обыкновенной бурозубки на Урале // Морфологическая и хромосомная изменчивость мелких млекопитающих. Екатеринбург: Наука. С. 94–108.
- Гераськина А.П., 2016. Население дождевых червей (Lumbricidae) в основных типах темнохвойных лесов Печоро-Илычского заповедника // Зоологический журнал. Т. 95. № 4. С. 394–405.
- Григорьева О.О., Борисов Ю.М., Стахеев В.В., Балакирев А.Е., Кривоногов Д.М., Орлов В.Н., 2015. Генетическая структура популяций обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* L. 1758 (Mammalia, Lipotyphla) на сплошных и фрагментированных участках ареала // Генетика. Т. 51. № 6. С. 711–723.
- Долгов В.А., 1985. Бурозубки Старого Света. М.: Изд-во Моск. ун-та. 221 с.
- Зайцев М.В., 2005. Эколого-морфологические особенности функционирования жевательного аппарата землероек // Эволюционные факторы формирования разнообразия животного мира. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 135–145.
- Козловская Л.С., 1955. К характеристике почвенной фауны Большеземельской тундры // Доклады АН СССР. Нов. сер. Т. 104. № 3. С. 485–486.
- Колесникова А.А., Конакова Т.Н., 2019. Почвенная мезофауна бореальных лесов европейского северо-востока России // Евразийский энтомологический журнал. Т. 18. № 5. С. 312–319.
- Колесникова А.А., Долгин М.М., Акулова Л.И., 2023. Дождевые черви (Oligochaeta, Lumbricidae) Республики Коми // Труды Карельского научного центра РАН. № 1. С. 19–36.
- Маркова А.К., Пузаченко А.Ю., 2008. Комплексы млекопитающих максимальной стадии последнего оледенения (Last Glacial Maximum – LGM) (<=24 – >=17 тыс. лет назад) // Эволюция экосистем Европы при переходе от плейстоцена к голоцену (24–8 тыс.л.н.). М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 91–116.
- Никольский В.С., 1983. Строение жевательного аппарата землероек (Soricidae) // Зоологический журнал. Т. 62. № 7. С. 1077–1086.
- Никольский В.С., 1990. Адаптивные преобразования костно-мышечной системы в эволюции Soricomorpha // Зоологический журнал. Т. 69. № 3. С. 81–90.
- Орлов В.Н., Кривоногов Д.М., Черепанова Е.В., Щегольков А.В., Григорьева О.О., 2019. Ассортативное скрещивание в гибридных зонах между хромосомными расами обыкновенной бурозубки, *Sorex*

- araneus* L. (Soricidae, Soricomorpha) // Успехи современной биологии. Т. 139. С. 315–325.
- Орлов В. Н., Сычева В. Б., Черепанова Е. В., Борисов Ю. М., 2013. Краниометрические различия контактирующих хромосомных рас обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* (Mammalia) как следствие их ограниченной гибридизации // Генетика. Т. 49. № 4. С. 479–490.
- Орлов В. Н., Черепанова Е. В., Кривоногов Д. М., Щегольков А. В., Борисов Ю. М., 2017. Зональные и рефугиальные этапы в эволюции видов: пример обыкновенной бурозубки, *Sorex araneus* L. (Soricidae, Soricomorpha) // Успехи современной биологии. Т. 137. № 2. С. 119–134.
- Орлов В. Н., Кришук И. А., Черепанова Е. В., Борисов Ю. М., 2023. Направленная эволюция кариотипа обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* (Mammalia) // Успехи современной биологии. Т. 143. № 1. С. 52–67.
- Павлова С. В., Тумасьян Ф. А., Щипанов Н. А., 2014. Разнообразие хромосомных вариантов у обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* (Eulipotyphla, Mammalia) на Европейской территории России // Поволжский экологический журнал. № 4. С. 555–563.
- Перель Т. С., 1979. Распространение и закономерности распределения дождевых червей фауны СССР. М.: Наука. 272 с.
- Распопова А. А., Щипанов Н. А., 2011. Изменчивость участка цитохрома b в разных хромосомных расах и популяциях обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* L., 1758 // Генетика. Т. 47. № 4. С. 527–536.
- Соколов А. А., 1956. Значение дождевых червей в почвообразовании. Алма-Ата: Изд-во АН Казахской ССР. 262 с.
- Тюрин В. В., Щеглов С. Н., 2015. Дискриминантный анализ в биологии: монография. Краснодар: Кубанский государственный университет. 126 с.
- Шашков М. П., Камаев И. О., 2010. Население дождевых червей темных лесов нижней части бассейна реки Большая Порожная (приток р. Печора) // Труды Печоро-Илычского гос. заповедника. Сыктывкар. Вып. 16. С. 204–207.
- Щипанов Н. А., Бобрецов А. В., Куприянова И. Ф., Павлова С. В., 2011. Межрасовая и межпопуляционная изменчивость фенотипических (краниальных) признаков обыкновенных бурозубок (*Sorex araneus* L., 1758) // Генетика. Т. 47. № 1. С. 76–86.
- Щипанов Н. А., Сычёва В. Б., Тумасьян Ф. А., 2016. Морфометрические дистанции и структурирование населения обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* L. (Lipotyphla: Soricidae) // Известия Российской академии наук. Серия биологическая. № 5. С. 511–524.
- Юдин Б. С., 1989. Насекомоядные млекопитающие Сибири. Новосибирск: Наука. 547 с.
- Chętnicki W., Fedyk S., Banaszek A., Szalaj K. A., Ratkiewicz M., 1996. Morphometrical characteristics of the common shrew (*Sorex araneus* L.) from interracial hybrid zones // Hereditas. V. 125. P. 201–207.
- Dötsch C., 1985. Masticatory function in shrews (Soricidae) // Acta Zoologica Fennica. V. 173. P. 231–235.
- Frafford K., 2008. Can environmental factors explain size variation in the common shrew (*Sorex araneus*)? // Mammalian Biology. V. 73. № 6. P. 415–422.
- Horn A., Basset P., Yannic G., Banaszek A., Borodin P. M., Bulatova N. Sh. et al., 2012. Chromosomal rearrangements do not seem to affect the gene flow in hybrid zones between karyotypic races of the common shrew (*Sorex araneus*) // Evolution. V. 66. P. 882–889.
- Mackiewicz P., Moska M., Wierzbicki H. et al., 2017. Evolutionary history and phylogeographic relationships of shrews from *Sorex araneus* group // PLoS One. V. 12. e0179760.
- McNab B. K., 2010. Geographic and temporal correlations of mammalian size reconsidered: a resource rule // Oecologia. V. 164. № 1. P. 13–23.
- Mishta A., 2007. Morphometric variation of the common shrew *Sorex araneus* in Ukraine, in relation to geoclimatic factors and karyotype // Russian Journal of Theriology. V. 6. № 1. P. 51–62.
- Nováková L., Vohralík V., 2017. Age and sex skull variation in a model population of the common shrew (*Sorex araneus*) // Folia Zoologica. V. 66. № 4. P. 254–261.
- Ochocińska D., Taylor J. R. E., 2003. Bergmann's rule in shrews: geographical variation of body size in Palearctic *Sorex* species // Biological Journal of the Linnean Society. V. 78. № 3. P. 365–381.
- Okulova N. M., Balakirev A. E., Orlov V. N., 2007. Cranio-metrical characteristics of some *Sorex araneus* chromosomal races // Russian Journal of Theriology. V. 6. № 1. P. 63–71.
- Orlov V. N., Kozlovsky A. I., Okulova N. M., Balakirev A. E., 2007. Postglacial recolonisation of European Russia by the common shrew *Sorex araneus* // Russian Journal of Theriology. V. 6 (1). P. 97–104.
- Pavlova S. V., Shchipanov N. A., 2018. New karyotypes of the common shrew *Sorex araneus* (Lipotyphla, Mammalia) at the northern periphery of the species range in European Russia // Mammal Research. V. 63. <https://doi.org/10.1007/s13364-018-0409-6> (дата обновления: 25.02.2019).
- Petersen H., Luxton M., 1982. A comparative analysis of soil fauna populations and their role in decomposition processes // Oikos. V. 39. № 3. P. 287–388.
- Petit J. R., Jouzel J., Raunaud D. et al., 1999. Climate and atmospheric history of the past 420,000 years from the Vostok ice core, Antarctica // Nature. V. 399. P. 429–436.
- Polly P. D., 2007. Phylogeographic differentiation in *Sorex araneus*: morphology in relation to geography and karyotype // Russian Journal of Theriology. V. 6. № 1. P. 73–81.

- Polyakov A. V., Onischenko S. S., Ilyashenko V. B., Searle J. B., Borodin P. M., 2002. Morphometric difference between the Novosibirsk and Tomsk chromosome races of *Sorex araneus* in a zone of parapatry // *Acta Theriologica*. V. 47. № 4. P. 381–387.
- Prost S., Klietman J., van Kolfschoten T., Guralnick R. P., Waltari E. et al., 2013. Effects of late quaternary climate change on Palearctic shrews // *Global Change Biol.* V. 19. P. 1865–1874.
- Ratkiewicz M., Fedyk S., Banaszek A., Chętnicki K. A. W., Szałaj K. A. et al., 2002. The evolutionary history of the two karyotypic groups of the common shrew *Sorex araneus*, in Poland // *Heredity*. V. 88. P. 235–242.
- Shchipanov N. A., Voyta L. L., Bobretsov A. V., Kuprianova I. F., 2014. Intra-species structuring in the common shrew *Sorex araneus* (Lipotyphla: Soricidae) in European Russia: morphometric variability could give evidence of limitation of interpopulation migration // *Russian Journal of Theriology*. V. 13. № 2. P. 119–140.
- Searle J. B., Polly P. D., Zima J. (Eds), 2019. *Shrews, Chromosomes and Speciation* (Cambridge Studies in Morphology and Molecules: New Paradigms in Evolutionary Bio). Cambridge: Cambridge University Press. 475 p.
- Wójcik J. M., Bogdanowicz W., Pucek Z., Wójcik A. M., Zalewska H., 2000. Morphometric variation of the common shrew *Sorex araneus* in Poland, in relation to karyotype // *Acta Theriologica*. V. 45. Suppl. 1. P. 161–172.
- Wójcik J. M., Ratkiewicz M., Searle J. B., 2002. Evolution of the common shrew *Sorex araneus*: chromosomal and molecular aspects // *Acta Theriol.* V. 47. Suppl. 1. P. 139–167.
- Yom-Tov Y., Yom-Tov J., 2005. Global warming, Bergmann's rule and body size in the masked shrew *Sorex cinereus* Kerr in Alaska // *Journal of Animal Ecology*. V. 74. № 5. P. 803–808.

## MCNAB'S “RESOURCE RULE” AND ADAPTIVE CHANGES IN THE SKULL OF THE COMMON SHREW (*SOREX ARANEUS* L., EULIPOTYPHLA, SORICIDAE) FROM DIFFERENT ECOSYSTEMS

V. N. Orlov<sup>1,\*</sup>, A. V. Bobretsov<sup>2,\*\*</sup>, D. M. Krivonogov<sup>3,\*\*\*</sup>, A. V. Shchegol'kov<sup>3,\*\*\*\*</sup>

<sup>a</sup> Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia

<sup>b</sup> Pechora-Ilych State Nature Reserve, Yaksha, Komi Republic, 169436 Russia

<sup>c</sup> Lobachevsky State University of Nizhny Novgorod (Arzamas Branch), Arzamas, 607220 Russia

\* e-mail: orlovvic@yandex.ru

\*\* e-mail: avbobr@mail.ru

\*\*\* e-mail: deniskrivonogov@mail.ru

\*\*\*\* e-mail: mister.shegolkov@yandex.ru

Adaptive features of the skull were compared with the resource of soil macrofauna in populations of three monomorphic chromosomal races of the common shrew from different ecosystems. In the severe climatic conditions of the shrubby tundra of the Vorkuta area (67°29' N), with extremely low abundance of large oligochaetes (earthworms), the population of the Serov race is characterized by small sizes of the skull and brain capsule, a relatively short arm of the temporal muscle strength, a weak jaw compression force therefore being likely. In the tundra ecosystem, McNab's “resource rule” is confirmed while Bergman's rule (optimization of metabolism by a relative reduction of the body surface area) is violated. In the severe climatic conditions of the mountainous areas of the northern taiga in the northern Urals (62°05' N, 520–650 m above sea level), with high numbers of earthworms, the Serov race is characterized by large sizes of both skull and brain capsule, a lengthened temporal muscle force arm, therefore, increased temporal muscle mass and jaw compression force thus being likely and corresponding to McNab's “resource rule” and Bergman's rule. In spruce-broadleaved forests between the Upper Volga River area and Oka River (55°44' N) with high abundance of earthworms, small sizes of the skull and brain capsule are characteristic of the Moscow race, the force of jaw compression being increased by an increase in the arm of temporal muscle strength. Under the best climatic conditions, a decreased size of the Moscow race is consistent with Bergman's rule and violates McNabb's “resource rule”. The results of the study show that climatic conditions are capable of directly affecting the body size of shrews, not only indirectly through the productivity of the environment, thus confirming Bergman's rule.

**Keywords:** *Sorex araneus*, monomorphic chromosomal races, morphometric differentiation, temporal muscle force, jaw compression force



**Приложение.** Достоверность различий средних значений отдельных признаков для разных групп

Локалитет	1Mo	2Mo	3Ma	4Ma	5Se	6Se	7Se	8Se
1Mo		1.0000	0.0000	<b>0.0000</b>	<b>0.0000</b>	<b>0.0000</b>	<b>0.0000</b>	1.0000
2Mo	1.0000		0.0000	<b>0.0000</b>	<b>0.0000</b>	<b>0.0000</b>	<b>0.0000</b>	1.0000
3Ma	0.3337	<b>0.0000</b>		1.0000	1.0000	<b>0.0000</b>	<b>0.0000</b>	<b>0.0046</b>
4Ma	1.0000	<b>0.0018</b>	1.0000		1.0000	<b>0.0000</b>	<b>0.0000</b>	<b>0.0430</b>
5Se	1.0000	<b>0.0237</b>	1.0000	1.0000		<b>0.0000</b>	<b>0.0000</b>	<b>0.0002</b>
6Se	<b>0.0005</b>	0.2499	<b>0.0000</b>	<b>0.0000</b>	<b>0.0000</b>		1.0000	<b>0.0000</b>
7Se	<b>0.0000</b>	<b>0.0215</b>	<b>0.0000</b>	<b>0.0000</b>	<b>0.0000</b>	1.0000		<b>0.0000</b>
8Se	<b>0.0247</b>	<b>0.0000</b>	1.0000	0.7481	0.1757	<b>0.0000</b>	<b>0.0000</b>	

Локалитет	1Mo	2Mo	3Ma	4Ma	5Se	6Se	7Se	8Se
1Mo		1.0000	<b>0.0001</b>	<b>0.0054</b>	1.0000	<b>0.0000</b>	<b>0.0000</b>	1.0000
2Mo	1.0000		<b>0.0001</b>	<b>0.0129</b>	1.0000	<b>0.0000</b>	<b>0.0000</b>	1.0000
3Ma	0.3746	<b>0.0012</b>		1.0000	<b>0.0197</b>	<b>0.0000</b>	1.0000	<b>0.0000</b>
4Ma	0.2330	<b>0.0006</b>	1.0000		0.7005	<b>0.0000</b>	1.0000	<b>0.0015</b>
5Se	<b>0.0000</b>	<b>0.0000</b>	<b>0.0001</b>	<b>0.0003</b>		<b>0.0000</b>	<b>0.0020</b>	0.5958
6Se	<b>0.0000</b>	<b>0.0000</b>	<b>0.0000</b>	<b>0.0001</b>	1.0000		<b>0.0000</b>	<b>0.0000</b>
7Se	<b>0.0000</b>	<b>0.0000</b>	<b>0.0000</b>	<b>0.0000</b>	<b>0.0001</b>	<b>0.0001</b>		<b>0.0000</b>
8Se	0.6622	<b>0.0162</b>	1.0000	1.0000	<b>0.0280</b>	<b>0.0197</b>	<b>0.0000</b>	

Локалитет	1Mo	2Mo	3Ma	4Ma	5Se	6Se	7Se	8Se
1Mo		1.0000	<b>0.0029</b>	<b>0.0000</b>	1.0000	<b>0.0240</b>	<b>0.0008</b>	<b>0.0000</b>
2Mo	<b>0.0018</b>		<b>0.0000</b>	<b>0.0000</b>	<b>0.0119</b>	0.4066	<b>0.0179</b>	<b>0.0000</b>
3Ma	1.0000	<b>0.0010</b>		1.0000	0.7997	<b>0.0000</b>	<b>0.0000</b>	0.2209
4Ma	1.0000	<b>0.0000</b>	1.0000		<b>0.0132</b>	<b>0.0000</b>	<b>0.0000</b>	1.0000
5Se	<b>0.0091</b>	1.0000	<b>0.0068</b>	<b>0.0002</b>		<b>0.0000</b>	<b>0.0000</b>	<b>0.0004</b>
6Se	<b>0.0000</b>	<b>0.0000</b>	<b>0.0000</b>	<b>0.0000</b>	<b>0.0000</b>		1.0000	<b>0.0000</b>
7Se	<b>0.0000</b>	<b>0.0000</b>	<b>0.0000</b>	<b>0.0000</b>	<b>0.0000</b>	1.0000		<b>0.0000</b>
8Se	1.0000	<b>0.0001</b>	1.0000	1.0000	<b>0.0003</b>	<b>0.0000</b>	<b>0.0000</b>	

Примечания. В верхней таблице над диагональю — КБД, под диагональю — ШЧ; в средней таблице над диагональю — ДЛЧ, под диагональю — ДМЧ; в нижней таблице над диагональю — ВНЧ, под диагональю — ДОНЧ. Жирным шрифтом выделены статистически значимые различия.

591.4:599.735.3:556.51(282.251.3)

## К МОРФОЛОГИИ ВОСТОЧНОСИБИРСКОГО ЛОСЯ (*ALCES AMERICANUS PFIZENMAYERI*, CERVIDAE) В ЯКУТИИ

© 2025 А. В. Аргунов\*

Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, проспект Ленина, 41, Якутск, 677007 Россия

\*e-mail: argal2@yandex.ru

Поступила в редакцию 20.03.2024

После доработки 28.10.2024

Принята к публикации 29.10.2024

С 2005 по 2024 г. в Центральной и Южной Якутии изучены морфологические особенности восточносибирского лося. Размеры тела измерены у 15 экз. взрослых лосей, окраска волосяного покрова описана у 46, форма рогов — у 78 особей. По морфометрическим признакам восточносибирский лось (*Alces americanus pfizenmayeri*) Якутии занимает промежуточное положение между *A. a. buturlini* и *A. a. cameloïdes*, имеет характерные для подвида морфологические черты. В окраске тела лосей выявлены четыре цветовые вариации. Наиболее часто встречается светло-бурая окраска (43.4%). В окраске головы обнаружено пять цветовых оттенков, общей у обоих полов является только бурая окраска. В окраске головы обнаруживаются некоторые половые различия, самки окрашены в более светлые тона, самцы — в более темные. У самцов выделены четыре формы рогов: лопатообразные рога с разделенной лопастью, лопатообразные с узкой лопастью и длинными отростками, лопатообразные с неразделенной лопастью и оленеобразные рога. Особи с лопатообразными рогами с разделенной лопастью встречаются наиболее часто (82.0%). Зарегистрированы факты заходов *A. a. buturlini* в Центральную Якутию.

**Ключевые слова:** Якутия, восточносибирский лось, подвиды, самцы, самки, линейные размеры тела, волосяной покров, форма рогов

**DOI:** 10.31857/S0044513425010064, **EDN:** sygmxd

По мнению ряда специалистов (Егоров, 1971; Чернявский, Железнов, 1982; Чернявский, Домнич, 1989; Данилкин, 1999), в Якутии обитают два подвида лося — восточносибирский, или якутский (*Alces americanus pfizenmayeri* Zukowsky, 1910), и колымский (*A. a. buturlini* Chernyavsky et Zhelesnov, 1982), при этом ареал восточносибирского подвида охватывает обширную территорию к востоку от р. Енисей до хребта Черского, а ареал колымского — крайний северо-восток Сибири к востоку от хребта Черского. По современным представлениям оба эти подвида, а также уссурийский подвид (*A. a. cameloïdes* Milne-Edwards, 1867), обитающий на Дальнем Востоке к югу от Станового хребта (Амурская область, Хабаровский край и Приморье), относятся к американской группе подвидов и родственны североамериканским лосям, отличным от европейского лося (*Alces alces*), что подтверждено кариологическими и молекулярно-генетическими исследованиями (Боесков, 1998, 2001; Данилкин, 1999; Hundertmark et al., 2002; Рожков и др., 2009). Последние распространены от Европы до Западной Сибири и четко отличаются от американских форм по кариотипу

(хромосомный набор американских лосей  $2n = 70$ , европейских —  $2n = 68$ ). Это дало основание дифференцировать европейских и азиатско-американских лосей на два отдельных вида (Боесков, 1996, 1998, 2001). По морфологическим признакам это разделение предпринималось и ранее (Флеров, 1934, цит. по: Чернявский, Домнич, 1989). В исследованиях Боескова (2001) рассмотрена также валидность колымского подвида лося (*A. a. buturlini*) как отдельной формы (Чернявский, Железнов, 1982). Предполагалось, что *A. a. buturlini* с лосями Аляски и бассейна р. Юкон может составлять единый аляскинский подвид (*A. a. gigas*) (Боесков, 2001). Позднее, по данным анализа мтДНК, было показано, что североамериканский лось не является прямым потомком лося крайнего северо-востока Сибири, где ныне обитает *A. a. buturlini*. Он происходит от лосей, живших в позднем плейстоцене в якутско-маньчжурском регионе и заселивших Северную Америку после последнего ледникового максимума (Висконсинского оледенения) по Берингийскому перешейку во время первой волны расселения из Азии. От этой же группы лосей восточносибирско-дальневосточного

рефугиума произошел современный колымский лось, заселивший северо-восток Сибири позднее в период второй волны расселения. Сходные морфологические и морфотипические черты с аляскинским лосем он приобрел независимо от североамериканского лося в результате конвергентной эволюции (Hundertmark et al., 2002). Эти данные согласуются с точкой зрения о существовании колымского лося как отдельного подвида — *A. a. buturlini*. Однако вопрос о выделении *A. a. buturlini* в подвид до сих пор остается дискуссионным, т.к. морфологических различий между *A. a. buturlini* и *A. a. gigas* практически нет (Рожков и др., 2009).

Восточносибирский лось на огромной территории своего ареала представлен несколькими географически разобщенными популяциями. На западе ареала он граничит с европейским лосем, на востоке — с колымским, на юге и юго-востоке — с уссурийским подвидом (Егоров, 1971; Чернявский, Железнов, 1982; Бромлей, Кучеренко, 1983; Чернявский, Домнич, 1989; Дицевич, 1997; Данилкин, 1999). Если принять во внимание исторически недавнюю экспансию лосей из Азии в Северную Америку, то вполне можно допустить их дальние перемещения и в наши дни. Во всяком случае, в ареалах трех подвидов лося в Сибири и на Дальнем Востоке в ходе расселения отдельных особей или групп животных вполне могут происходить процессы взаимопроникновения, которые обуславливают метизацию и появление животных с иным морфотипом. Однако до сих пор морфологических данных по азиатско-американским лосям, по сравнению с европейскими лосями (Данилкин, 1999; Смирнов, 2014), явно недостаточно. Морфологические особенности восточносибирского подвида до сих пор рассматриваются в литературе на основе морфометрии якутских лосей (Егоров, 1971; Боесков, 1996; Данилкин, 1999), репрезентативные данные по другим участкам ареала практически отсутствуют (Смирнов, 2014). В Якутии морфология вида впервые освещена Егоровым (1965, 1971) на примере центральноякутских лосей (4 самца и 2 самки). Позже она была рассмотрена Боесковым (1996); промерены 7 особей из Центральной Якутии по трем параметрам (высота в холке, длина тела, обхват груди). Сведения о размерах тела самок ограничиваются измерениями двух особей из Центральной Якутии (Егоров, 1971).

Целью настоящей работы являются характеристика и анализ морфологических признаков, данных о распространении и расселении восточносибирского (якутского) подвида лося в бассейне Средней Лены.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран в 2005–2024 гг. в Центральной и Южной Якутии в пределах бассейна Средней Лены. Линейные показатели тела животных определены

по общепринятым схемам измерения (Соколов, 1959; Данилкин, 1999). Всего промерено 15 взрослых лосей (старше 3.5 лет) — 11 самцов и 4 самки. Географические точки добычи приведены в табл. 1. В полевых условиях возраст добытых животных определяли по экстерьерным признакам и развитию рогов. Из 11 промеренных самцов рога имели 6 особей с 5–9 отростками на одном роге.

Окраска животных охарактеризована по добытым экземплярам ( $n = 21$ ) и снимкам из фотоловушек. Получено и проанализировано 36347 фотографий из четырех фотоловушек, установленных на природных солонцах в Южной и Центральной Якутии. В Южной Якутии в долине р. Олекма на территории Олекминского заповедника функционировали две фотоловушки. В Центральной Якутии на участках правобережья р. Лены (бассейн рек Лютенга и Хомпу) были также установлены две фотоловушки. Всего получено 25 фотографий лосей (15 самок и 10 самцов) с хорошо различимым цветом волосяного покрова. Идентификацию отдельных особей лося на основании полученных от фотоловушек снимков проводили по экстерьерным и индивидуальным признакам. Нечеткие и сумеречно-ночные снимки с плохо различимым цветом мехового покрова лосей не использовались, как и отснятые в период их линьки. Общая выборка по окраске волосяного покрова тела животных включала 46 экз. (20 самок и 26 самцов), головы — 41 экз. (18 самок и 23 самцов) лосей. Окраску конечностей лосей подробно не изучали. В тексте в краткой форме приводится описание окраски конечностей лосей по натурным наблюдениям отстрелянных животных, а также по их фотографиям и снимкам из фотоловушек ( $n = 14$ ). При описании формы рогов лосей в выборку были включены только рога взрослых особей, составляющих пять и более отростков на одном роге. Для получения данных использовали непарные рога, сброшенные лосями ( $n = 58$ ) и собранные нами в бассейнах рек Ханчалы и Хомпу (Центральная Якутия), рек Ботомою и Аллараа Кюске (Лено-Вилюйское междуречье и Южная Якутия), а также рога добытых экземпляров ( $n = 13$ ) и зафиксированных фоторегистраторами ( $n = 7$ ). Расчеты проведены по общепринятым методам вариационной статистики (Ивантер, 1971), с использованием пакета программы Microsoft Excel.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Сопоставимый материал по восточносибирскому лосю из соседних с Якутией регионов отсутствует. В монографии Смирнова (2014) приведены промеры трех взрослых самок из Красноярского края, Республики Тывы и Бурятии.

**Размеры тела.** Длина тела и высота в холке самцов лося, обследованных нами (табл. 2), в целом сходны

**Таблица 1.** Район и место сбора морфологического материала по лосю в бассейне Средней Лены

№	Годы	Пункты сбора материала	Пол животного
Центральная Якутия			
1	2005	Предгорья Верхоянского хребта, правобережье нижнего течения р. Алдан	Самец
2	2006	Лено-Вилуйское междуречье, среднее течение р. Ханчалы	Самец
3	2006	Там же	Самец
4	2007	Предгорья Верхоянского хребта, правобережье нижнего течения р. Алдан	Самец
5	2010	Там же	Самка
6	2011	Лено-Амгинское междуречье, р. Танда (левый приток р. Алдан)	Самец
7	2013	Лено-Амгинское междуречье, среднее течение р. Хомпу, бассейн р. Лены	Самец
8	2014	Лено-Вилуйское междуречье, р. Кенкеме (левый приток р. Лены)	Самец
9	2017	Лено-Вилуйское междуречье, среднее течение р. Ханчалы	Самка
10	2020	Лено-Вилуйское междуречье, р. Хатын (левый приток р. Лены)	Самка
11	2021	Там же	Самец
12	2023	Там же	Самец
Южная Якутия			
13	2023	р. Аллараа Кюске (левый приток р. Олекма)	Самец
14	2023	Там же	Самка
15	2023	Там же	Самец

с данными предыдущих исследований в Центральной Якутии (Егоров, 1971; Боескоров, 1996). Максимальные показатели обхвата туловища самцов (до 220–229 см) по измерениям указанных авторов больше, чем по нашим данным (наибольший обхват 206 см, табл. 2), но эта разница может быть обусловлена общей кондицией животных, т.к. в периоды высокой упитанности они имеют больший обхват туловища. Для сравнения этого показателя требуются промеры животных, добытых приблизительно в одно и то же время. Средняя длина ступни самцов в нашей выборке сходна с таковой по данным Егорова (1971), по которым она варьирует в пределах 79–81 см, в среднем равна 80 см. Однако у одного из самцов нашей пробы из Центральной Якутии длина ступни достигала 94 см, а длина тела была самая наименьшая (250 см) при высоте в холке 201 см. Индекс формата тела (отношение длины туловища к высоте в холке) у этой особи составлял 90%, а в среднем среди самцов и самок — 92.2 и 90.3% соответственно, что является довольно высоким значением для восточно-сибирского подвида. У исследованных Боескоровым (2001) самцов из Центральной Якутии этот показатель составлял 88.9%. Индексы формата тела у разных подвидов существенно различаются: для европейского лоса они равны 80.8 и 84.5%, уссурийского — 86.5%, колымского — 94.3% (Чернявский, Домнич, 1989; Боескоров, 2001). У уссурийского подвида низовьев р. Амур отмечен более высокий индекс формата тела (90.5%) (Дворянкин, 1975, цит. по: Боескоров, 2001).

Наибольшие различия среди самцов, измеренных Егоровым (1971) и нами, выявлены между показателями длины уха и хвоста. По нашим данным, средняя длина уха ( $t = 9.2$ ,  $df = 12$ ,  $p < 0.001$ ) и хвоста самцов ( $t = 2.5$ ,  $df = 11$ ,  $p < 0.05$ ) статистически значимо меньше, чем в материалах Егорова (1971) (табл. 2). Обращают внимание значительно большие индивидуальные различия по длине уха (в 1.3 раза) и хвоста (в 3.1 раза) в нашей пробе, чем в промерах Егорова (1971), несмотря на небольшой объем обеих выборок. Ранее сходные длина и вариабельность величины хвоста отмечены у обоих полов колымского лоса (7–15 см, Чернявский, Домнич, 1989) и у одной самки уссурийского подвида на Сихотэ-Алине (7 см, Капланов, 1948). По данным Смирнова (2014), длина хвоста у трех самок восточносибирского подвида из Бурятии, Тувы и Красноярского края колебалась в пределах 12–13 см. По длине уха самцы и самки лоса из бассейна Средней Лены сходны с евроазиатскими лосями (Капланов, 1948; Чернявский, Домнич, 1989; Данилкин, 1999; Смирнов, 2014).

Самцы лоса по основным параметрам тела в бассейне Средней Лены, как и самцы других географических форм вида (Капланов, 1948; Бромлей, Кучеренко, 1983; Чернявский, Домнич, 1989; Данилкин, 1999), несколько крупнее самок (табл. 2). Две самки из Центральной Якутии по размерам (см) (высота в холке 183–187, в крестце 177–181, длина туловища 171–176, обхват туловища 181–189, длина ступни 71–73, длина уха 26–28), по данным Егорова (1971),

Таблица 2. Размеры (см) взрослых лосей восточносибирского подвида Якутии

Показатель	Бассейн Средней Лены, наши данные						Центральная Якутия				
	Самцы			Самки			Самцы Егоров (1971)			Самцы Боесков (1996)	
	<i>n</i>	$\lim$ $M \pm m$	$\sigma$	<i>n</i>	$\lim$ $M \pm m$	$\sigma$	<i>n</i>	$\lim$ $M \pm m$	$\sigma$	<i>n</i>	$\lim$ $M$
Длина тела	10	250–271 262.9±2.3	7.2	4	242–265 255±4.8	9.6	—	—	—	7	256–278 265.3
Высота в холке	11	175–202 193.4±2.2	7.5	4	188–196 190.7±1.7	3.5	4	197–201 198.5±0.9	1.9	7	189–202 193.7
Высота в крестце	10	179.5–196 186±1.7	5.4	3	180–183 181±1.0	1.7	4	191–194 192.5±0.6	1.2	—	—
Обхват туловища	9	183–206 195.7±2.4	7.2	4	192–212 202.5±4.1	8.2	4	193–220 201.5±6.2	12.5	7	202–229 213.3
Длина туловища	11	161–191 178.5±2.4	8.2	4	166–176.5 172.3±2.2	4.4	4	168–185 177.5±3.7	7.5	—	—
Длина хвоста	9	4.9–15 9.7±1.2	3.6	2	6.9–9.0 —	—	4	12–13 12.7±0.2	0.5	—	—
Длина ступни	10	79–94 82.0±1.3	4.3	4	79.5–82 80.6±0.5	1.1	4	79–81 80.2±0.4	0.9	—	—
Длина уха	10	21–28 25.1±0.5	1.8	4	23–26.5 24.6±0.7	1.4	4	30–32 31.0±0.4	0.8	—	—

Примечания. *n* — число данных,  $\lim$  — пределы индивидуальной изменчивости,  $M \pm m$  — среднее значение со стандартной ошибкой,  $\sigma$  — стандартное отклонение, прочерк — нет данных.

уступают самкам из нашей выборки по высоте в холке, обхвату туловища и длине ступни. Самки восточносибирского лоса из Бурятии, Тувы и Красноярского края (Смирнов, 2014) по всем рассматриваемым показателям, кроме длины уха и ступни, меньше обследованных нами. Более крупные размеры якутских лосей, по сравнению с размерами забайкальских, отмечал Дицевич (1997).

По средним показателям размеров тела якутские самки и самцы несколько крупнее лосей с левобережья р. Амур и хребта Сихотэ-Алинь. Однако по максимальным значениям длины тела и высоты в холке лоси левобережного Приамурья, относящиеся, по-видимому, к восточносибирскому подвиду, превосходят якутских (Бромлей, Кучеренко, 1983). В ареале собственно уссурийского подвида отдельные крупные особи, сходные по высоте в холке с восточносибирскими лосями, встречаются в Нижнем Приамурье (Дворянкин, 1975; цит. по: Данилкин, 1999). Наиболее крупными размерами тела отличаются колымские лоси: максимальные показатели длины тела и высоты в холке у самок и самцов составляют 320–346 и 218–239 см соответственно. По отдельным параметрам тела они превосходят даже североамериканских лосей, относящихся к наиболее крупной форме вида (Чернявский, Домнич, 1989).

В целом указанные выше данные в полной мере подтверждают факт того, что среди лосей Сибири и Дальнего Востока наиболее крупным является *A. a. buturlini*, а наиболее мелким *A. a. cameloides* (Капланов, 1948; Бромлей, Кучеренко, 1983; Чернявский, Домнич, 1989; Боесков, 2001). Восточносибирский лось Якутии по основным морфологическим признакам занимает промежуточное положение между этими двумя подвидами, что отмечалось и ранее (Егоров, 1971; Данилкин, 1999; Боесков, 2001).

### Окраска тела

В окраске тела лосей в бассейне Средней Лены выделяются четыре цветовые вариации — от светло-бурой до черной. Особей с более светлым мехом на шее и верхней части туловища мы классифицировали как светло-бурых, с более темным мехом — как темно-бурых. Животных с черной окраской туловища и головы относили к группе с черным окрасом, а особей с сочетанием бурых и серых тонов — к группе с буровато-серым окрасом (рис. 1).

У описанных нами лосей брюшная и нижняя части туловища окрашены, как правило, в черный цвет, реже — в темно-бурый. Наиболее часто встречаются животные со светло-бурой окраской туловища (43.4%), реже — с темно-бурой (39.2%), наиболее редки животные с черной и буровато-серой окраской





**Рис. 1.** Восточносибирские лоси Якутии: *a* — взрослый самец лося со светло-бурой окраской волосяного покрова (снимок из фотоловушки, Центральная Якутия. Сентябрь, 2015 г.), *b* — самка с прошлогодним теленком с темно-бурой окраской волосяного покрова (снимок из фотоловушки Д.И. Тирского. Южная Якутия, р. Олекма. Сентябрь, 2018 г.), *c* — взрослый самец с черной окраской тела (Центральная Якутия, Октябрь 2013 г.), *d* — взрослый самец с буровато-серой окраской (Центральная Якутия, Сентябрь 2014 г.).

(по 8.7% соответственно) (рис. 2). Встречаемость разных цветовых вариаций туловища, кроме черной, у обоих полов в целом сходна. Светло-бурая окраска тела в равной степени встречается у 21.8% самок и 21.8% самцов, темно-бурая — у 17.0% самок и 21.7% самцов, а буровато-серая — у 4.3% особей обоего пола в равных долях. Черную окраску тела (8.7%) имели только самцы. Ранее Филонов (1983) считал, что половой диморфизм в окраске тела у лося не выражен. Однако обнаруженная нами черная окраска тела и головы, отмеченная только у самцов, меняет представление об единообразии окраски тела у самцов и самок лося. Черные лоси обнаружены только на Лено-Вилюйском междуречье, хотя по опросным сведениям, они довольно редко встречаются на разных участках ареала в Якутии. Имеется сообщение Смирнова (2014) о встрече в бассейне р. Витим лося с абсолютно черным окрасом тела. Среди просмотренных Егоровым (1971) более чем 40 шкур якутских

лосей черных не было совсем, а буровато-серые — довольно редкие в нашей выборке — встречались.

Кроме лосей с указанными выше цветовыми вариациями окраски тела, крайне редко, как исключение, встречаются лоси с аномальной окраской тела. В декабре 2011 г. охотник Л.И. Сивцев на правом берегу р. Алдан в Центральной Якутии добыл самку лося с аномальной пепельно-серой окраской. Альбинос лосихи, добытой в 1980-е гг. в Центральной Якутии, экспонируется в музее Охотобщества г. Якутска.

Окраска головы лосей может быть пяти оттенков (рис. 3). В окраске головы наблюдаются некоторые половые различия по этому признаку — самки окрашены в более светлые тона, самцы — в более темные. Наиболее распространенной является бурая окраска (53.6%), значительно реже отмечается черная (17.0%) и серовато-бурая (14.7%) окраска. Довольно редко встречаются животные с буровато-черной (9.8%)

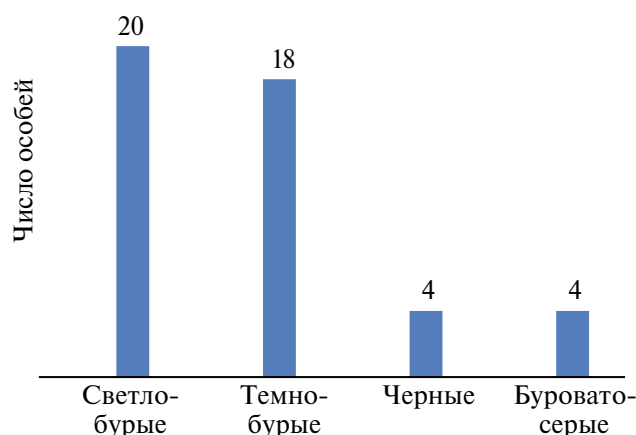


Рис. 2. Встречаемость цветовых вариаций волосяного покрова восточносибирского лося в Якутии ( $n = 46$ ).

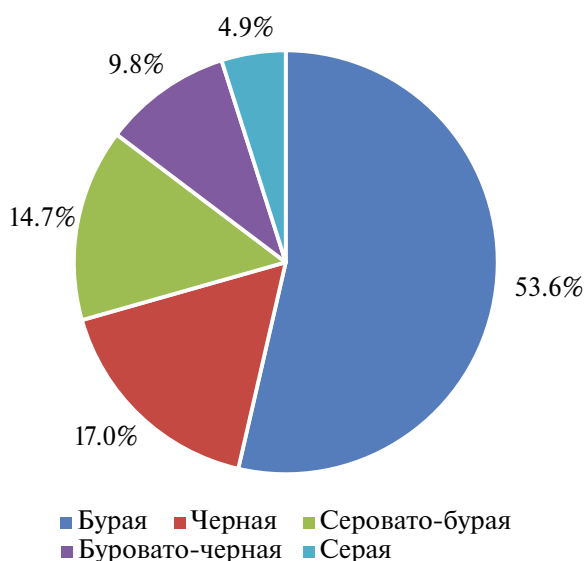


Рис. 3. Встречаемость цветовых вариаций окраски головы восточносибирского лося в Якутии ( $n = 41$ ).

и серой (4.9%) окраской головы. Бурая окраска головы у самок и самцов характерна только для лосей со светло-бурым и темно-бурым цветом туловища. Из общего числа описанных лосей ( $n = 41$ ) бурая окраска головы встречается у 24.4% самок и 29.2% самцов. Черная и буровато-черная окраски головы обнаружены только у самцов. Черный окрас головы имели четыре самца с черным, два со светло-бурым и один с буровато-серым окрасом тела. Буровато-черную окраску головы имели четыре самца с темно-бурым окрасом тела. Серовато-бурая и серая окраски головы обнаружены только у самок, у самцов они отсутствовали. Серовато-бурый цвет головы имели три самки со светло-бурым, две с буровато-серым и одна

с темно-бурым окрасом туловища, а серый цвет — две самки с темно-бурым окрасом туловища.

Окраска разных участков ног варьирует от светло-серого до черно-бурого и черного цветов. Белых тонов нет. Передние ноги выше коленного сустава имеют черный или черно-бурый цвет. Нижняя часть передних ног, как правило, окрашена в оттенки светло-серого, темно-серого и серовато-бурого цветов, нередко с желтоватым оттенком. Задние ноги от низа паховой области и верха скакательного сустава до нижней части конечностей имеют серый или серовато-бурый цвет. Также нередко встречаются переливы желтоватого оттенка. Внутренние стороны передних и задних ног окрашены в серый цвет. Близкую к якутским лосям окраску конечностей, по-видимому, имеют уссурийские лоси (Капланов, 1948). К сожалению, в литературе (Гептнер и др., 1961; Егоров, 1971; Бромлей, Кучеренко, 1983; Филонов, 1983; Чернявский, Домнич, 1989; Данилкин, 1999; Боесков, 2001; Смирнов, 2014) окраска конечностей лосей специально не рассматривается и отсутствует их подробное описание, что исключает возможность провести какие-либо сравнения разных подвидов.

Выраженные сезонные изменения окраски волосяного покрова у лосей отсутствуют. Изменения становятся в большей или меньшей степени заметными только в весенне-летний сезон в период линьки. Сразу же после линьки лоси приобретают темный или черный оттенок, что отмечалось в литературе (Капланов, 1948; Бромлей, Кучеренко, 1983). По мере подрастания волос окрас меняется на обычный для данного индивида, что неоднократно фиксировалось на снимках фотоловушек. В начале июля взрослые особи были почти черными, а в начале третьей декады этого месяца приобретали типичный буроватый цвет. Линька у лосей растянута — начинается в апреле и завершается в июне (Филонов, 1983), а у части молодняка длится еще дольше. Так, молодая самка, снятая фоторегистратором, 7 июля была еще в зимнем меху, а к 19 июля уже почти полностью вылиняла.

### Форма рогов

У восточносибирского лося в Якутии встречаются четыре типа рогов: с разделенной лопатой, с узкой лопатой и длинными отростками, с неразделенной лопатой и “оленеобразные”, то есть совсем без лопаты, напоминающие рога оленей (рис. 4). Среди осмотренных нами 78 рогов (20 парных и 58 непарных рогов) 64 (82.0%) экз. были с разделенной лопатой, 4 (5.2%) — с узкой лопатой и длинными отростками, 5 (6.4%) — с неразделенной лопатой, 5 (6.4%) — оленеобразные. К наиболее распространенным относились лопатообразные рога с разделенной лопатой, характерные для представителей азиатско-американской группы лосей (Чернявский, Домнич, 1989; Боесков, 2001; Боесков, Пузаченко, 2001). Остальные формы



рогов встречались намного реже. Причем рога с узкой лопатой и с длинными отростками свойственны именно для данного подвида, несмотря на их редкую встречаемость. Рога оленеобразного строения и с неразделенной лопатой характерны для уссурийского и европейского подвидов (Гептнер и др., 1961; Боесков, 2001) и рассматриваются как нетипичные для восточносибирского подвида (Боесков, 2001). Присутствие особей с подобными рогами в Центральной Якутии свидетельствует о высокой изменчивости формы рогов у восточносибирского подвида.

Ранее у евроазиатских и североамериканских лосей выделялись три типа рогов: с разделенной и неразделенной лопатой и оленеобразные. На рога с разделенной лопатой приходилось 82.1%, с неразделенной — 5.1%, на оленеобразные рога — 12.8% от общего числа рогов ( $n = 39$ ) (Боесков, Пузаченко, 2001). Среди обследованных Егоровым (1971) 200 рогов восточносибирского лося на долю оленеобразных

(вильчатых) рогов приходилось 9%. Однако среди осммотренных Боесковым (2001) 79 пар рогов восточносибирского лося из Якутии, Иркутской области, Тувы и Монголии были обнаружены только по два экземпляра, похожих на оленеобразные и на рога с неразделенной лопатой. Можно предположить, что в данном случае их небольшое количество обусловлено избирательностью музейных или иных коллекций, куда попадают преимущественно наиболее типичные полноценные рога, а не их аномальные формы. Сходным образом отбираются рога для выставок охотничьих трофеев, и эти подборки не отражают фактическое соотношение форм рогов в природе. На Дальнем Востоке оленеобразные рога наиболее характерны для уссурийского подвида (Бромлей, Кучеренко, 1983; Боесков, Пузаченко, 2001). Они часто встречаются также у помесей уссурийских и восточносибирских лосей на стыке их ареалов. В Забайкалье оленеобразные рога могут носить 40–45% лосей, рога



**Рис. 4.** Формы рогов восточносибирского лося Якутии: *a* — лопатообразные рога с разделенной лопатой, *b* — рога с узкой лопатой с длинными отростками, *c* — лопатообразные рога с неразделенной лопатой, *d* — оленеобразные рога. Примечание: Типичные оленеобразные рога, например, уссурийского лося, имеют неуплощенную форму и круглые в сечении, как и штанга рога. Представленный на рис. 4*d* рог сходен по форме с оленеобразными рогами, представленными в литературе (Боесков, 1998, 2001).

Таблица 3. Размеры (мм) черепов взрослых самцов разных подвидов американских лосей

Параметры черепа	<i>A. a. pfizenmayeri</i> , Центральная Якутия (Лено-Амгинское междуречье)	<i>A. a. pfizenmayeri</i>		<i>A. a. buturlini</i> ( <i>n</i> = 20) Крайний Северо- Восток Азии (Боесков, 2001)	<i>A. a. gigas</i> ( <i>n</i> = 27) Аляска, Юкон, северо- запад Британской Колумбии Боесков, 2001)
		( <i>n</i> = 9) Центральная Якутия, Верхоянье (Егоров, 1971)	( <i>n</i> = 40) (Боесков, 2001)		
		$\lim$ $M \pm m$	$\lim$ $M \pm m$	$\lim$ $M \pm m$	$\lim$ $M \pm m$
Максимальная длина	610.7	<u>569–607</u> 592.0±4.13	<u>551.0–615.0</u> 587.08±2.42	<u>592.0–651.0</u> 615.80±3.54	<u>582.0–664.0</u> 625.56±4.75
Кондилобазальная длина	590.0	<u>531–569</u> 558.6±4.18	<u>520.0–584.0</u> 551.88±2.37	<u>564.0–629.0</u> 589.45±3.23	<u>558.0–614.0</u> 591.59±2.66
Основная длина	560.0	<u>505–540</u> 525.4±4.36	—	—	—
Максимальная ширина	240.7	<u>222–241</u> 233.0±1.91	—	—	—
Скуловая ширина	230.7	—	<u>192.0–225.0</u> 208.88±1.31	<u>204.0–235.0</u> 222.48±1.58	<u>197.0–230.0</u> 214.37±1.65
Межглазничная ширина	194.6	—	—	—	—
Длина лицевой части	385.6	<u>388–406</u> 398.7±2.06	<u>335.0–392.0</u> 357.60±2.29	<u>372.0–390</u> 383.05±1.15	<u>360.0–414.0</u> 382.52±2.70
Длина верхнего ряда зубов	144.9	<u>148–157</u> 152.4±0.93	<u>137.0–159.0</u> 147.68±0.96	<u>144.0–159.0</u> 153.20±0.83	<u>146.0–158</u> 148.30±0.94
Максимальная ширина мозговой капсулы	169.9	—	—	—	—
Длина нижней челюсти	510	—	—	—	—
Длина нижнего ряда зубов	156.8	—	—	—	—
Длина диастемы нижней челюсти	199.1	—	—	—	—

промежуточного типа — более половины лосей, лопа-тообразные рога — 6% лосей (Дицевич, 1997).

*A. a. buturlini* имеют преимущественно крупные рога с раздвоенной лопатой и большим количеством отростков. Другие типы рогов у них крайне редки (Чернявский, Домнич, 1989; Боесков, Пузаченко, 2001). В бассейнах рек Колыма, Индигирка, Алазея и Пенжина среди 91 пары рогов обнаружено только 8 (8.8%) экземпляров, у которых одна из лопат была неразделенной (Боесков, 2001). У остальных подвидов как европейских, так и восточносибирско-дальневосточных в разных соотношениях встречаются все варианты строения рогов (Капланов, 1948; Бромлей, Кучеренко, 1983; Боесков, 2001; Боесков, Пузаченко, 2001; Седихин, 2022).

Как полагают Колесников и Козловский (Kolesnikov, Kozlovskii, 2014), по данным морфометрии

рогов, граница между ареалами европейских и восточносибирских лосей должна быть проведена по Уральским горам, а не по р. Енисей, как было показано ранее (Данилкин, 1999; Рожков и др., 2009). Наименование восточносибирского подвида предлагается изменить на сибирский подвид. Известно, что зоны контактов разных подвидов лося на окраинах ареалов могут быть широкими и могут приводить к гибридизации, примером чему являются Забайкалье и Северное Приамурье (Бромлей, Кучеренко, 1983; Дицевич, 1997) (см. выше). В этой связи интересны случаи добычи очень крупных самцов лося в Центральной Якутии. Об одном из них осенью 1974 г. в верховьях р. Тамма (Лено-Амгинское междуречье) имеется сообщение П.Д. Захарова. Кроме больших размеров тела, не характерных для лосей региона, добытый экземпляр отличался большим количеством отростков — 27

на одном роге. Будучи кадровым охотником, Захаров ежегодно заготавливал лосей, но такого крупного видел впервые. В нашей выборке рогов количество отростков не превышало 9. По сообщениям охотников, их число может достигать 14–16 на одном роге. В декабре 2018 г. в среднем течении р. Амга И.Ю. Дремов добыл крупного самца с 19 отростками на одном роге. Впоследствии заведующий Зоологическим музеем СВФУ А.Д. Макаров на основании размеров головы и рогов установил принадлежность этого лоса к колымскому подвиду. В марте 2019 г. в ИБПК СО РАН передана голова самца лоса, добытого зимой 2018/2019 гг. на Лено-Амгинском междуречье. По основным краниометрическим показателям (максимальная длина черепа, кондилобазальная длина, скуловая ширина, длина лицевой части) данный череп лоса имел сходные размеры с *A. a. buturlini* и *A. a. gigas* (табл. 3). С одной стороны, это свидетельствует о редкости заходов колымского лоса на территорию Центральной Якутии, с другой стороны — о четко выраженных морфологических различиях этого подвида и центральноякутского лоса (*A. a. pfizenmayeri*). Такие различия вызывают интерес у местных жителей, которые сообщают о феномене в научные учреждения.

Боесков (2001), как отмечалось выше, относит колымского лоса (*A. a. buturlini*) к аляскинскому подвиду (*A. a. gigas*) и считает, что до начала XX в. он был распространен на запад до р. Лена, на юг — до р. Алдан. Мы придерживаемся прежнего взгляда на распространение колымского лоса к западу до хребта Черского (Егоров, 1971; Чернявский, Железнов, 1982; Чернявский, Домнич, 1989), что, по приведенным выше сведениям, не исключает глубоких заходов этого лоса в ареал восточносибирского подвида.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Восточносибирский, или якутский, лось (*A. a. pfizenmayeri*), обитающий в Якутии, по морфологическим признакам представляет собой вполне обособленную на уровне подвида форму среди азиатско-американских лосей (*A. a. cameloides* и *A. a. buturlini*). По параметрам тела он крупнее *A. a. cameloides* и мельче *A. a. buturlini*. Индекс формата тела у самок и самцов составляет 90.3 и 92.2% и приближается к соответствующему индексу подвида *A. a. buturlini* — самой крупной форме современных лосей. По окраске тела (от светло-бурой до черной) якутские лоси характеризуются высокой индивидуальной изменчивостью. Наиболее часто встречаются особи со светло-бурой окраской тела (43.4%), типичной для всех евроазиатских лосей. Редкий среди лосей черный осенне-зимний окрас волосяного покрова отмечен у 8.7% особей и встречается только у самцов. В окраске головы лосей выделено пять цветовых вариаций, из которых только бурая окраска является общей у обоих полов. Другие цветовые оттенки имеют половые

различия: голова у самок окрашена в более светлые тона, у самцов — в более темные. Черная и буровато-черная окраски головы обнаружены только у самцов, а серовато-бурая и серая — только у самок. В совокупности различий в окраске головы и феномене черной окраски у самцов обнаруживается проявление полового диморфизма в окраске тела лосей. Форма рогов якутского подвида представлена практически всеми вариантами, свойственными современным евроазиатским лосям. Выявлено четыре типа рогов: лопатообразные рога с разделенной лопастью, с узкой лопастью и длинными отростками, лопатообразные с неразделенной лопастью и оленеобразные рога. Преобладают рога с разделенной лопастью (82.0%), типичные для подвида. Большой размах изменчивости форм рогов и морфологических признаков свидетельствует о высоком генетическом разнообразии восточносибирского лоса. Единичные случаи добычи крупных самцов с морфологическими признаками *A. a. buturlini* свидетельствуют о редких заходах этого подвида в Центральную Якутию.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Автор искренне благодарен своему коллеге Д.И. Тирскому за предоставленные снимки из фотоловушек из Олекминского заповедника.

### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках государственного задания ИБПК СО РАН по проекту “Причинно-следственные основы динамики почвенного покрова и наземных экосистем криолитозоны на территории распространения легких пород в Центральной Якутии для разработки фундаментальных основ охраны квазиравновесных криоксерогенных территорий” (код научной темы: FWRS-2021-0026; номер государственной регистрации в ЕГИСУ: АААА-А21-121012190036-6) и по проекту “Популяции и сообщества животных водных и наземных экосистем криолитозоны восточного сектора российской Арктики и Субарктики: разнообразие, структура и устойчивость в условиях естественных и антропогенных воздействий” (код научной темы: FWRS-2021-0044; номер государственной регистрации в ЕГИСУ: 121020500194-9).

### СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Отстрел животных проводился по официальным разрешениям на добычу копытных животных, выданным Министерством экологии, природопользования и лесного хозяйства Республики Саха (Якутия).

### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Боесков Г.Г., 1996. О таксономической структуре рода *Alces* (Artiodactyla, Cervidae) // Вестник зоологии. № 6. С. 70–78.
- Боесков Г.Г., 1998. Дифференциация и проблема систематики лосей (Artiodactyla, Cervidae, *Alces*) // Зоологический журнал. Т. 77. № 6. С. 732–744.
- Боесков Г.Г., 2001. Систематика и происхождение современных лосей. Новосибирск: Наука. 120 с.
- Боесков Г.Г., Пузаченко А.Ю., 2001. Географическая изменчивость черепа и рогов лосей (*Alces*, Artiodactyla) Голарктики // Зоологический журнал. Т. 80. № 1. С. 97–110.
- Бромлей Г.Ф., Кучеренко С.П., 1983. Копытные юга Дальнего Востока СССР. М.: Наука. 305 с.
- Гептнер В.Г., Насимович А.А., Банников А.Г., 1961. Млекопитающие Советского Союза: Парнокопытные и непарнокопытные. М.: Высшая школа. Т. 11. 1004 с.
- Данилкин А.А., 1999. Олени (Cervidae). Млекопитающие России и сопредельных регионов. М.: Геос. 552 с.
- Дицевич Б.Н., 1997. История, систематика и морфологические особенности лося Восточной Сибири // Вестник ИРГСХА. № 5. С. 7–9.
- Егоров О.В., 1965. Дикie копытные Якутии. М.: Наука. 259 с.
- Егоров О.В., 1971. Лось // Млекопитающие Якутии. М.: Наука. С. 551–567.
- Ивантер Э.В., 1971. Элементарная биометрия. Петрозаводск: Петрозаводский государственный университет им. О.В. Куусинена. 64 с.
- Капланов Л.Г., 1948. Тигр, изюбрь, лось. М.: Изд-во Московского общества испытателей природы. 125 с.
- Седихин Н.В., 2022. Индивидуальная изменчивость серги и рогов европейского лося на территории Ленинградской области по результатам мониторинга с помощью фотоловушек на искусственных солонцах // Трансформация экосистем. Т. 5. № 4 (18). С. 136–150.
- Соколов И.И., 1959. Фауна СССР. Млекопитающие. Т. 1. Вып. 3. Копытные звери. М. – Л.: Изд-во АН СССР. 600 с.
- Смирнов М.Н., 2014. Лось и кабан в Центральной Сибири. / М.Н. Смирнов. Красноярск: Сиб. федерал. ун-т. 298 с.
- Рожков Ю.И., Проняев А.В., Давыдов А.В., Холодова М.В., Сипко Т.П., 2009. Лось: популяционная биология и микроэволюция. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2009. 520 с.
- Филонов К.П., 1983. Лось. М.: Лесная промышленность. 246 с.
- Чернявский Ф.Б., Железнов Н.К., 1982. О распространении и систематике лося Северо-Восточной Сибири // Бюллетень Московского общества испытателей природы. № 87. Вып. 5. С. 25–32.
- Чернявский Ф.Б., Домнич В.И., 1989. Лось на северо-востоке Сибири. М.: Наука. 128 с.
- Hundertmark K.J., Shields G.F., Udina I.G., Bowyer R.T., Danilkin A.A., Schwartz C.C., 2002. Mitochondrial phylogeography of Moose (*Alces alces* L.): late Pleistocene divergence and population expansion // Molec. Phyl. and Evol. V. 22. № 3. P. 375–387.
- Kolesnikov V.V., Kozlovskii I.S., 2014. Geographical variation of antler morphology of moose (*Alces alces*) in Russia // Acta Theriologica. V. 59. P. 443–448. <https://doi.org/10.1007/s13364-014-0175-z>

## MORPHOLOGICAL FEATURES OF THE EAST SIBERIAN MOOSE (*ALCES AMERICANUS PFIZENMAYERI*, CERVIDAE) IN YAKUTIA

A.V. Argunov\*

Institute for Biological Problems of the Cryolithozone, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Yakutsk, 677007 Russia

\*e-mail: argal2@yandex.ru

Morphological features of the East Siberian moose were studied in central and southern Yakutia, Siberia from 2005 to 2024. Body size was measured in 15 adult moose, hair colouration was described in 46, and horn shape in 78 individuals. According to morphometric characters, the East Siberian moose (*Alces americanus pfizenmayeri*) of Yakutia occupies a position intermediate between *A. a. buturlini* and *A. a. camelooides* and has morphological features characteristic of a subspecies. Four colour variations have been identified in the body colouration. The most common colouration is light brown (43.4%). In head colouration, 5 colour shades are detected, only brown colouration is common in both sexes. There are some sex differences in head colouration, females being coloured in lighter tones, vs males in darker tones. In males, 4 types of horn shape are identified: shovel-shaped horns with a divided shovel, with a narrow shovel and long ramifications, shovel-shaped with an undivided shovel and stag-shaped horns. Specimens with shovel-shaped antlers with a divided shovel are the most frequent (82.0%). *A. a. buturlini* has been recorded from central Yakutia.

**Keywords:** Yakutia, East Siberian elk, subspecies, male, female, linear body size, hair cover, horn shape

УДК 599.745: 611.77

## КОЖА БАЙКАЛЬСКОЙ НЕРПЫ (*PUSA SIBIRICA*, PHOSIDAE): НОРМА И ПАТОЛОГИЯ

© 2025 И. В. Аникиенко<sup>a,\*</sup>, Н. И. Рядинская<sup>a,\*\*</sup>, Е. А. Петров<sup>b,\*\*\*</sup>,  
К. Ю. Костюнин<sup>c,d,\*\*\*\*</sup>, С. Е. Белова<sup>a,\*\*\*\*\*</sup>, Д. Р. Иконникова<sup>a,\*\*\*\*\*</sup>

<sup>a</sup>ФГБОУ ВО Иркутский государственный аграрный университет имени А.А. Ежевского,  
пос. Молодежный Иркутская обл., 664038 Россия

<sup>b</sup>Байкальский музей Иркутского Научного центра, пос. Листвянка Иркутская обл., 664520 Россия

<sup>c</sup>ФГБОУ ВО Иркутский государственный медицинский университет  
Министерства здравоохранения Российской Федерации, Иркутск, 664003 Россия

<sup>d</sup>Иркутский диагностический центр, Иркутск, 664047 Россия

\*e-mail: babushcinai@mail.ru

\*\*e-mail: ryadinskaya.nina@mail.ru

\*\*\*e-mail: evgen-p@yandex.ru

\*\*\*\*e-mail: kostjunin@gmail.com

\*\*\*\*\*e-mail: sonab5215@gmail.com

\*\*\*\*\*e-mail: dasha2002.30anim@gmail.com

Поступила в редакцию 07.05.2024

После доработки 12.11.2024

Принята к публикации 14.11.2024

С помощью анатомических и гистологических методов мы изучили норму и патологические изменения кожного покрова у 12 разновозрастных особей байкальской нерпы (*Pusa sibirica*) (алопеция, язвы, шрамы и др.). Такие изменения обычно присутствуют у многих особей, выходящих на береговые лежбища. **Норма:** кожа имеет складчатый эпидермис на теле и лапах. Отмечен гиперкератоз эпителия. Граница между сосочковым и сетчатым слоями дермы не выражена. Сосочковый слой образован тонкими пучками коллагеновых волокон, сетчатый слой сформирован толстыми пучками коллагеновых волокон. В сетчатом слое кожи туловища присутствуют мощные, многочисленные пучки гладких мышц. Дерма кожи ласт тоньше в сравнении с дермой кожи туловища нерп. В коже тела сальные железы небольшие многодольчатые, каждый волосяной пучок окружают, как правило, две такие железы. Нижние секреторные отделы апокриновых потовых желез слабо извитые трубчатые, располагаются в глубоких слоях сетчатой дермы и в жировой клетчатке отдельно от волосяных фолликулов и рядом с сетью кровеносных сосудов. Их узкие выводные протоки открываются в воронку волоса на уровне его верхней трети. В коже ласт крупные извитые апокриновые железы залегают на уровне нижних отделов луковиц остевых волос, удлиненные полиморфные выводные протоки сальных желез открываются в волосяные сумки. Обсуждаются морфофизиологические адаптации кожного покрова нерп, способствующие улучшению его гидродинамических, терморегуляторных и солнцезащитных свойств. **Патология:** выявлены два основных комплекса патологий кожи нерпы: 1) койлоцитоз, субэпидермальное воспаление (инфильтрат представлен лимфоцитами с небольшой примесью гистиоцитов), экзодерматит лимфоцитов в волосяные фолликулы с явлениями спонгиоза; 2) формирование субэпидермального пузыря с нейтрофильной инфильтрацией в сосочковом слое дермы. Эти патологии могут быть связаны с потеплением климата и изменением ледового режима Байкала, что привело к возникновению иммунных воспалительных процессов в коже. Не исключено и воздействие неизвестного вирусного патогена, вызвавшего койлоцитоз у нерп.

**Ключевые слова:** эпидермис, дерма, железы, койлоцитоз, спонгиоз, воспаление

**DOI:** 10.31857/S0044513425010076, **EDN:** sxyuux

При анализе материалов, полученных с помощью стационарной видеокамеры на о-ве Долгий (архипелаг Ушканьи острова, оз. Байкал), на береговом лежбище у байкальской нерпы (*Pusa sibirica* Gmelin 1788) были отмечены многочисленные повреждения кожного покрова (алопеция, язвы, шрамы и пр.) (Петров и др., 2021a), что и побудило нас провести данное исследование.

Кожный покров представителей семейства настоящие тюлени описан в ряде фундаментальных работ. Описание структуры кожи обыкновенного тюленя (*Phoca vitulina* Linnaeus 1758), гренландского тюленя (*Pagophilus groenlandicus* Erxleben 1777), хохлача (*Cystophora cristata* Erxleben 1777), южных морских слонов (*Mirounga leonina* Linnaeus 1758) и байкальской нерпы (*Pusa sibirica* Gmelin 1788) приведено в работах Соколова и соавторов (Соколов, 1973; Соколов и др., 1988). У настоящих тюленей абсолютная толщина кожи меньше, чем у других ластоногих. В дерме развита сеть эластических волокон и гладкомышечных пучков. В сравнении с ушастыми тюленями больше относительная толщина подкожной жировой клетчатки. Сальные железы крупные (Соколов, 1973; Соколов и др., 1988). Мышца-подниматель волоса (*musculus arrector pili*) у байкальской нерпы отсутствует (Мордвинов, Куратов, 1972). Сальные железы сеголетка байкальской нерпы имели до 10 долек (Белькович, 1964). Потовые железы располагаются в коже немного глубже, чем луковицы волос. У большинства настоящих тюленей, за исключением гренландского тюленя, выводные протоки апокриновых желез открываются в волосную сумку ниже выводного протока сальной железы. У байкальской нерпы потовые железы кожи груди и загривка имели длинный слабоизвитой секреторный отдел (Соколов, 1973; Соколов и др., 1988; Соколов, Чернова, 2001). У данного вида выделяют остевые, промежуточные и пуховые волосы (Белькович, 1964). Характерной чертой строения всех категорий волос является отсутствие сердцевинного слоя (Иванов, 1982; Соколов, 1973; Соколов и др., 1988).

У настоящих тюленей проходит ежегодная линька, которая сопровождается полной сменой волосного покрова и у большинства видов происходит на суше (Beltran et al., 2018). У байкальской нерпы нет внутриутробной линьки, смена волос у новорожденных нерпят начинается в первые недели после рождения и продолжается 5–10 дней. У взрослых нерп ежегодная линька (*annual moult*) начинается после окончания периода размножения (май–июнь) и длится в норме всего 15–20 дней (Иванов, 1982). Линька – сложный, энергозатратный процесс, который находится под контролем фотопериода и нейроэндокринных процессов. Условия окружающей среды могут влиять на фенологию линьки (Walcott et al., 2020). Например,

у самок и самцов хохлача, независимо от возраста, линька проходит синхронно и быстро, что интерпретируют как адаптацию к короткому летнему сезону и суровым условиям обитания (Ling, 2018). Для тюленей Уэдделла (*Leptonychotes weddellii* Lesson 1826) во время линьки были отмечены повышенные затраты на терморегуляцию, увеличивающиеся при холодной и ветреной погоде, несмотря на морфофизиологическую адаптацию к обитанию в полярных условиях. У обитающих в теплом климате южных морских слонов сезон и продолжительность линьки зависели от пищевого статуса зверей, при этом процесс имплантации бластоцисты зависел от продолжительности светового дня, а не от стадии линьки и мог происходить до завершения смены волоса (Ling, 2012).

Ластоногие, как и другие млекопитающие, подвержены различным заболеваниям (Dierauf, Guland, 2001), в данном случае нас интересуют заболевания кожно-волосного покрова, причины которых могут быть самые разные. У ластоногих (обычно у содержащихся в неволе) описаны патологии кожи, вызываемые клещами, грибами, бактериями и вирусами (Ringwaldt et al., 2021). Исследователи выделили у тюленей с алопецией, вагинитом, дерматитом и др. патологиями кожи несколько возбудителей, отнесенных к грибам (*Trichophyton mentagrophytes* Priestley 1917; виды *Malassezia* sp. Malassez 1874; *Yarrowia (Candida) lipolytica* Van der Walt & Arx 1981; *Candida albicans* Berkhout 1923) (Dunn et al., 1984; Pollock et al., 2000). Локальные патологии кожи и системные воспалительные поражения организма часто связаны с условно-патогенными бактериями (*Enterococcus faecalis* Orla-Jensen 1919; *Streptococcus phocae* Rosenbach 1884) и у ластоногих в неволе, и у ослабленных диких животных (Taurisano et al., 2018; Wu et al., 2023).

Патологические изменения кожи (язвы, карцинома, дерматит, гиперплазия, дегенерация, некроз и др.), описанные у разных видов ластоногих, могут быть вызваны и вирусами, такими как вирус чумы плотоядных *Pestis carnivorum*, вирус рода *Parapoxvirus* (вид не определен), различные аденовирусы (*Phocid adenovirus 1*, *Phocid adenovirus 2*, *Otariid adenovirus 2*) и герпесвирусы (*Otariid herpesvirus 1*, *Phocid herpesvirus 6*, *Otariid herpesvirus 4*) (Barragán-Vargas et al., 2016; Becher et al., 2002; Buckles et al., 2006; Lipscomb et al., 2001; Müller et al., 2003; Wright et al., 2015). У ластоногих, обитающих в естественных условиях, часто не удается установить точную причину поражения кожи, даже при многолетних исследованиях (Грушко, Володина, 2023; Beckmen et al., 1997).

Таким образом, патогены, вызывающие поражения кожи у ластоногих, чрезвычайно разнообразны, и не исключено, что патологии





**Рис. 1.** Поражения кожи у байкальской нерпы на лежбище в 2017 г. (А) и 2021 г. (В). Фото Е.А. Петрова с материалов видеосъемки. Из: Петров и др. (2021a).

кожно-волосяного покрова у байкальской нерпы могут быть связаны с одним из описанных возбудителей. В то же время не физиологично протекающая линька (сильно растянутая во времени) также может быть причиной патологических изменений кожного покрова млекопитающих (Петров, Купчинский, 2023).

Несмотря на наличие ряда исследований, процесс линьки у ластоногих остается одним из малоизученных событий их жизни, в том числе и у байкальской нерпы. В связи с неблагоприятными ледовыми условиями в 1981 г. процесс линьки у байкальской нерпы был необычно растянут во времени, что, по мнению Пастухова (1993), привело к нарушению эмбриогенеза у особей с затянувшейся линькой и резкому увеличению яловости. В 2011–2021 гг. время выхода нерп на береговое лежбище о-ва Долгий, а также их численность определялись временем исчезновения льдов в северной части Байкала, но независимо от ледового режима около 80% особей на лежбищах продолжали линять (Петров и др., 2021a). У большинства нерп линька имела диффузный характер с элементами патологических проявлений. Например, в 2012 г. у 47 особей отмечены участки алопеций, в 2014 г. таких нерп было 120. Также на лежбищах наблюдались нерпы с многочисленными повреждениями кожи, не связанными с линькой (язвы, шрамы и пр.) (рис. 1). Незавершенная линька не препятствовала нагулу нерп, но не исключено, что она способствует появлению патологий кожно-волосяного покрова (Петров, Купчинский, 2023). Когда нерпы не успевают завершить линьку на плавающих льдах, их численность на береговых лежбищах увеличивается (Петров и др., 2021). Показано, что температура поверхности тела у одиночных южных морских слонов, лежащих на берегу, выше, чем у особей, залегающих группами,

и этот феномен расценивают как поведенческую стратегию сохранения тепла (Guerrero et al., 2021). У байкальской нерпы пребывание на лежбище в теплое время года, напротив, может приводить к проблемам с теплоотдачей и перегреву зверей (Баранов и др., 1992; Петров и др., 1998), особенно при большой скученности, которая к тому же способствует возникновению эпизоотий. Случаи массовой гибели байкальской нерпы отмечались во время эпизоотии 1987–1990 гг.; в конце 1990-х–начале 2000 гг. и в конце октября 2017 г. (Goodman, 2016; Mamaev et al., 1995; Ryadinskaya et al., 2020).

Цель нашего исследования — выявление патологических изменений кожного покрова у байкальской нерпы (алопеция, язвы, шрамы и другие изменения) и обсуждение возможных причин их возникновения у многих особей, выходящих на береговые лежбища.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал для исследования был получен во время экспедиций в конце августа в 2021 и 2022 гг. По разрешениям на добычу байкальской нерпы в оз. Байкал (Республика Бурятия) с научно-исследовательскими целями, выданными Росрыболовством, было добыто 8 нерп в 2021 г. (№ 032021031373) и 4 нерпы в 2022 г. (№ 032022031197). Отлов зверей проводили с помощью крупноячеистых капроновых сетей. Наша выборка представлена 12 разновозрастными особями (табл. 1). Каждую нерпу подвергали внешнему осмотру, определяли пол, измеряли и взвешивали с точностью до 1 см и 1 кг соответственно. Возраст устанавливали по кольцам дентина на спиле основания клыка (рис. 2) (Amano et al., 2000).

После наружного осмотра с добытой туши снимали кожу с подкожной клетчаткой, одновременно



Таблица 1. Выборка исследуемых особей байкальской нерпы (*Phoca sibirica* Gmelin 1788)

№ особи	Дата отлова	Возраст	Пол	Масса тела, кг	Промеры, см				Наличие/ отсутствие патологии кожи (+/ –)
					Длина от носа до конца хвоста	Длина от носа до кончика ласт	Обхват груди	Толщина грудного жира	
1	28.08.2021	2+	Самец	25	96	112	81	4.5–4.8	+
2	28.08.2021	1+	Самка	25	87	101	59	3.0	+
3	29.08.2021	1+	Самка	22	87	102	74	4.6	+
4	29.08.2021	1+	Самец	25	91	105	77	3.0	+
5	29.08.2021	2+	Самка	25	93	109	83	4.9	+
6	30.08.2021	7+	Самка	58	129	148	107	4.6	+
7	30.08.2021	7+	Самец	57	132	152	102	5.3	+
8	30.08.2021	8+	Самка	29	112	130	75	2.0	Шрамы
9	14.08.2022	2+	Самец	22	110	126	86	3.0	–
10	14.08.2022	6+	Самец	35	115	129	89	3.7	+
11	22.08.2022	3+	Самец	25	99	115	85	3.5	–
12	22.08.2022	9+	Самка	64	142	162	108	5.9–6.0	Шрам

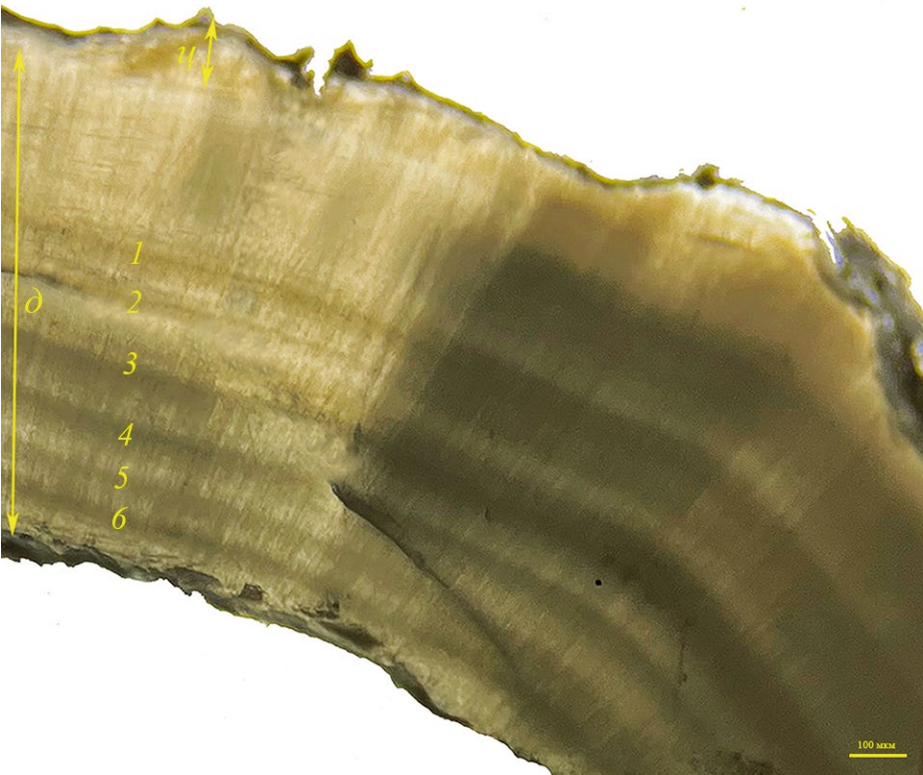


Рис. 2. Неокрашенный срез основания клыка самца байкальской нерпы (№ 10, самец, возраст 6+ лет): ц – цемент, d – дентин, 1–6 – годовые кольца дентина. Увеличение ×40.

отбирая пробы кожи для гистологического исследования у всех 12 исследуемых особей. Затем производили разрез по белой линии живота от мечевидного отростка до лонных костей, а для доступа к грудной полости — по реберным хрящам вдоль грудной кости с последующим осмотром внутренних органов.

Для гистологического исследования были взяты образцы нормальной кожи в области груди, живота и спины у 12 нерп, образцы с алопецией, язвами, шрамами и другими повреждениями у 10 нерп (табл. 1). Полученные образцы фиксировали в 10% нейтральном формалине (“БиоВитрум”, Санкт-Петербург, Россия) в течение 2–3 дней. Заливку в парафин проводили после обработки фиксированных тканей в изопропиловом спирте. Серийные срезы толщиной 8–10 мкм изготавливали на микротоме “МЗП-01 ТЕХНОМ” (ООО “КБ ТЕХНОМ”, Екатеринбург, Россия). Для описания волосяных фолликулов, волос в пучках в дермальном слое использовали тангенциальные сечения, для морфометрии — продольные сечения. Далее микросрезы депарафинизировали и окрашивали гематоксилином и эозином, используя стандартные процедуры окрашивания (“БиоВитрум”, Санкт-Петербург, Россия). Также срезы кожи подвергали комбинированному окрашиванию по Вейгерту и Ван-Гизону (“БиоВитрум”, Санкт-Петербург, Россия) (Лилли, 1969). После анализа гистологических срезов при помощи микроскопа марки “Levenhuk625 Biological microscope” (США) были отобраны образцы кожи с выраженными патологическими изменениями, их сравнивали с нормальной кожей у того же животного на соответствующем участке.

Измерение толщины кожи, эпителия и дермы проводили на продольных срезах кожи при помощи микроскопа “Levenhuk625”, цифровой камеры “Levenhuk M800 PLUS” и программы “LevenhukLite” для анализа срезов. При морфометрии кожи применяли методику, предложенную Автандиловым (1990), вычисляли среднее значение, полученное при измерении в 30 полях зрения.

Полученные данные в сравниваемых группах (кожа в норме и при патологии) анализировали при помощи *t*-теста Стьюдента. Различия считались достоверными при  $p < 0.05$ . Статистическая обработка результатов проводилась с помощью статистического пакета программ Statistica 6.0.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

У двух половозрелых особей обнаружены шрамы, предположительно оставленные орудиями лова (рис. 3). У взрослой самки № 8 (табл. 1, рис. 3А) имелись глубокие повреждения кожи (в том числе и гиподермы) — шрамы, опоясывающие голову,

грудь и шею, полученные нерпой явно от продолжительного пребывания в сетях, скорее всего нерпичьих. У зверя присутствовали признаки кахексии (истощения). При массе тела 29 кг (минимальное значение для половозрелых животных) толщина жира на груди составляла 2 см. На теле взрослой самки № 12 (табл. 1, рис. 3В) присутствовал линейный шрам, идущий поперечно по вентральной поверхности грудной клетки на уровне плечевых суставов. Шрам возник предположительно при давнем касательном пулевом ранении. Наибольший интерес представляли повреждения кожи, не являющиеся последствием воздействия человека.

В 2021 г. у всех добытых байкальских нерп отмечены участки повреждений неправильной формы на теле, лапах и голове, на них часто отсутствовали волосы и пигментация. Участки были с неровными краями, их размер колебался от 1 мм до 3 см (рис. 4). Наибольшее количество кожных патологий обнаружено на лапах, а также в области крестца на теле животных. На коже всех особей в большом количестве обитали вши (*Echinophthirius horridus baicalensis* Olfers 1816). Среди нерп, добытых в 2022 г., только у одной особи на лапах имелись небольшие участки поврежденной кожи (табл. 1, № 10) и количество эктопаразитов на теле было значительно меньше в сравнении с нерпами, добытыми в предыдущем году.

**Гистологическое строение кожи. Норма.** Кожа туловища и ласт байкальской нерпы покрыта многослойным плоским ороговевающим эпителием (рис. 5), имеющим складчатую структуру на всей ее поверхности. В эпидермисе туловища складки более выражены, имеют в сечении форму гриба (с узким основанием и широкой вершиной) и наклон в сторону волоса (рис. 6А). В эпителии ласт складки гораздо меньше по размеру и отличаются разнообразной формой: округлой, грибовидной и чешуйчатой (6В, 6С).

Морфометрия кожи у исследуемых животных представлена в табл. 2. Эпидермис у неполовозрелых байкальских нерп был толще в области живота, максимальная его толщина отмечалась у двухлетней особи № 1 и составила  $58.4 \pm 3.82$  мкм. У половозрелых животных — особи № 10 — максимальная толщина эпидермиса была в лапах  $89.1 \pm 7.74$  мкм. Клетки базального слоя цилиндрической формы. В лапах двухлетних животных базальный слой имел большую высоту, даже в сравнении с половозрелыми нерпами. Даже у одного животного количество рядов клеток в шиповатом слое может колебаться в среднем от 2 до 6 рядов, клетки имеют шиповатую форму с округлыми или овальными ядрами. Наибольшая толщина шиповатого слоя у неполовозрелых особей была отмечена в эпидермисе живота у особи № 1 ( $13.1 \pm 1.93$  мкм), у половозрелых — в эпидермисе спины у нерпы





Рис. 3. Шрамы на коже у взрослых самок № 8 (А) и № 12 (В): ш — шрам.

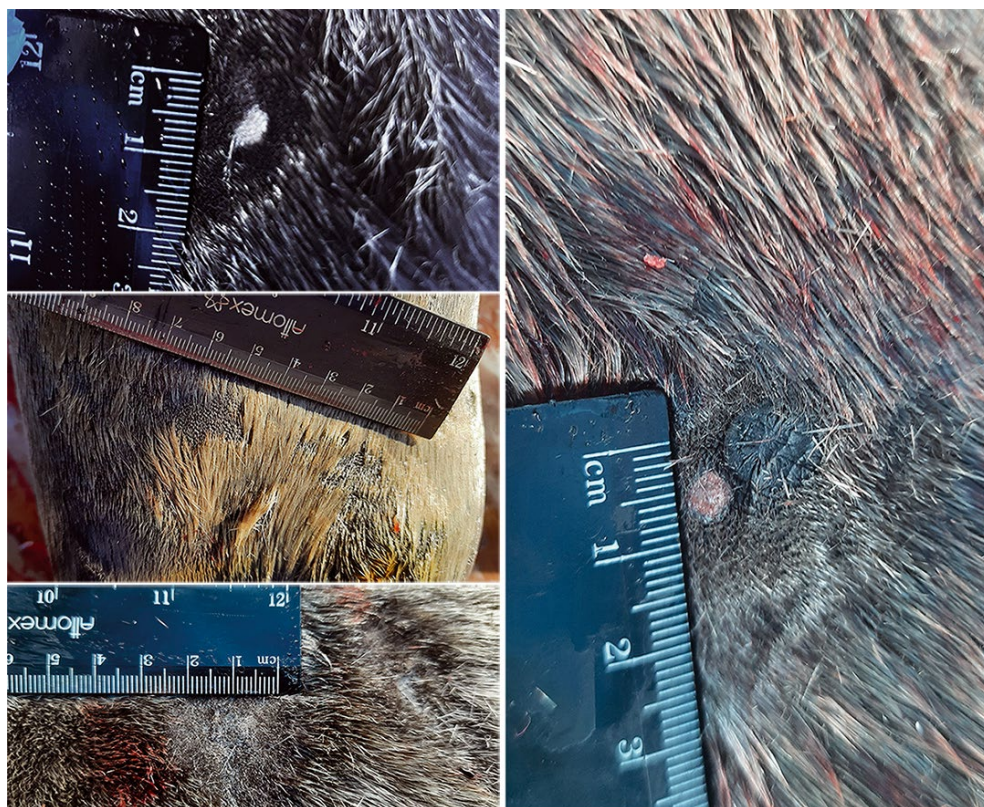
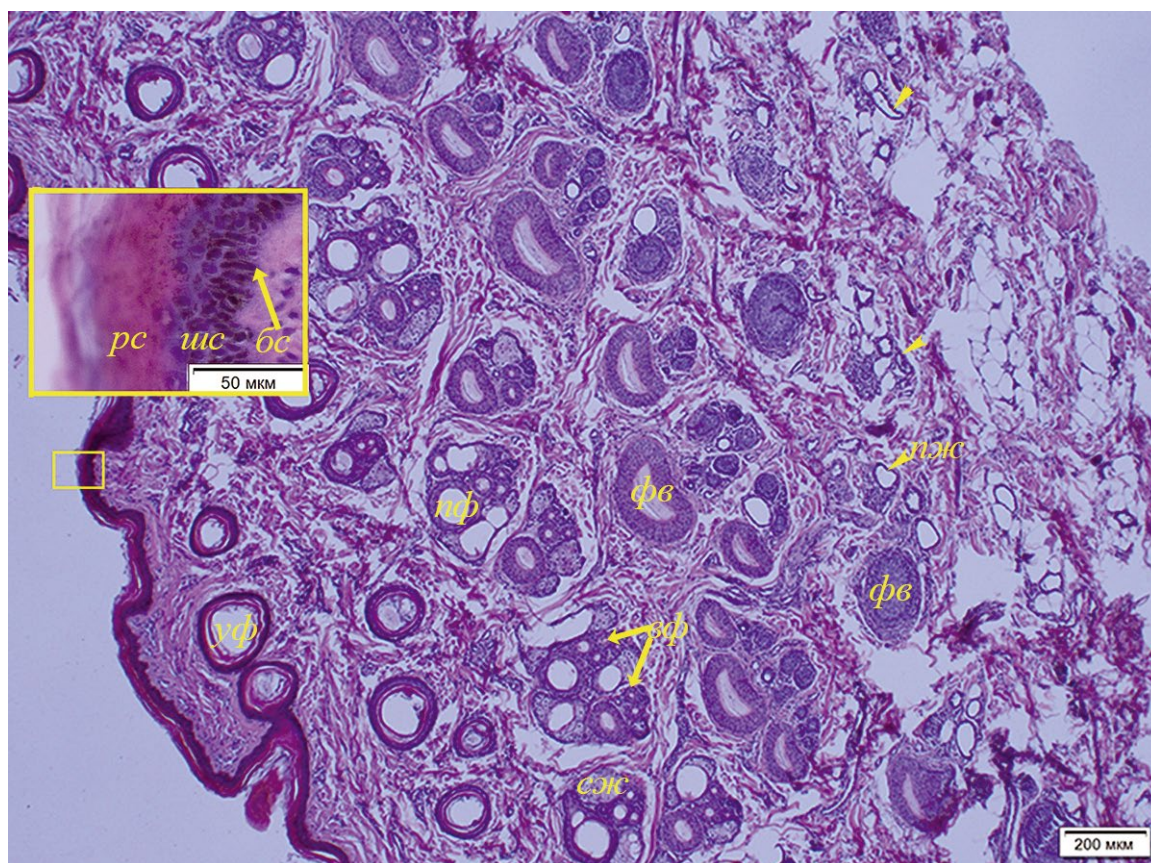


Рис. 4. Участки алопеций на коже байкальской нерпы (слева, сверху вниз — № 1, самка, 2+; № 2, самка, 1+; № 4, самец, 1+; справа — № 5, самка, 2+).





**Рис. 5.** Тангенциальное сечение кожи байкальской нерпы (№ 2, самка, 1+) в области груди: *уф* — устье волосного фолликула, *сж* — сальная железа, *пф* — первичный фолликул, *вф* — вторичный фолликул (стрелки), *фв* — волосной фолликул, *пж* — потовые железы (наконечники стрелок). На врезке — увеличенный участок эпителия с того же слайда, в эпителии видны гранулы пигмента: *рс* — роговой слой, *шс* — шиповатый слой, *бс* — базальный слой (стрелка). Окраска гематоксилином с эозином.

№ 7 ( $15.0 \pm 1.77$  мкм) и ласт у № 10 ( $17.9 \pm 2.15$  мкм). Зернистый слой чрезвычайно тонкий, представлен 1–2 слоями веретеновидных клеток, его толщина у исследуемых животных составляла от 4.1 до 6.4 мкм. Роговой слой у исследованных нерп хорошо выражен и имеет максимальную толщину в сравнении с толщиной остальных слоев эпидермиса (табл. 2). Большая толщина рогового слоя описана у половозрелых нерп в сравнении с неполовозрелыми. Максимальная толщина рогового слоя установлена у 6-летнего самца в коже ласт (особь № 10, табл. 2). Роговой слой частично рыхлый, варьирует, как и шиповатый, по толщине даже в пределах одного среза; на некоторых участках имеются пласты отслаивающихся чешуек. В клетках эпидермиса присутствуют гранулы пигмента, которые встречаются не только в базальном и шиповатом слоях, но и в роговом.

На тангенциальных сечениях кожи туловища байкальской нерпы в дермальном слое (рис. 5), начиная от эпидермиса до подкожной клетчатки, нами описаны четыре выраженных уровня

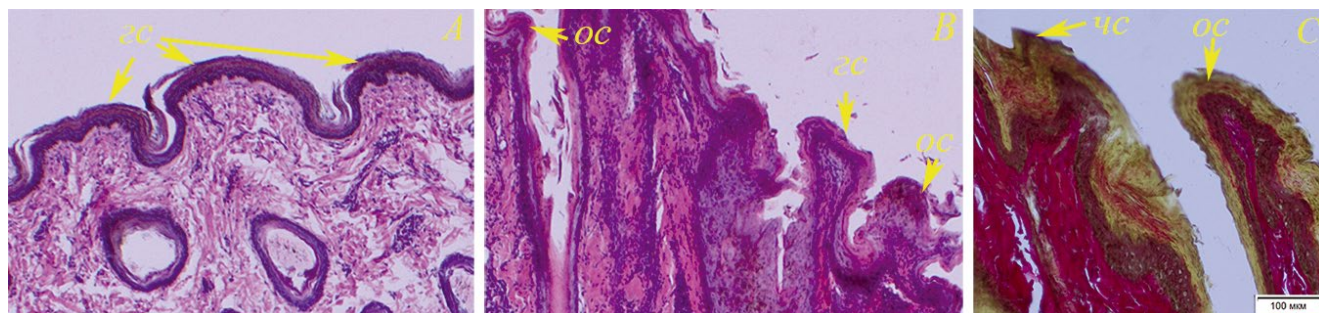
расположения волосных фолликулов и желез, начиная от эпидермиса до подкожной клетчатки. В верхнем слое с устьями волосных фолликулов группами располагаются остовый волос и 2–4 пуховых волоса. В более глубоком слое залегают фолликулы, объединенные в группы (1 первичный фолликул и 3–4 вторичных), и сальные железы. Многодольчатые сальные железы небольшие, каждую волосную сумку окружают, как правило, две такие железы. Еще глубже на третьем уровне находятся отдельно лежащие крупные одиночные фолликулы и отделы трубчатых апокриновых желез с фолликулами меньшего размера. Четвертый уровень содержит базальные отделы фолликулов, недалеко от которых располагаются апокриновые железы и пучки кровеносных сосудов. Эпителий влагалища волоса пигментирован. В глубоких слоях сетчатой дермы, а также в жировой клетчатке нижние секреторные отделы апокриновых желез располагаются отдельно от волосных фолликулов рядом с сетью кровеносных сосудов.

Таблица 2. Промеры кожи исследуемых особей байкальской нерпы (в норме и при патологии)

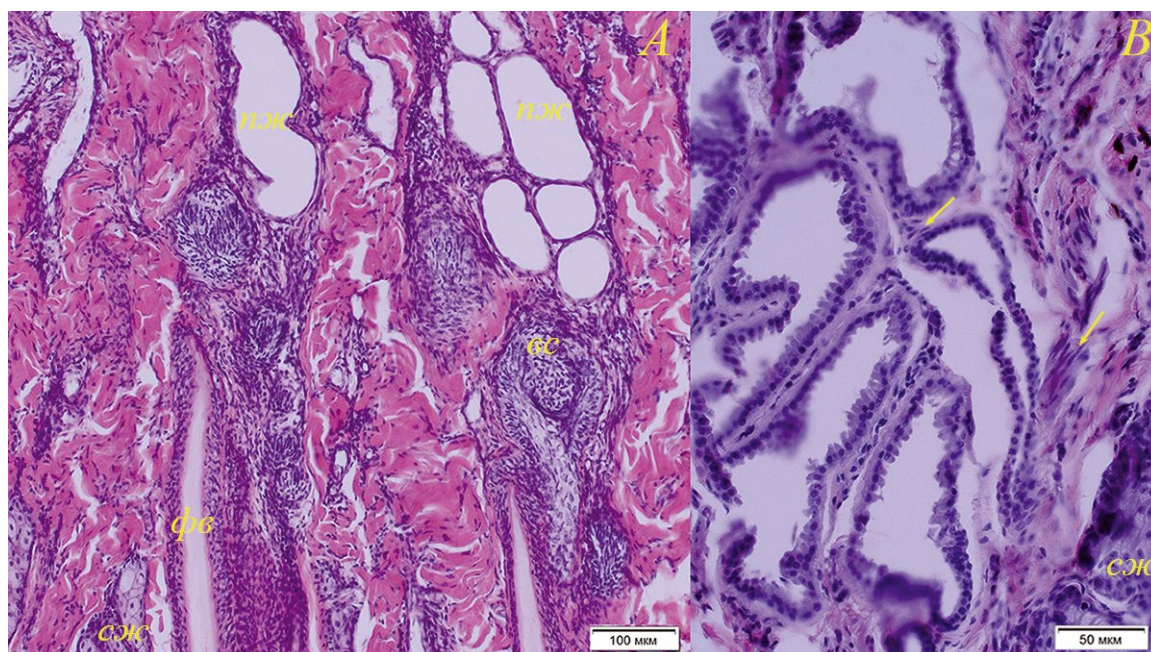
№ особи, возраст	Участок отбора материала	Норма/ патология	Толщина, мкм					базального слоя	дермы
			эпидермиса	рогового слоя	зернистого слоя	шиповатого слоя			
1, 2+	Спина  Живот  Ласты	Норма	54.5 ± 3.22	32.4 ± 1.56	4.6 ± 0.37	9.3 ± 1.92	6.2 ± 0.72	2443.5 ± 32.79	
		Патология	90.8 ± 8.56*	47.0 ± 4.50*	5.3 ± 0.65	22.4 ± 6.20	8.4 ± 1.74	2437.2 ± 164.00	
		Норма	58.4 ± 3.82	34.0 ± 1.99	5.4 ± 0.55	13.1 ± 1.93	6.9 ± 0.84	2882.9 ± 83.50	
2, 1+	Ласты	Патология	127.5 ± 14.87*	46.3 ± 6.18	16.9 ± 2.93*	49.4 ± 6.81*	12.5 ± 1.45*	2989.0 ± 71.59	
		Норма	55.9 ± 3.62	20.7 ± 2.67	6.3 ± 0.53	16.6 ± 1.62	10.4 ± 0.74	1182.9 ± 117.79	
		Патология	97.5 ± 16.10*	35.9 ± 8.18	8.6 ± 0.94*	39.2 ± 6.09*	13.7 ± 1.68	1220.9 ± 159.65	
3, 1+	Грудь  Живот  Ласты	Норма	42.3 ± 2.59	22.3 ± 1.61	4.1 ± 0.33	9.4 ± 0.68	4.9 ± 0.36	2895.7 ± 69.07	
		Патология	94.8 ± 10.58*	41.0 ± 7.02*	8.6 ± 0.47*	39.1 ± 4.91*	6.7 ± 0.77*	2813.3 ± 49.97	
		Норма	47.4 ± 1.46	24.5 ± 1.04	4.9 ± 0.12	11.0 ± 0.59	5.6 ± 0.22	2983.1 ± 60.23	
4, 1+	Живот  Ласты	Патология	106.9 ± 13.20*	32.8 ± 3.30*	16.9 ± 3.31*	47.0 ± 9.88*	11.2 ± 1.78*	3118.9 ± 145.06	
		Норма	44.9 ± 1.70	23.4 ± 1.10	4.8 ± 0.14	10.0 ± 0.67	5.3 ± 0.23	1107.3 ± 27.16	
		Патология	75.4 ± 8.38*	33.4 ± 3.00*	5.6 ± 0.42	21.8 ± 2.40*	6.8 ± 0.49*	1103.4 ± 78.81	
5, 2+	Спина  Живот  Ласты	Норма	45.4 ± 2.24	23.9 ± 1.26	4.9 ± 0.30	10.3 ± 0.59	5.5 ± 0.27	2865.4 ± 64.41	
		Патология	87.6 ± 8.11*	39.4 ± 4.33*	10.1 ± 0.93*	31.7 ± 4.26*	6.5 ± 0.67	2792.2 ± 84.88	
		Норма	57.8 ± 2.75	28.4 ± 2.12	6.9 ± 0.23	12.2 ± 0.98	10.1 ± 0.72	2910.2 ± 72.67	
6, 7+	Живот  Ласты	Патология	130.3 ± 14.09*	53.5 ± 8.83*	14.2 ± 1.14*	48.3 ± 6.82*	13.1 ± 0.93*	2833.1 ± 79.03	
		Норма	55.6 ± 3.57	20.8 ± 2.65	6.1 ± 0.56	16.8 ± 1.62	10.4 ± 0.75	1184.3 ± 118.91	
		Патология	96.9 ± 15.95*	30.8 ± 5.53	6.9 ± 0.83	39.7 ± 5.58*	13.4 ± 1.56	1189.4 ± 153.91	
7, 7+	Спина  Живот	Норма	67.6 ± 3.80	41.4 ± 2.12	4.9 ± 0.73	12.8 ± 1.56	7.0 ± 0.70	3064.1 ± 183.25	
		Патология	124.9 ± 15.21*	54.2 ± 7.06	13.3 ± 2.22*	45.0 ± 7.89*	12.5 ± 1.76*	3153.7 ± 131.60	
		Норма	76.4 ± 2.13	44.1 ± 2.84	6.7 ± 0.79	15.0 ± 1.77	9.9 ± 0.65	3937.4 ± 99.64	
10, 6+	Спина  Живот  Ласты	Патология	107.7 ± 10.67*	62.0 ± 7.68*	7.8 ± 0.57	27.3 ± 3.80*	9.8 ± 0.57	3838.5 ± 126.26	
		Норма	76.5 ± 3.52	49.0 ± 3.79	5.1 ± 0.44	13.6 ± 1.80	8.2 ± 0.82	3976.5 ± 86.84	
		Патология	116.7 ± 10.89*	80.9 ± 11.30*	7.6 ± 0.56*	18.4 ± 2.06	8.1 ± 0.47	4010.1 ± 11.15	
	Ласты	Норма	89.1 ± 7.74	56.5 ± 6.56	6.4 ± 0.38	17.9 ± 2.15	8.7 ± 0.83	2682.4 ± 124.05	
		Патология	149.9 ± 10.15*	89.0 ± 8.11*	8.6 ± 0.52*	39.1 ± 3.99*	11.7 ± 1.02*	2719.9 ± 134.51	

Примечания. Приведены значения средней арифметической ( $m_x$ ) и стандартной ошибки ( $\pm SE$ ). \* –  $p < 0.05$  – в сравнении с соответствующим участком с нормальным строением.





**Рис. 6.** Складки эпителия байкальской нерпы в коже туловища (A) (№ 2, самка, 1+) и лап (B, C) (№ 5, самка, 2<sup>+</sup>): gc — грибовидные складки, oc — округлые складки, cs — чешуйчатые складки. Окраска гематоксилином с эозином (A, B), окраска Вейгерта — Ван Гизона (C).



**Рис. 7.** Дерма (A) и потовые железы лап (B) нерпы (№ 3, самка, 1+): фв — волосяной фолликул, сж — сальная железа, пж — потовая железа, стрелки указывают на гладкомышечные клетки. Окраска гематоксилином с эозином.

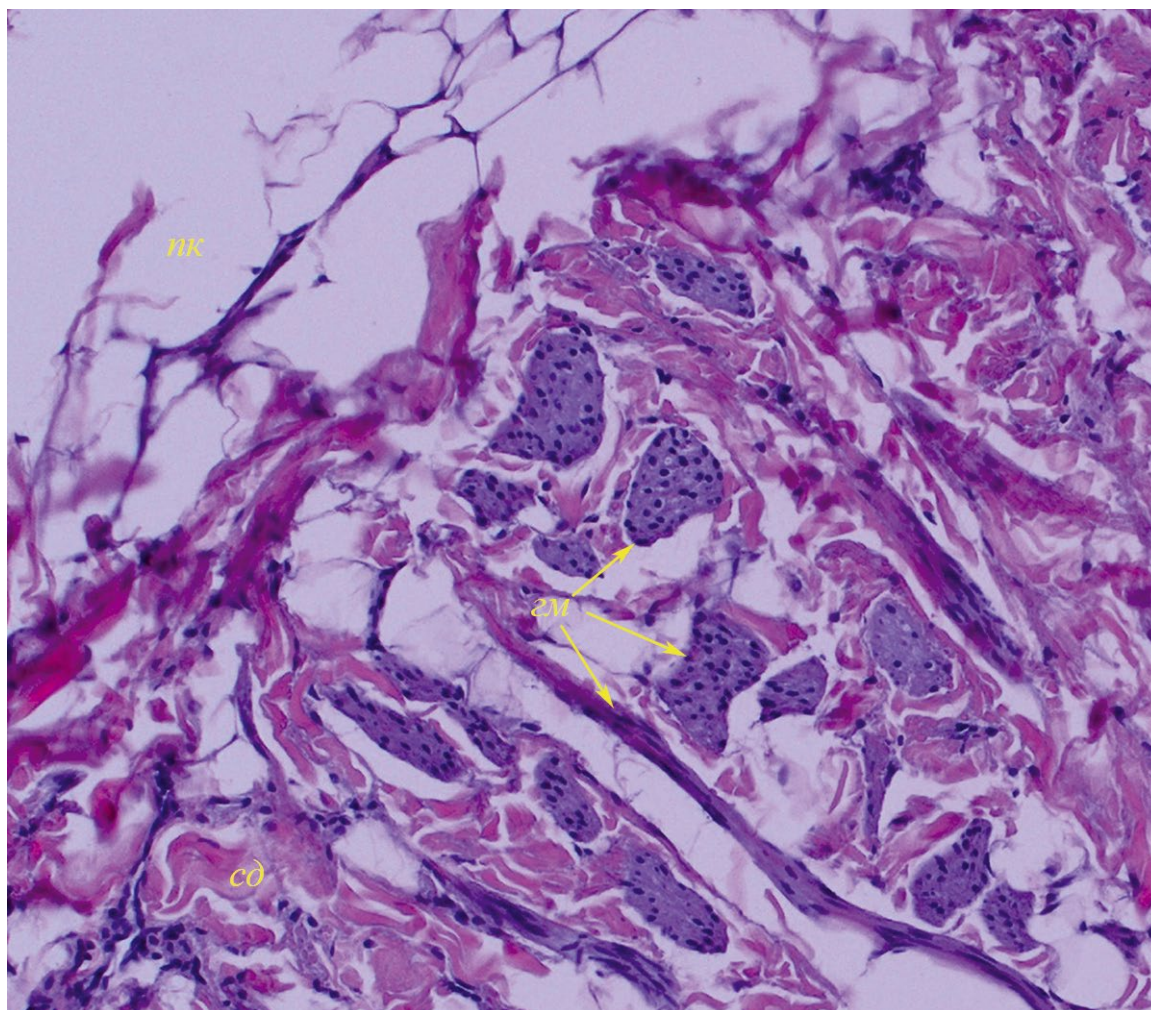
Таким образом, у нерпы секреторные отделы апокриновых желез слабо извитые длинные и залегают глубоко в коже, выводной проток представляет собой узкую трубку. Эта трубка открывается в воронку волоса незаметным отверстием, расположенным на уровне верхней трети волоса немного ниже протока сальных желез.

В коже лап в основании остевого волоса залегают мощные мешковидно расширенные апокриновые железы (рис. 7B). Выводные протоки сальных желез открываются в волосяную сумку приблизительно на уровне ее нижней трети, чаще рядом с волосом располагается одна железа, но встречаются также и две железы (рис. 7). Железы имеют неправильную

вытянутую форму, среди них редко встречаются многодольчатые.

Граница между сосочковым и сетчатыми слоями дермы не выражена. Сосочковый слой образован плотно лежащими пучками коллагеновых волокон, расположенными параллельно и вертикально по отношению к поверхности кожи. Сетчатый слой состоит из переплетенных толстых пучков коллагеновых волокон, идущих в разном направлении. Промеры толщины дермы представлены в табл. 2. Дерма кожи лап у всех исследуемых животных была тоньше в сравнении с дермой кожи туловища животных, в то время как толщина эпителия лап немного меньше толщины эпителия кожи живота или равна ей.





**Рис. 8.** Гладкие мышцы дермы байкальской нерпы (№ 9, самец, 2+): *cd* — сетчатый слой дермы, *gm* — пучки гладких мышц (указывают стрелки), *lk* — подкожная жировая клетчатка (гиподерма). Окраска гематоксилином с эозином.

Гладких мышц, поднимающих волосы (*musculus arrector pili*), ни в коже ласт, ни в туловище у нерпы мы не обнаружили. При этом имеются мощные, многочисленные пучки гладких мышц в сетчатой дерме на границе с гиподермой в коже туловища (рис. 8). Пучки этих мышц ориентированы как параллельно, так и перпендикулярно поверхности кожи. Количество пучков колебалось от 6 до 39 (в поле зрения), их ширина составляла от  $21.81 \pm 3.53$  до  $30.70 \pm 4.79$  мкм, длина — от  $86.36 \pm 4.73$  до  $124.87 \pm 10.24$  мкм.

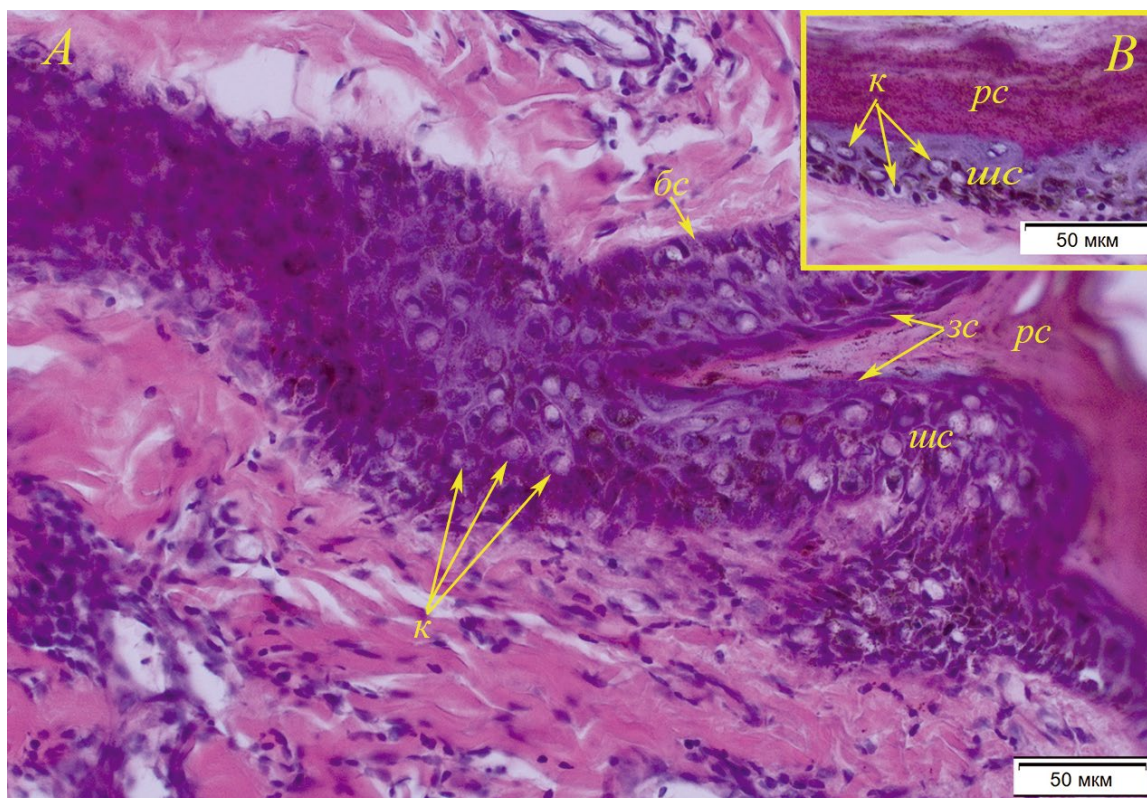
Толщина подкожного жира у неполовозрелых особей в области груди варьировала от 3.0 до 4.9 см, у половозрелых — от 3.7 до 6.0 см, в области живота у неполовозрелых нерп варьировала от 2.5 до 4.5 см, у половозрелых — от 3.2 до 6.0, на спине от 4.2 до 7.1 см и от 5.3 до 8.0 см соответственно. Важно отметить, что у половозрелой особи № 8 (самка, 8+) толщина жира в области груди

составляла всего 2.0 см, в области живота 2.3 см, а на спине 2.9 см. Это связано с кахексией (истощением) этой нерпы вследствие значительного повреждения кожи сетями. У данного животного при вскрытии была отмечена бурая атрофия печени и миокарда, а также почек, селезенки, лимфоузлов, скелетных мышц и других органов.

**Патология.** При исследовании поврежденных участков кожи ласт и туловища нерп обнаружены патологические изменения, которые можно объединить в два комплекса.

(1) Первый связан с появлением эпителиоцитов с признаками койлоцитоза (рис. 9). Койлоциты встречаются во всех слоях эпителия за исключением рогового. Цитоплазма патологических клеток эпителия с перинуклеарным просветлением, клетки приобретают округлую форму. Ядро большинства койлоцитов имеет форму полумесяца, в таком случае оно лежит на периферии клетки,





**Рис. 9.** Койлоцитоз в коже брюшной стенки (*A*; № 7, самец, 7+) и спины (*B*; № 4, самец, 1+) байкальской нерпы: *pc* — роговой слой эпителия, *zc* — зернистый слой (стрелки указывают на уплощенные веретеновидные клетки), *шс* — шиповатый слой, *bc* — базальный слой (указан стрелкой), *к* — койлоциты с лунообразными ядрами и койлоциты с центрально расположенным ядром (указывают стрелки). Окраска гематоксилином с эозином.

либо круглую форму, при этом оно конденсировано и расположено центрально. Также среди койлоцитов встречаются единичные клетки с признаками митоза. Койлоциты встречаются и в эпителии устья волосяных фолликулов на всем его протяжении, в том числе в корнях волос (рис. 10).

Одновременно с процессом койлоцитоза в субэпидермальных слоях кожи имеются очаги воспаления, локализующиеся в основном периваскулярно и частично перифолликулярно (рис. 11). В более глубоких слоях воспаление усиливается, локализуясь, в том числе, и вокруг потовых желез. Воспалительный инфильтрат представлен лимфоцитами с небольшим количеством гистиоцитов. В срезах кожи с поражениями также обнаружен экзоцитоз, связанный с тем, что лимфоциты мигрируют в волосяные фолликулы (рис. 12). Клетки влагалища волосяного фолликула отечны, присутствуют явления спонгиоза. Описанный комплекс патологических изменений кожи встречался наиболее часто при исследовании пораженных участков у байкальской нерпы.

При проведении морфометрии кожи нерп с койлоцитозом было обнаружено, что у всех исследуемых зверей происходило значительное увеличение

толщины эпителия (табл. 2). Практически у всех особей отмечалось увеличение толщины шиповатого слоя, за исключением кожи спины у нерпы № 1, а также кожи живота у нерпы № 7. Но даже на данных участках кожи установлена тенденция к увеличению шиповатого слоя. В девяти из тринадцати образцов кожи было обнаружено увеличение зернистого слоя, в семи образцах — увеличение базального слоя. В шести образцах отмечалось одновременное увеличение зернистого, шиповатого и базального слоев. В девяти образцах с патологией кожи у нерп обнаружено увеличение рогового слоя. Различия в толщине дермы нормальной кожи ласт и туловища и кожи при патологии не были обнаружены.

(2) Мы обнаружили и другую форму патологии в срезах поврежденной кожи — субэпидермальный пузырь (рис. 13). Субэпидермальный пузырь был описан у нерпы № 6 (самка, 7<sup>+</sup>) в коже в области живота. У нее также был отмечен койлоцитоз и воспаление, связанное с ним, в коже спины. При данной патологии кожи происходит формирование полости между базальным слоем эпителия и сосочковым слоем дермы. Морфометрия кожи





**Рис. 10.** Койлоцитоз в эпителии волосяных фолликулов ласт (№ 1, самка, 2+): *к* – койлоциты эпителия наружных влагалищ волосяного фолликула (показаны стрелками), *сж* – сальная железа. Окраска Вейгерт – Ван Гизон.

при данной патологии не проводилась, поскольку визуально определяется только роговой слой вследствие некроза клеток остальных слоев. В непосредственной близости с полостью пузыря на вершине сосочкового слоя дермы находятся нейтрофильные гранулоциты.

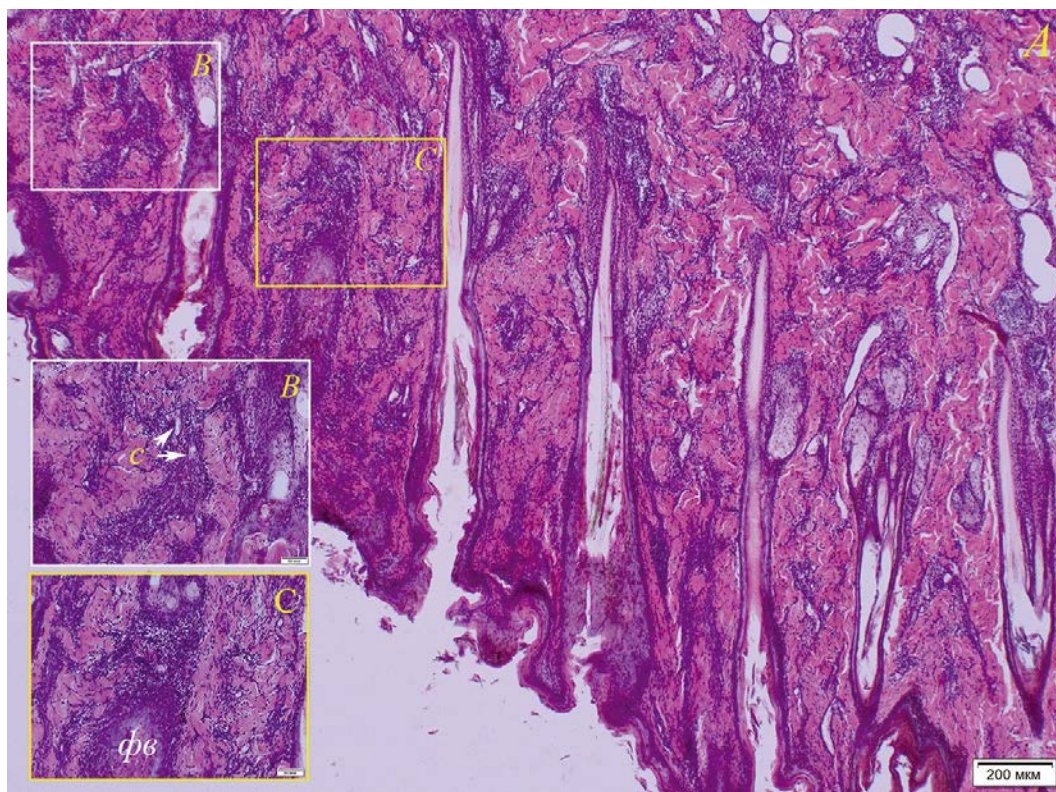
### ОБСУЖДЕНИЕ

Отмеченные в нашем исследовании поражения кожи, связанные с воздействием человека (рыболовные сети, повреждения частями судов и др.), имеют место и у других ластоногих (Colegrove et al., 2018). У байкальской нерпы на всей поверхности тела и ласт описана складчатость многослойного плоского ороговевающего эпителия, эти складки имеют форму гриба и немного наклонены в сторону

волоса. Эти структуры, вероятно, связаны с гидродинамическими характеристиками и позволяют нерпе быстрее плавать. Экспериментальные исследования подтверждают эту гипотезу: показано, что при обычных скоростях плавания волосяной покров байкальского тюленя показал большую эффективность, чем безволосая и гладкая поверхность кожи (Мордвинов, Куратов, 1972). Аналогичные гидродинамические характеристики приведены для каспийского тюленя и ларги (Мордвинов, 1984).

Мы обнаружили, что неровность эпидермиса возникает из-за перекрывающихся острых грибовидных гребней, немного наклоненных в сторону волос. Аналогичные структуры обнаружены у обыкновенного тюленя и северного морского слона (Khamas et al., 2012).



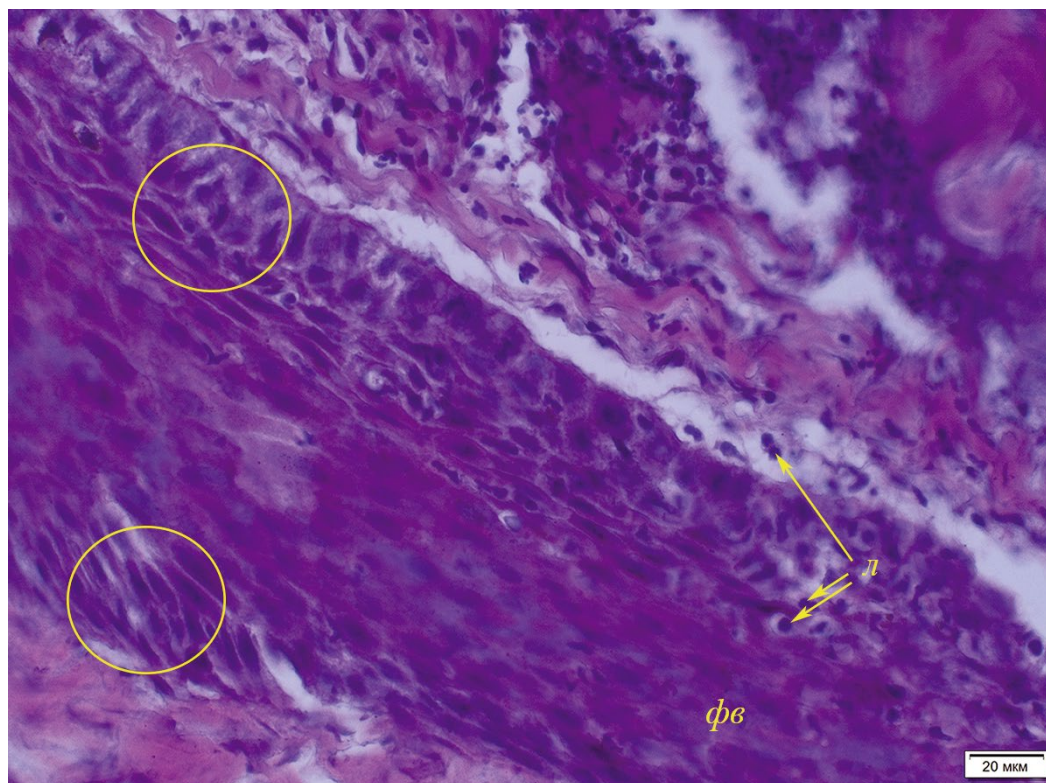


**Рис. 11.** Воспаление в дерме кожи ласт байкальской нерпы (№ 5, самка, 2+) (А) с участками периваскулярного (В) и перифолликулярного (С) скопления инфильтрата (лимфоциты с примесью гистиоцитов): с — сосуды (указаны стрелкой), фв — волосяной фолликул. Окраска гематоксилином с эозином.

Интересной особенностью байкальской нерпы, обнаруженной нами при исследовании нормальной кожи, являлся гиперкератоз (утолщение рогового слоя кожи) эпителия, клеток влагалищ волосяных фолликулов. Ранее для байкальской нерпы было показано наличие рогового слоя значительной толщины, при этом отмечались положительная гистохимическая реакция на кератин и отсутствие ядер в клетках этого слоя (Гармаев и др., 2013). Избыточное количество меланина в коже наземных млекопитающих является признаком заболеваний кожи. Однако у байкальской нерпы большое количество меланина и гиперкератоз обнаружены у здоровых животных и это, вероятно, является вариантом нормы. У арктических тюленей (тюлень Уэдделла, морского леопарда (*Hydrurga leptonyx* Blainville 1820) и южного морского слона), подвергающихся сильной солнечной радиации, также отмечено высокое содержание меланина в коже. Однако оно сопровождается паракератозом (сохранение ядер в клетках рогового слоя), предположительно снижающим замещение клеток кожи, а меланин защищает кожу от солнечной радиации (Krmptotic et al., 2018). Паракератоз описан в эпидермисе китов и рассматривается как возвращение к эволюционно примитивной форме ороговения,

связанной с потерей у них волосяных фолликулов (Pfeiffer, Rowntree, 1996; Reeb et al., 2007). Мы полагаем, что высокий уровень солнечной радиации привел к формированию у байкальской нерпы адаптации к нему за счет пигментации не только кожи, но и эпителия наружных влагалищ волосяных фолликулов. Меланин выполняет защитную функцию при нахождении нерп под лучами солнца (суммарная продолжительность солнечного сияния на оз. Байкал достигает 2524 ч), что необходимо, поскольку нерпы проводят вне воды под солнцем достаточно много времени, как на поверхности льда, так и на берегу (Петров, 2009). Паракератоз у арктических тюленей и гиперкератоз у байкальской нерпы, возможно, обусловлены обитанием в воде с разной минерализацией (морская вода с высокой минерализацией и пресная, слабоминерализованная байкальская вода).

У байкальской нерпы, тихоокеанского обыкновенного тюленя и северного морского слона отсутствуют гладкие мышцы, поднимающие волос, при этом в дермальном слое на границе с гиподермой расположены продольные и поперечные пучки гладкомышечных клеток, однако функциональное значение их пока не выявлено (Соколов, 1973; Khamas et al., 2012; Гармаев и др., 2013). Наши



**Рис. 12.** Миграция лимфоцитов в волосяной фолликул (экзоцитоз) и спонгиоз эпителиоцитов эпителия волосяного влагалища (№ 1, самка, 2+): *фв* — волосяной фолликул, *л* — лимфоциты, мигрирующие в фолликул (указаны стрелками). В выделенных желтым цветом областях показаны эпителиоциты с признаками спонгиоза (отечные эпителиоциты, отделенные друг от друга). Окраска гематоксилином с эозином.

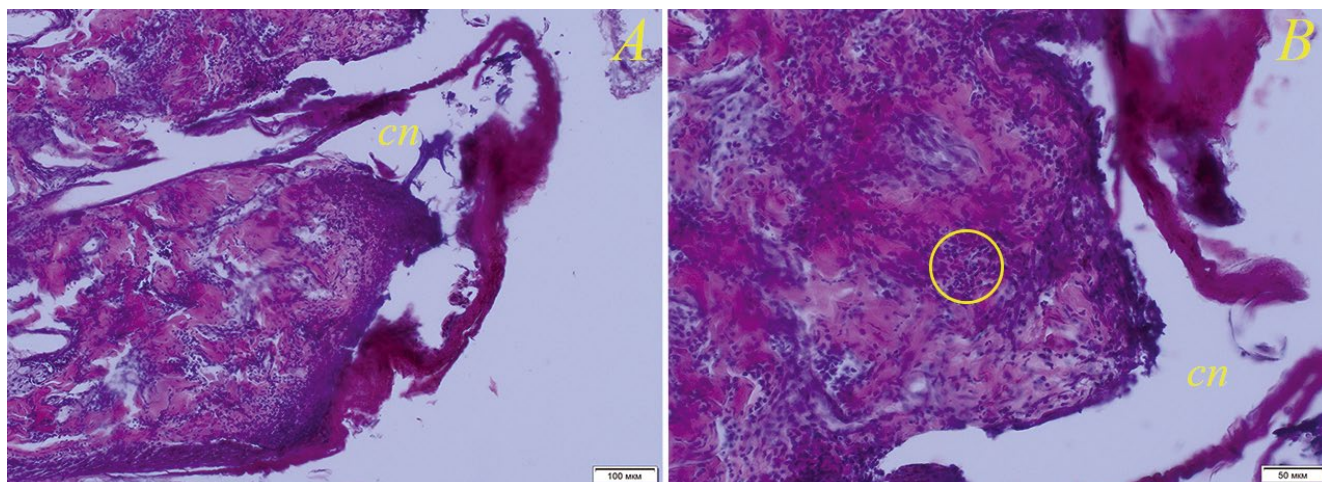
исследования подтвердили отсутствие *musculus arrector pili* и наличие гладкомышечных пучков. Вероятно, данные мышцы принимают участие в изменении тонуса и упругости кожи, в том числе влияют на формирование складчатости кожи на суше и разглаживание (распрямление) кожи в воде во время плавания, что улучшает гидродинамические характеристики тюленя.

Толстый слой подкожного жира у байкальской нерпы также помогает передвижению в водной среде, поскольку он имеет разную толщину в разных участках тела животного и помогает придать телу форму шара. Изучая у байкальской нерпы зависимость площади поверхности тела от его массы, исследователи нашли, что коэффициент, связывающий эти параметры, составляет у молодых особей 6.9, а у взрослых — всего 5.5, в то время как у шара он равен 4.8. Форма тела хорошо упитанных взрослых особей приближается к шарообразной — самой выгодной с энергетической точки зрения: сфера имеет наименьшую поверхность при заданном объеме (Баранов и др., 1988). К близкому выводу пришли ученые (Рядинская и др., 2020) при изучении скелета байкальской нерпы, его дорсовентральная асимметрия (лордоз и кифоз позвоночного столба)

придают форму капли телу байкальской нерпы. Эти особенности байкальской нерпы связаны как с теплоотдачей, так и с облегчением передвижения в водной среде.

По литературным данным (Белькович, 1964), у байкальской нерпы достаточно хорошо развиты сальные и потовые железы апокринового типа, при этом на безволосых участках тела большинства тюленей нет потовых желез. По мнению исследователя, наиболее активно железы функционируют в июне, и особенно интенсивно, когда животные находятся вне воды, что связано с необходимостью избегать перегрева. Однако имеются разногласия по поводу локализации потовых желез. По нашим данным, секреторные отделы потовых желез у байкальской нерпы лежат в нижних слоях сетчатого слоя дермы и даже в жировой клетчатке рядом с сетью кровеносных сосудов, а не в нижней части сосочкового слоя, как считают Гармаев и др. (2013). Мы предполагаем, что глубокие отделы апокриновых желез участвуют в процессах термо- и осморегуляции. Обнаруженные в лапах байкальской нерпы, как и у других ластоногих, разветвленные потовые железы апокринового типа, по всей видимости, выполняют терморегуляторную функцию.





**Рис. 13.** Субэпидермальный пузырь (А) и инфильтрация дермы нейтрофилами (В) у нерпы № 6 (самка, 7+): *sp* — полость субэпидермального пузыря, желтым выделен один из участков нейтрофильной инфильтрации дермы. Окраска гематоксилином с эозином.

Микроскопическое исследование пораженной кожи байкальской нерпы показало наличие двух видов изменений. Первый сопровождался явлениями койлоцитоза, обнаруженными в эпидермисе, а не в слизистых оболочках, как у дельфинов (см. ниже), при этом признаки воспаления в поврежденном эпителии отсутствовали. Воспалительный инфильтрат присутствовал субэпидермально вокруг кровеносных сосудов и волосяных фолликулов, и его количество увеличивалось в глубине дермы, например в лапах на уровне расположения потовых желез. В связи с этим мы не имеем доказательств прямого воздействия патогена вирусной природы на кожу нерпы. В то же время состав воспалительного инфильтрата (преобладают лимфоциты с небольшим количеством гистиоцитов) свидетельствует об ответной реакции на патоген, который имеет вирусную природу. Не исключено, что данные патологические изменения связаны с воздействием нескольких патогенов, действие которых происходило в разное время.

При морфометрии обнаружено, что у нерп койлоцитоз в коже сопровождался увеличением толщины эпидермиса. В большинстве образцов (11 из 12) с койлоцитозом обнаружено увеличение толщины шиповатого слоя, также отмечалось утолщение зернистого (9), базального (7) и рогового слоев (9). Мы полагаем, что такое утолщение эпидермиса и его слоев связано с образованием койлоцитов, которые превосходят по размерам нормальные клетки эпителия. В свою очередь, утолщение рогового слоя (гиперкератоз) связано с изменением нормальной структуры и функции клеток нижележащих слоев. Это подтверждается тем, что у всех животных с патологичным ороговением,

наблюдалось увеличение шиповатого и зернистого слоев, содержащих большое количество клеток. Отсутствие выраженных различий в толщине дермы между нормой и патологией связано по всей видимости с давностью патологических изменений и отсутствием выраженного отека.

У других морских млекопитающих патологический койлоцитоз описан у нескольких видов дельфинов (темного дельфина (*Sagmatias obscurus* Gray 1828), обыкновенного дельфина (*Delphinus delphis* Linnaeus 1758), бутылконового дельфина (*Tursiops truncatus* Montagu 1821), гребнезубого дельфина (*Steno bredanensis* Lesson 1828), а также у представителя семейства морские свиньи (аргентинская морская свинья (*Phocoena spinipinnis* Burmeister 1865)) в слизистой оболочке рта и половых органов. В образцах пораженных тканей найдены включения папиллома вируса (семейство Papillomaviridae), приводящие к образованию бородавок (папиллом) в коже (Van Bressem et al., 1996; Gonzales-Viera et al., 2012). Исследование эпителия половых органов у щенков и взрослых самок калифорнийского морского льва показало, что количество койлоцитов и воспалительного инфильтрата, представленного лимфоцитами и нейтрофилами, у щенков увеличивалось с возрастом, и у взрослых особей было максимальным. Атипичная клеточная трансформация чаще отмечалась у животных с наличием воспаления в тканях, причем воспалительный инфильтрат содержал, преимущественно, лимфоциты, а не нейтрофилы. Однако заражение OtHV-1 не было связано с наличием трансформированных клеток, что не позволяет предполагать вирусную природу карцином (Barragán-Vargas et al., 2016).

Можно заключить, что койлоцитоз представляет собой трансформацию клеток эпителия, часто вызванную вирусами, и является патогномоничным (хотя и не обязательным) признаком папилломавирусной инфекции. При исследовании животных, пойманных в дикой природе, патологические изменения часто связаны с наличием нескольких патогенов, один из которых является “фоновым” (Bergin et al., 2013).

Процесс миграции лимфоцитов в эпителий волосяного фолликула у байкальской нерпы остается неясным, поскольку роль внутриэпидермальных лимфоцитов недостаточно изучена. В литературе обсуждались несколько возможных функций таких лимфоцитов: участие в элиминации клеток, зараженных вирусом или злокачественно перерожденных; стимуляция регенерации эпителия и регуляция состояния межклеточных контактов (Мяделец, 2000). Наличие спонгиоза в клетках волосяных фолликулов в коже байкальской нерпы при экзоцитозе лимфоцитов подтверждает последнюю версию. Тем не менее остается неясным, почему описанные патологические явления отмечены только в волосяных фолликулах и какие патогены могли запустить данный процесс?

Поскольку потепление климата коснулось и оз. Байкал, изменение ледового режима (ускоренное разрушение и таяние льдов) отразилось на сроках сезонной линьки и нагула байкальской нерпы (Петров и др., 2021; Петров, Купчинский, 2023). Возникает вопрос, не могла ли линька, в последние годы растягивающаяся у заметного количества зверей на месяцы, приводить к койлоцитозу? Отек клеток эпителия и разрыв межклеточных связей между ними при спонгиозе могли быть следствием затянувшегося процесса смены волосяного покрова, поскольку иммунная система, прежде всего, реагировала на рост волоса, который должен был смениться ранее.

Мы не нашли информации о причинах возникновения субэпидермальных пузырей, сопровождающегося нейтрофильной инфильтрацией сосочков дермы у животных. У человека сходные патогистологические признаки возникают при герпетическом дерматите Дюринга, а также при других буллезных заболеваниях, включая линейный IgA-дерматоз, приобретенный буллезный эпидермолиз (Antiga, Caproni, 2015). Многие из перечисленных заболеваний являются аутоиммунными воспалительными, например два указанных буллезных заболевания связаны с воспалением кишечника и формированием иммунных комплексов в коже и кишечнике. Не исключено, что и у байкальской нерпы данная патология кожи имеет иммунную воспалительную природу. К возникновению иммунных комплексов могла привести и затянущаяся линька.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Наши исследования выявили новые и подтвердили некоторые прежние данные о гистологии кожи байкальской нерпы в норме и патологии. Они показали, что складчатость эпителия тела и ласт нерпы влияет на гидродинамические характеристики при плавании, а также может влиять на процессы терморегуляции. Интенсивная пигментация всех слоев эпидермиса кожи и эпителия корневых влагалищ волоса, а также гиперкератоз, характерный для кожи байкальской нерпы в норме, способствуют защите кожи байкальской нерпы от солнечного излучения. Апокриновые потовые железы в коже туловища располагаются в сетчатом слое дермы и жировой клетчатке. В сетчатой дерме ласт апокриновые железы более мощные и секреторные отделы лежат в основании волосяного фолликула. Мышцы, поднимающие волосы, отсутствуют, но обнаружены продольные и поперечные гладкомышечные пучки в глубоких слоях дермы на границе с гиподермой, которые могут в водной среде улучшать гидродинамику плавания, а на суше — терморегуляцию.

Описаны два комплекса патологий кожи. (1) Койлоцитоз, перифолликулярное и периваскулярное воспаление (инфильтрат представлен лимфоцитами с небольшой примесью гистиоцитов) в субэпидермальных слоях кожи, экзоцитоз лимфоцитов в волосяные фолликулы с явлениями спонгиоза. При койлоцитозе происходило увеличение толщины эпидермиса. Шиповатый, зернистый и базальный слои увеличивались из-за койлоцитов, имеющих больший размер в сравнении с нормальными клетками. Также койлоцитоз сопровождался гиперкератозом рогового слоя, связанным с изменением функции клеток нижележащих слоев. (2) Формирование субэпидермального пузыря с нейтрофильной инфильтрацией в сосочковом слое дермы.

Обнаруженные патологии могут быть связаны с потеплением климата и изменением ледового режима Байкала, приведшим к удлинению периода линьки и возникновению иммунных воспалительных процессов. Не исключено и воздействие неизвестного вирусного патогена, вызвавшего койлоцитоз эпителия нерп, ослабленных длительной линькой.

Анализ литературных данных свидетельствует, что патологии кожи ластоногих в искусственных и естественных условиях обитания отличаются: в неволи очень часто заболевания кожи связаны с условно-патогенными микроорганизмами, тогда как в природе многие патогены, вызывающие поражение кожи, как правило, не относятся к условно-патогенным, природа значительного числа из них до сих пор не выяснена. Несомненно, это связано с многообразием факторов природной среды, которые могут влиять на изменение кожи.

Полученные нами данные свидетельствуют о необходимости и целесообразности продолжения комплексных исследований патологий кожи у байкальского эндемика с привлечением к этим исследованиям специалистов разного профиля.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят команду теплохода “Профессор А.А. Тресков”, которая обеспечила выполнение экспедиционных работ в полном объеме.

### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследования проводились на базе учебной и научно-исследовательской лаборатории “Диагностика и патоморфология животных” ФГБОУ ВО Иркутский ГАУ, использовано оборудование Центра коллективного пользования “Научно-экспедиционный центр Байкал” (<https://ckp-rf.ru/catalog/ckp/3213559>).

Работа не имела спонсорской поддержки.

### СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит исследований с участием людей или животных в качестве объектов экспериментальных исследований. Отлов животных осуществлялся крупноячеистыми капроновыми сетями на лежбищах Ушканьих островов по разрешениям на добычу байкальской нерпы № 032021031373 (2021 год) и № 032022031197 (2022 год) в озере Байкал (Республика Бурятия) с научно-исследовательскими целями, выданным Росрыболовством.

### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Автандилов Г.Г., 1990. Медицинская морфометрия. Руководство. М.: Медицина. 384 с.
- Баранов В.И., Баранов Е.А., Елагин О.К., Петров Е.А., Шошенко К.А., 1988. Кровоток в коже и подкожном жире байкальской нерпы // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. Т. 24. № 3. С. 437–444.
- Баранов В.И., Елагин О.К., Корохов В.П., Петров Е.А., Чермных Н.А. и др., 1992. Органное кровообращение байкальской нерпы при изменении температуры и нырянии // Бионика. № 25. С. 98–108.
- Белькович В.М., 1964. Строение кожного покрова некоторых ластоногих. Морфологические особенности водных млекопитающих. М.: Наука. С. 5–47.
- Гармаев Б.Ц., Цыбикжапов А.Д., Сиразиев Р.З., 2013. Структурно-функциональная организация кожно-волосного покрова байкальской нерпы: монография. Улан-Удэ: Бурятская ГСХА им. В.Р. Филиппова. 77 с.
- Грушко М.П., Володина В.В., 2023. Морфология кожного покрова каспийского тюленя (*Phoca caspica* Gmelin, 1788) // Актуальные вопросы ветеринарной медицины. № 1 (57). С. 60–63.
- Иванов М.К., 1982. Кожно-волосной покров байкальской нерпы // Морфофизиологические и экологические исследования байкальской нерпы. Новосибирск: Наука. С. 20–39.
- Лилли Р., 1969. Патогистологическая техника и практическая гистохимия. М.: Мир. 646 с.
- Мордвинов Ю.Е., 1984. Функциональная морфология плавания птиц и полуводных млекопитающих. Киев: Наук. думка. 168 с.
- Мордвинов Ю.Е., Куратов Б.В., 1972. Влияние волосного покрова некоторых видов настоящих тюленей (Phocidae) на величину общего гидродинамического сопротивления // Зоологический журнал. Т. 51. № 2. С. 242–247.
- Мяделец О.Д., 2000. Клеточные механизмы барьерно-защитных функций кожи и их нарушения при кожной патологии. Витебск: Издательство Витебского государственного медицинского университета. 283 с.
- Пастухов В.Д., 1993. Нерпа Байкала: биологические основы рационального использования и охраны ресурсов. Новосибирск: ВО “Наука”. 272 с.
- Петров Е.А., 2009. Байкальская нерпа. Улан-Удэ: ИД “Экос”. 176 с.
- Петров Е.А., Елагин О.К., Баранов В.И., Шошенко К.А., 1998. Сосудистые реакции у байкальской нерпы *Pusa sibirica* при разных типах ныряний // Журнал эволюционной биохимии и физиологии Т. 34. № 1. С. 50–56.
- Петров Е.А., Купчинский А.Б., Фялков В.А., Бадардинов А.А., 2021. Значение береговых лежбищ в жизни байкальской нерпы (*Pusa sibirica* Gmelin 1788, Pinnipedia). 1. Обзор // Зоологический журнал. Т. 100. № 5. С. 590–600.
- Петров Е.А., Купчинский А.Б., Фялков В.А., Бадардинов А.А., 2021а. Значение береговых лежбищ в жизни байкальской нерпы (*Pusa sibirica* Gmelin 1788, Pinnipedia). 3. Функционирование лежбищ байкальской нерпы на острове Тонкий (Ушканьи острова, оз. Байкал) по материалам видеонаблюдений // Зоологический журнал. Т. 100. № 7. С. 823–840.
- Петров Е.А., Купчинский А.Б., 2023. Растянутая линия на фоне потепления климата — основная причина выхода байкальской нерпы (*Pusa sibirica*, Pinnipedia) на береговые лежбища // Зоологический журнал. Т. 102. № 2. С. 201–214.
- Рядинская Н.И., Аникиенко И.В., Иконникова Д.Р., Ильина О.П., Карпова Е.А. и др., 2020. Скелет байкальской нерпы. Молодежный: Издательство



- Иркутского государственного аграрного университета им. А.А. Ежевского. 61 с.
- Соколов В.Е., 1973. Кожный покров млекопитающих. М.: Наука. 487 с.
- Соколов В.Е., Скурят Л.Н., Степанова Л.В., Сумина Е.Б., Шабаташ С.А., 1988. Руководство по изучению кожного покрова млекопитающих. М.: Наука. 280 с.
- Соколов В.Е., Чернова О.Ф., 2001. Кожные железы млекопитающих. М.: ГЕОС. 648 с.
- Amano M., Miyazaki N., Petrov E.A., 2000. Age determination and growth of Baikal seals (*Phoca sibirica*) // Advances in Ecological Research. V. 31. P. 449–462.
- Antiga E., Caproni M., 2015. The diagnosis and treatment of dermatitis herpetiformis // Clin. Cosmet. Investig Dermatol. V. 8. P. 257–265.
- Barragán-Vargas C., Montano-Frías J., Ávila Rosales G., Godínez-Reyes C.R., Acevedo-Whitehouse K., 2016. Transformation of the genital epithelial tract occurs early in California sea lion development // R. Soc. open sci. V. 3. № 3. P. 150419.
- Becher P., König M., Müller G., Siebert U., Thiel H.J., 2002. Characterization of sealpox virus, a separate member of the parapoxviruses // Arch. Virol. V. 147. P. 1133–1140.
- Beckmen K.B., Lowenstine L.J., Newman J., Hill J., Hanni K., Gerber J., 1997. Clinical and pathological characterization of northern elephant seal skin disease // J. Wildlife Diseases. V. 33. № 3. P. 438–449.
- Beltran R., Burns J., Breed G., 2018. Convergence of biannual moulting strategies across birds and mammals // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. V. 285. P. 20180318.
- Bergin I.L., Bell J.D., Chen Z., Zochowski M.K., Chai D. et al., 2013. Novel Genital Alphapapillomaviruses in Baboons (*Papio hamadryas Anubis*) With Cervical Dysplasia // Veterinary Pathology. V. 50. № 1. P. 200–208.
- Buckles E.L., Lowenstine L.J., Funke C., Vittore R.K., Wong H.N. et al., 2006. Otarine Herpesvirus-1, not papillomavirus, is associated with endemic tumours in California sea lions (*Zalophus californianus*) // Journal of Comparative Pathology. V. 135. № 4. P. 183–189.
- Colegrove K.M., Burek-Huntington K.A., Roe W., Siebert U., 2018. Chapter 23 – Pinnipediae // Pathology of Wildlife and Zoo Animals. Terio K.A., McAloose D., Leger J. St. (Ed.). Academic Press. P. 569–592.
- Dierauf L.A., Guland F.M.D., 2001. Handbook of Marine Mammal Medicine. Boca Raton, Florida: CRC Press.
- Dunn J.L., Buck J.D., Spotte S., 1984. Candidiasis in captive pinnipeds // J. Am. Vet. Med. Assoc. V. 185. № 11. P. 1328–1330.
- Gonzales-Viera O., Marigo J., Ruoppolo V.C., Rosas F.C.W., Bertozzi C.P., Catão-Dias J.L., 2012. Occurrence of *Toxoplasma gondii*, Papillomavirus and Poxvirus Infections in Brazilian Dolphins // Materials American Association of Zoo Veterinarians Conference, 2012, Oakland (California, USA) [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://www.vin.com/apputil/content/defaultadv1.aspx?pId=11367&catId=152766&id=9846859&ind=115&objTypeID=17>. (Дата обновления: 15.01.24).
- Goodman S., 2016. *Pusa sibirica*, Baikal seal // The IUCN Red List of Threatened Species. P. 1–17.
- Guerrero A.I., Rogers T.L., Sepúlveda M., 2021. Conditions influencing the appearance of thermal windows and the distribution of surface temperature in hauled-out southern elephant seals // Conservation Physiology. V. 9. № 1. P. coaa141.
- Khamas W.A., Smodlaka H., Leach-Robinson J., Palmer L., 2012. Skin histology and its role in heat dissipation in three pinniped species // Acta Vet Scand. V. 54. № 1. P. 46.
- Krmpotic C.M., Loza C.M., Negrete J., Scarano A.C., Carlini A.A. et al., 2018. Integument in Antarctic seals: A comparative study and its relation to extreme environments // Acta Zool. V. 99. № 3. P. 281–295.
- Ling J.K., 2012. The skin and hair of the southern elephant seal, *Mirounga leonina* (Linn.). IV. Annual cycle of pelage follicle activity and moult // Australian Journal of Zoology. V. 60. № 4. P. 259–271.
- Ling J.K., 2018. A histological study of the skin, hair follicles and moult of the hooded seal (*Cystophora cristata* [Erxleben, 1777]) // Polar Research. V. 37. № 1. P. 1419906.
- Lipscomb T.P., Mense M.G., Habecker P.L., Taubenberger J.K., Schoelkopf R., 2001. Morbilliviral dermatitis in seals // Vet Pathol. V. 38. № 6. P. 724–726.
- Mamaev L.V., Denikina N.N., Belikov S.I., Volchkov V.E., Visser I.K.G. et al., 1995. Characterisation of morbilliviruses isolated from Lake Baikal seals (*Phoca sibirica*) // Veterinary Microbiology. V. 44. P. 251–259.
- Müller G., Gröters S., Siebert U., Rosenberger T., Driver J. et al., 2003. Parapoxvirus infection in harbor seals (*Phoca vitulina*) from the German North Sea // Vet. Pathol. V. 40. № 4. P. 445–454.
- Pfeiffer C.J., Rowntree V.J., 1996. Epidermal ultrastructure of the southern right whale calf (*Eubalaena australis*) // J Submicrosc Cytol Pathol. V. 28. № 2. P. 277–286.
- Pollock C.G., Rohrbach B., Ramsay E.C., 2000. Fungal dermatitis in captive pinnipeds // Journal of zoo and wildlife medicine. V. 31. № 3. P. 374–378.
- Reeb D., Best P., Kidson S., 2007. Structure of the integument of southern right whales, *Eubalaena australis* // Anatomical record. V. 290. P. 596–613.
- Ringwaldt E.M., Brook B.W., Carver S., Buettel J.C., 2021. The Patterns and Causes of Dermatitis in Terrestrial and Semi-Aquatic Mammalian Wildlife // Animals. V. 11. № 6. P. 1691.
- Ryadinskaya N., Meltsov I., Tabakova M., Anikienko I., Sayvanova S. et al., 2020. Identification of causes of death of Baikal seal (*Pusa sibirica* Gmelin, 1788) // Turkish Journal of Zoology. V. 44. P. 60–63.
- Taurisano N.D., Butler B.P., Stone D., Hariharan H., Fields P.J. et al., 2018. *Streptococcus phocae* in marine

- mammals of northeastern pacific and arctic Canada: a retrospective analysis of 85 postmortem investigations // *J. Wildlife Diseases*. V. 54. № 1. P. 101–111.
- Van Bresse M.-F., Van Waerebeek K., Pierard G.E., Desaintes C., 1996. Genital and lingual warts in small cetaceans from coastal Peru // *Diseases of Aquatic Organisms*. V. 26. P. 1–10.
- Walcott S.M., Kirkham A.L., Burns J.M., 2020. Thermoregulatory costs in molting Antarctic Weddell seals: impacts of physiological and environmental conditions: Themed Issue Article: Conservation of Southern Hemisphere Mammals in a Changing World // *Conserv Physiol*. V. 8. № 1. P. coaa022.
- Wright E.P., Waugh L.F., Goldstein T., Freeman K.S., Kelly T.R. et al., 2015. Evaluation of viruses and their association with ocular lesions in pinnipeds in rehabilitation // *Vet Ophthalmol*. V. 18. № s1. P. 148–159.
- Wu Q., Wang Y., Zhang X., Gu X., He H., Jin X., 2023. Pyogranulomatous dermatitis with *Enterococcus faecalis* in a spotted seal (*Phoca largi*) // *Veterinary Medicine and Science*. V. 9. № 2. P. 985–991.

## SKIN OF THE BAIKAL SEAL (*PUSA SIBIRICA*, PHOCIDAE): NORM AND PATHOLOGY

I. V. Anikienko<sup>1,\*</sup>, N. I. Ryadinskaya<sup>1,\*\*</sup>, E. A. Petrov<sup>2,\*\*\*</sup>,  
K. Yu. Kostyunin<sup>3,4,\*\*\*\*</sup>, S. E. Belova<sup>1,\*\*\*\*\*</sup>, D. R. Ikonnikova<sup>1,\*\*\*\*\*</sup>

<sup>1</sup> A.A. Ezhevsky Irkutsk State Agrarian University, Molodezhny, Irkutsk Region, 664038 Russia

<sup>2</sup> Baikal Museum, Irkutsk Scientific Center, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Listvyanka, Irkutsk Region, 664520 Russia

<sup>3</sup> Irkutsk State Medical University, Irkutsk, 664003 Russia

<sup>4</sup> Irkutsk Regional Diagnostic Centre, Irkutsk, 664047 Russia

\*e-mail: babushcinai@mail.ru

\*\*e-mail: ryadinskaya.nina@mail.ru

\*\*\*e-mail: evgen-p@yandex.ru

\*\*\*\*e-mail: kostjunin@gmail.com

\*\*\*\*\*e-mail: sonab5215@gmail.com

\*\*\*\*\*e-mail: dasha2002.30anim@gmail.com

Using anatomical and histological methods, we studied the norm and pathological changes in the skin of 12 Baikal seals of different ages (*Pusa sibirica*) (alopecia, ulcers, scars, etc.). Similar changes are usually observed in many seals appearing on coastal rookeries. **Norm:** the skin has a folded epidermis on the body and flippers. Hyperkeratosis of the epithelium is noted. No border between the papillary and reticular layers of the dermis is expressed. The papillary layer is formed by thin bundles of collagen fibers, the reticular layer by thick bundles of collagen fibers. In the reticular layer of the skin of the body, there are powerful, numerous bundles of smooth muscles. The dermis of the skin of the flippers is thinner in comparison with the dermis of the skin of the body. In the skin of the body, the sebaceous glands are small and multi-lobed; each hair bundle is usually surrounded by two such glands. The lower secretory sections of the apocrine sweat glands are weakly convoluted and tubular, being located in the deep layers of the reticular dermis and in the adipose tissue separately from the hair follicles and next to the network of blood vessels. Their narrow excretory ducts open into the funnel of the hair at the level of its upper third. In the skin of the flippers, large convoluted apocrine glands are located at the level of the lower sections of the bulbs of the guard hairs, elongated polymorphic excretory ducts of the sebaceous glands open into the hair bags. Morphophysiological adaptations of the skin of seals, contributing to the improvement of its hydrodynamic, thermoregulatory and sun-protective properties, are discussed. **Pathology:** two main complexes of skin pathologies in seals have been identified: (1) koilocytosis, subepidermal inflammation (the infiltrate is represented by lymphocytes with a small admixture of histiocytes), lymphocyte exocytosis in hair follicles with spongiosis; (2) formation of a subepidermal blister with neutrophilic infiltration in the papillary layer of the dermis. These pathologies may be associated with global warming and changes in the ice regime of Lake Baikal, which may have led to the development of immune inflammatory processes in the skin. The effect of an unknown viral pathogen that caused koilocytosis in seals cannot be ruled out.

**Keywords:** epidermis, dermis, glands, koilocytosis, spongiosis, inflammation

КРАТКОЕ СООБЩЕНИЕ

УДК 595.773.1

НОВЫЙ ВИД МУХ-ЖУРЧАЛОК ИЗ РОДА *EUMERUS* MEIGEN 1822  
(DIPTERA, SYRPHIDAE) С ТЕРРИТОРИИ ТУРКМЕНИИ

© 2025 А. В. Баркалов\*

Институт систематики и экологии животных СО РАН,

Новосибирск, 630091 Россия

\*e-mail: bark@eco.nsc.ru

Поступила в редакцию 29.06.2024

После доработки 07.09.2024

Принята к публикации 10.09.2024

**Ключевые слова:** таксономия, муха, группа видов *strigatus*, Центральная Азия

**DOI:** 10.31857/S0044513425010086, **EDN:** sxyegg

Род *Eumerus* Meigen 1822 (Diptera, Syrphidae) в пределах Палеарктики является одним из наиболее многочисленных. В настоящее время в нем насчитывается более 250 видов (Evenhuis, Pape, 2019 по: Grković et al., 2019), и эта цифра ежегодно увеличивается. Только за последние 5 лет из различных районов Палеарктики было описано 28 новых таксонов (Grković et al., 2019, 2019a, 2021; Mutin, 2019; Баркалов, 2020; Barkalov et al., 2020; Song et al., 2020; Smit et al., 2020; Gilasian et al., 2020, 2022; Choi et al., 2021; Aguado-Aranda et al., 2022; Златанов, 2023). Описание еще восьми новых видов, относящихся к группе *strigatus*, в настоящее время находится в печати (Barkalov, Mutin in lit.).

В настоящей работе приводится описание еще одного нового вида, обнаруженного в коллекции Зоологического института РАН, Санкт-Петербург. В описании использована терминология, принятая в русскоязычной литературе по сирфидам во второй половине XX века (Штакельберг, 1969). Морфологические рисунки выполнены с помощью сетки на окуляре и на расчерченной карандашом через каждые 2 см бумаге. Окончательную обработку рисунков производили в программе “Photoshop”.

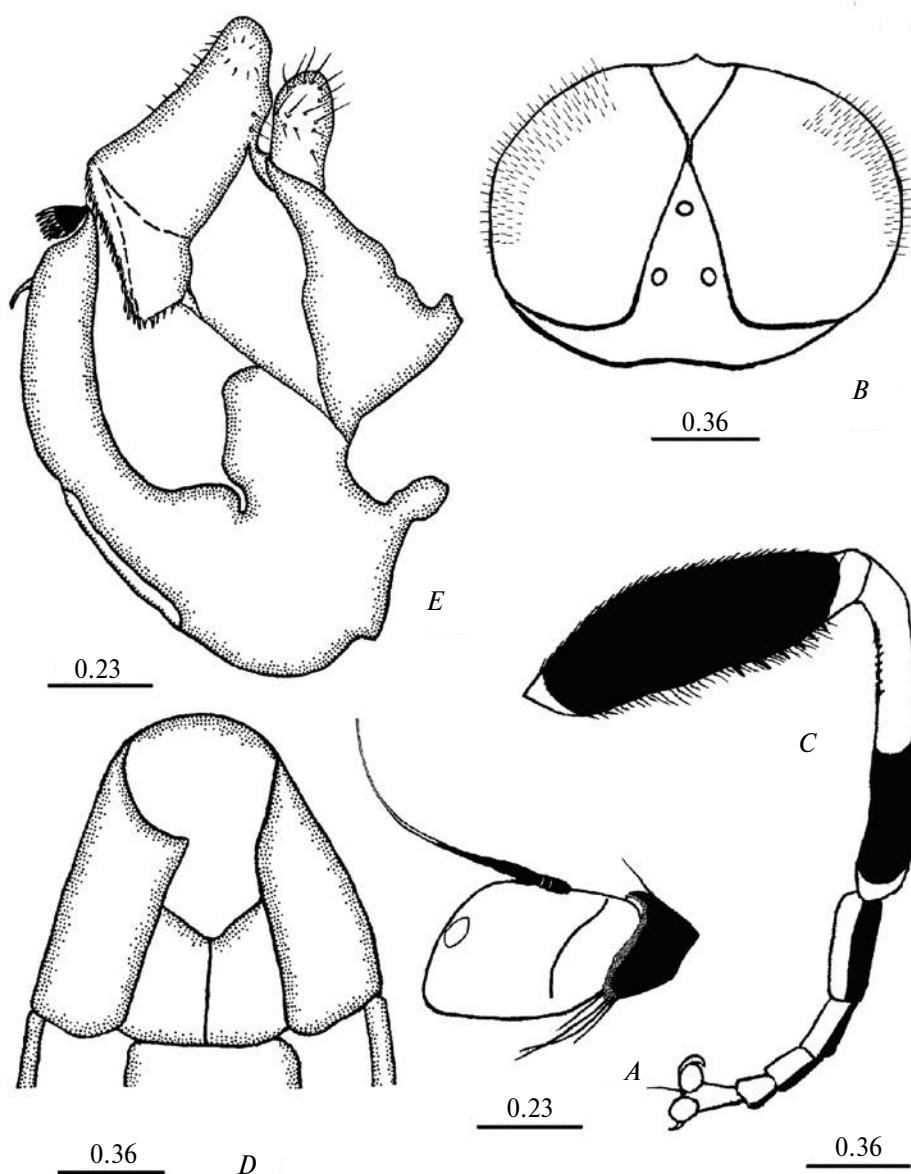
*Eumerus glabropterus* Barkalov sp. n.

**М а т е р и а л.** Голотип самец: Туркмения, река Мургаб, 10 км ниже станции Тахта-Базар, 14–15.05.1989, М.Ю. Долговская. Голотип хранится в Зоологическом институте РАН, Санкт-Петербург.

**О п и с а н и е.** С а м е ц. Голова. Лицо и лоб узкие синеватые со слабым белым налетом и умеренно густыми белыми волосками — торчащими на лице и полуприлегающими на лбу. Щеки низкие, блестящие, без налета. Усики — скапус и педицел черные, последний с желтой каймой по переднему краю; постпедицел удлинненно-овальный

с передне-нижним углом, желтый, в основной трети с поперечной бороздкой, в вершинной трети с сенсорной ямкой (рис. 1А), ариста черная в основной половине и желтая в вершинной. Глаза голоптические, соприкасаются на расстоянии, примерно равном пяти фасеткам, покрыты относительно редкими, умеренной длины белыми волосками (рис. 1В). Темя узкое, блестящее черное, без налета, полностью покрыто белыми волосками; глазковый треугольник равнобедренный, расстояние между передним и задними глазками существенно превышает расстояние между задними глазками (рис. 1В). Затылок черный блестящий сверху, в нижней части в плотном сером налете.

Грудь. Среднеспинка, плечевые бугорки и щиток черные в коротких, торчащих белых волосках, без следов серого налета в какой-либо части. Бочки груди также блестяще-черные, без налета, покрыты белыми волосками (рис. 3А). Ноги простые, без выростов и вырезок; тазики черные, лишь передние с узко-желтыми вершинами; вертлуги от желтого до коричневого; бедра черные с узко-желтыми вершинами, задние бедра умеренно утолщенные, снизу в вершинной половине с двумя рядами крепких шипиков, волоски короткие, прижатые белые, снизу — несколько более длинные, торчащие (рис. 1С). Голени желтые в основных половинах и на самых вершинах и черные в остальной части; задние голени в основной желтой половине с мелкими, прижатыми черными шипиками с внутренней стороны (рис. 1С); лапки черные сверху и желтые снизу, первый членик средних лапок коричневатый сверху, первый членик задних лапок по длине примерно равен 2-му и 3-му членикам, вместе взятым (рис. 1С). Крылья прозрачные, в основной трети желтые и лишены микротрихий (вершинные части крыльев отломлены).



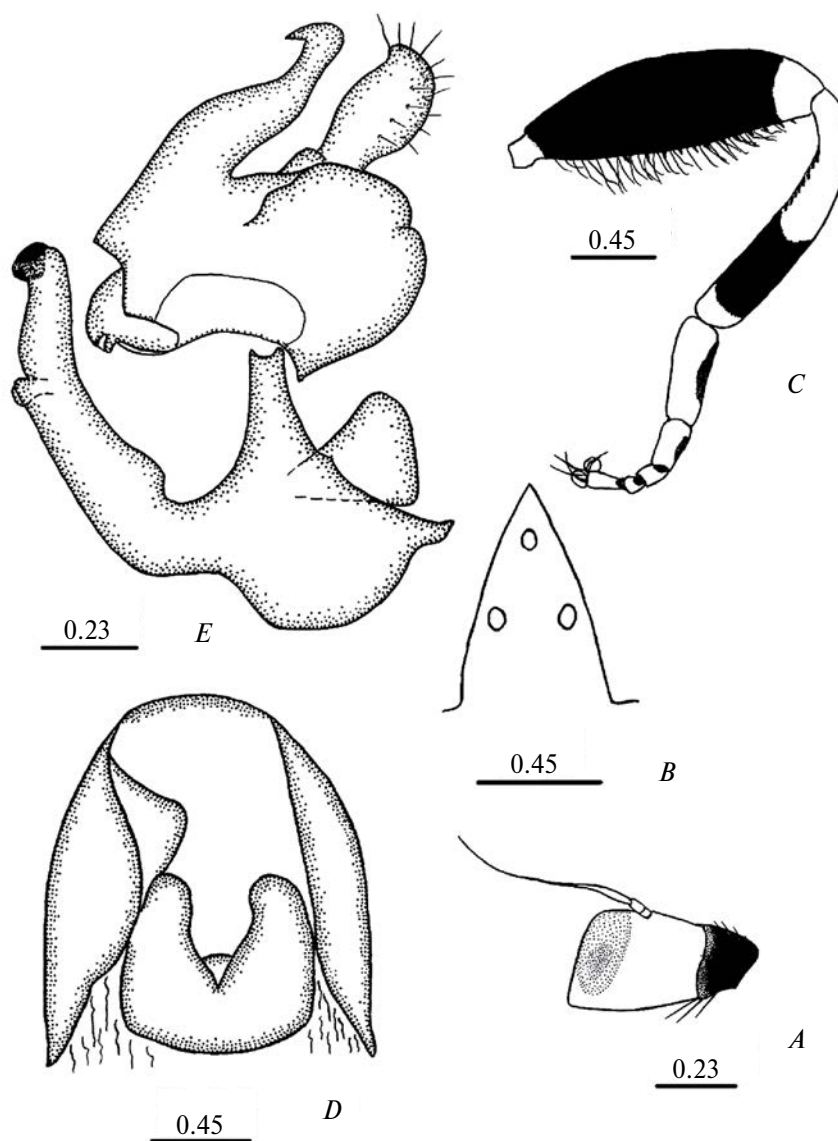
**Рис. 1.** *Eumerus glabropterus* sp. n.: *A* — педикел и постпедикел усика, *B* — голова сверху, *C* — задняя нога, *D* — вершина брюшка снизу, *E* — гениталии самца. Размеры приведены в миллиметрах.

Брюшко черное с желтой вершиной IV тергита, серые пятна едва представлены на II тергите, на остальных тергитах отсутствуют (рис. 3*B*) (брюшко побывало во влажной среде, и пятна, возможно, “зажирели”); покрыто смешанными белыми и черными волосками — белыми более длинными на I–II тергитах и на боках III–IV тергитов и прилегающими, короткими черными на серединах III–IV тергитов; VI стернит в белых волосках; II–III стерниты без выростов и пучков волосков; IV — с пологим, неглубоким углублением на заднем

крае и со слабой складкой на середине, на вершине желтоватый (рис. 1*D*). Гениталии с почти не развитой передней лопастью сурстилей, покрытой крупными ресничками (рис. 1*E*).

Длина тела 9.2 мм.

**Дифференциальный диагноз.** По определительной таблице Штакельберга (1961) новый вид подходит к тезе 156 с *E. acuticornis* Sack 1933. Эти два вида имеют весьма сходный габитус (рис. 3*A*–3*B* и 3*C*–3*D*), но от этого вида *E. glabropterus* sp. n. хорошо отличается короткими



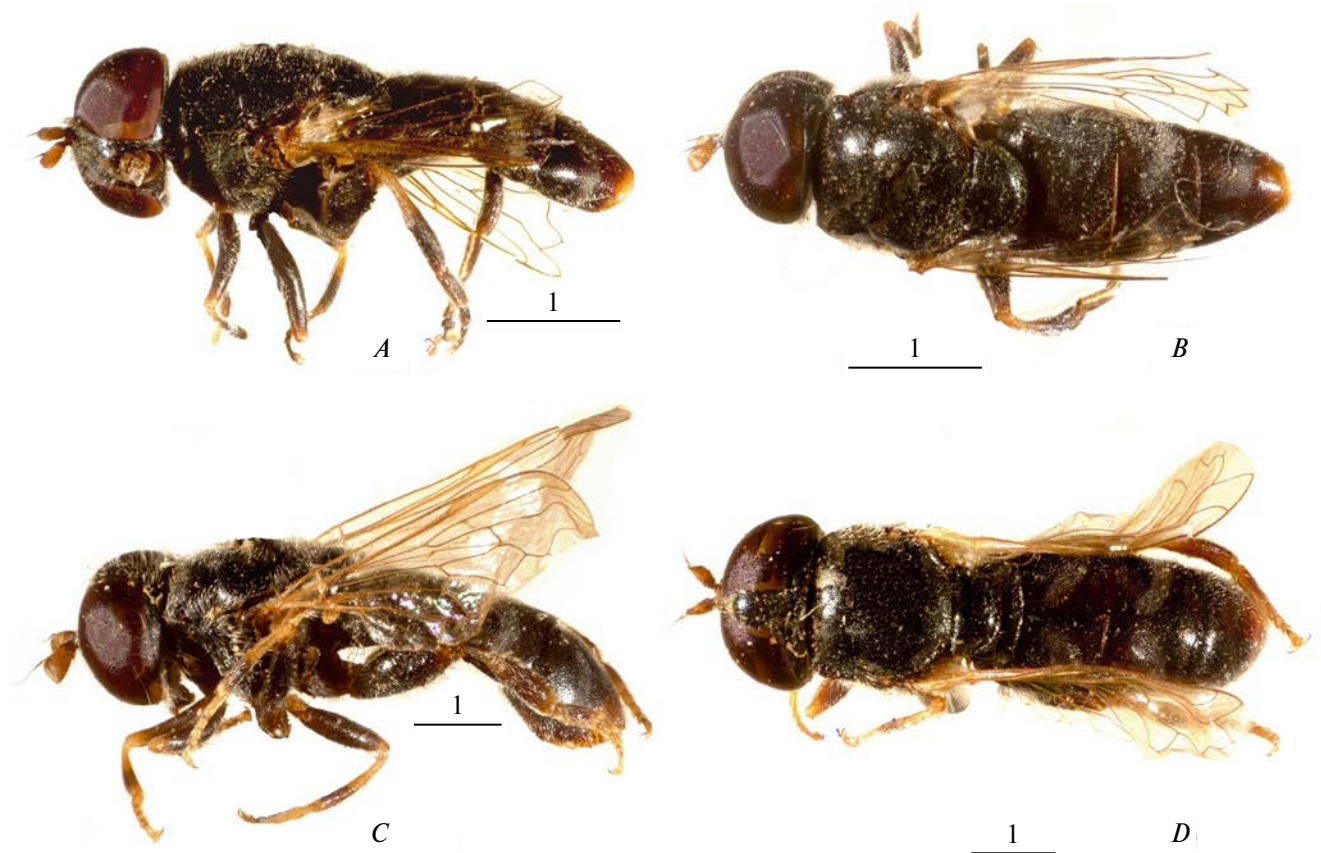
**Рис. 2.** *Eumerus acuticornis* Sack: *A* — педицел и постпедицел усика, *B* — глазковый треугольник сверху, *C* — задняя нога, *D* — вершина брюшка снизу, *E* — гениталии самца. Размеры приведены в миллиметрах.

волосками на нижней поверхности заднего бедра (рис. 1*C*), более удлиненным глазковым треугольником (рис. 1*B*) и полой вырезкой на заднем крае IV стернита (рис. 1*D*). У *E. acuticornis* Sack нижняя поверхность задних бедер в длинных белых волосках (рис. 2*C*), глазковый треугольник укороченный, почти равносторонний (рис. 2*B*) и задний край IV стернита с глубокой вырезкой, примерно равной половине длины стернита (рис. 2*B*). Кроме того, эти два вида имеют абсолютно разное строение гениталий (рис. 1*E* и 2*E*).

**Э т и м о л о г и я.** Название отражает морфологическую особенность нового вида — отсутствие в основной трети крыла микротрихий (glaber — голый, pter(o) — крыло).

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаю искреннюю признательность О.Г. Овчинниковой и Г.М. Сулеймановой — кураторам коллекции двукрылых насекомых Зоологического Института РАН, Санкт-Петербург, за любезно предоставленную возможность получить материалы для изучения.



**Рис. 3.** *Eumerus glabropterus* sp. n. (A–B) и *Eumerus acuticornis* Sack (C–D). A, C – вид сбоку; B, D – вид сверху. Размеры приведены в миллиметрах.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа над статьей осуществлялась при финансовой поддержке Программы фундаментальных научных исследований (грант № 1021051703269-9-1.6.12).

#### СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

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

#### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баркалов А.В., 2020. Новый вид рода *Eumerus* Mg. (Diptera, Syrphidae) из высокогорий Таджикистана // Зоологический журнал. Т. 99. № 2. С. 229–232.
- Златанов Б.В., 2023. Новый вид рода *Eumerus* Meigen, 1822, (Diptera, Syrphidae) из Восточного Казахстана // Вестник Карагандинского университета. С. 54–58.
- Штакельберг А.А., 1961. Краткий обзор палеарктических видов рода *Eumerus* Mg. (DIPTERA, SYRPHIDAE) // Труды Всесоюзного энтомологического общества. Т. 48. С. 181–229.
- Штакельберг А.А., 1969. Сем. Syrphidae – журчалки // Определитель насекомых Европейской части СССР. Отв. ред. Бей-Биенко Г.Я. Ленинград: Наука, Ленинградское отделение. Т. 1. С. 11–96.
- Aguado-Aranda P., Ricarte A., Nedeljković Z., Marcos-García M.Á., 2022. An overlooked case for a century: taxonomy and systematics of a new Iberian species of *Eumerus* Meigen, 1822 (Diptera, Syrphidae) // European Journal of Taxonomy. V. 817. P. 35–57.
- Barkalov A. V., Mutin V. A., Daminova D. B., Rakhi-mov M. R., 2020. New species of the genus *Eumerus* Meigen, 1822 (Diptera: Syrphidae) from Central Asia // Far Eastern Entomologist. № 417. P. 1–7.
- Choi D. S., Park D. K., Lee Y. B., Hong K. H., 2021. A new species of the genus *Eumerus* (Diptera: Syrphidae) infesting roots of Campanulaceae crops in South Korea // Journal of Asia-Pacific Entomology. V. 24. P. 402–408.



- Gilasian E., van Steenis J., Parchami-Araghi M., 2020. Review of the *Eumerus tricolor* species group (Diptera: Syrphidae) in Iran, with description of six new species // European Journal of Taxonomy. V. 722. P. 106–152.
- Gilasian E., van Steenis J., Parchami-Araghi M., 2022. Six new species of the genus *Eumerus* Meigen, 1822 from Iran (Diptera: Syrphidae) // Journal of Insect Biodiversity and Systematics. V. 8. № 3. P. 483–512.
- Grković A., van Steenis J., Kočič Tubić N., Nedeljković Z., Hauser M., et al., 2019. Revision of the bactrianus subgroup of the genus *Eumerus* Meigen (Diptera: Syrphidae) in Europe, inferred from morphological and molecular data with descriptions of three new species // Arthropod systematics & phylogeny. V. 77. № 1. P. 21–37.
- Grković A., Smit J., Radenković S., Vujić A., van Steenis J., 2019a. Two new European long-legged hoverfly species of the *Eumerus binominatus* species subgroup (Diptera, Syrphidae) // ZooKeys. № 858. P. 91–108.
- Grković A., van Steenis J., Miličić M., Kočič Tubić N., Djan M., et al., 2021. Taxonomic revision of the highly threatened *Eumerus tricolor* species group (Diptera: Syrphidae) in Southeast Europe, with insights into the conservation of the genus *Eumerus* // European Journal of Entomology. V. 118. P. 368–393.
- Mutin V.A., 2019. A new species of the genus *Eumerus* Meigen, 1822 (Diptera: Syrphidae) from Turkmenistan // Far Eastern Entomologist. № 397. P. 9–12.
- Smit J., Zeegers T., Dorji P., 2020. A new species of *Eumerus* (Diptera, Syrphidae) from the Kingdom of Bhutan, the easternmost representative of the bactrianus subgroup // ZooKeys. V. 906. P. 141–151.
- Song M., Liu A., Huo K., Shi L., Gan L., 2020. Two new species in the genus *Eumerus* Meigen (Diptera: Syrphidae) from Inner Mongolia, China // Entomotaxonomia. V. 42. № 4. P. 275–281.

## A NEW SPECIES OF THE HOVERFLY GENUS *EUMERUS* MEIGEN 1822 (DIPTERA, SYRPHIDAE) FROM THE TERRITORY OF TURKMENISTAN

A. V. Barkalov\*

*Institute of the Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch,  
Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, 630091 Russia*

\*e-mail: bark@eco.nsc.ru

A new hoverfly species of the genus *Eumerus* Meigen 1822 is described and illustrated from southeastern Turkmenistan: *Eumerus glabropterus* Barkalov sp. n. The new species is close to species of the *strigatus* group, which is outlined by the following taxonomic characters: eyes of male touching on frons, legs with neither obvious outgrowths nor modifications, hind tibia in basal third with small, pressed, black spinules, abdomen is completely black (sometimes with a yellow hind rim of sternum IV), almost always with 3 pairs of gray spots. The new species is easily distinguished from all representatives of this and other species groups by the unique structure of the male genitalia, and, in addition, from the most similar one, *Eumerus acuticornis* Sack 1933, by a narrower frons, the absence of long hairs from the lower surface of the hind femora, and a gentle notch at the posterior edge of sternite IV.

**Keywords:** taxonomy, fly, the *strigatus* group, Central Asia



ПОТЕРИ НАУКИ

ПАМЯТИ ЕВГЕНИЯ НИКОЛАЕВИЧА ПАНОВА  
(03.08.1936–05.08.2024)



Е.Н. Панов с птенцами туркестанского жулана (*Lanius phoenicuroides*), фото А.П. Крюкова, 1970.

5 августа 2024 года ушел из жизни Евгений Николаевич Панов — этолог, орнитолог, герпетолог, профессор, лауреат Государственной премии Российской Федерации, чье имя неразрывно связано со всей историей становления и развития этологических исследований в нашей стране.

Евгений Николаевич родился в Москве в семье литераторов. Его отец — Николай Николаевич Панов был поэтом, журналистом, автором известных военно-приключенческих повестей, которыми зачитывались мальчишки 50–60-х годов. Мать Евгения Николаевича — Софья Исидоровна Блюм, также принадлежала литературной среде, была журналистом, литературным критиком. Детство Е.Н. Панова пришлось на годы войны и, как у многих его сверстников, отмечено эвакуацией и длительной разлукой с родителями.

В 1954 г. Е.Н. Панов поступает на биофак МГУ, где специализируется по кафедре зоологии позвоночных. Студенческая компания подобралась

незаурядная. В одной группе судьба свела Б.Д. Абатурова, Ф.Я. Дзержинского, В.Д. Ильичева, В.Н. Орлова, Е.Н. Панова и А.С. Северцова, которым суждено было создавать и продвигать принципиально новые научные направления отечественной науки: кариосистематику, биоакустику, биомеханику и другие. Е.Н. Панов выбрал этологию — науку о закономерностях поведения животных в естественной среде обитания.

Интерес к поведению птиц пробудился у Е.Н. Панова в студенчестве в пору подготовки дипломной работы, посвященной экологии и поведению малых зуйков в Окском заповеднике. Эта работа стала отличной школой по овладению основными навыками этологических наблюдений и вызвала желание продолжить ее в сравнительном ракурсе. Через год после окончания университета Е.Н. Панов отправляется в Южное Приморье на работу в заповедник Кедровая Падь. Одним из мотивов, побудивших молодого зоолога к столь

дальнему путешествию, стало желание сравнить поведение малого зуйка с поведением загадочного уссурийского зуйка — в то время практически неизученного. Место оказалось удачным. На галечниковых и песчаных отмелях здесь бок о бок гнездились уссурийские, малые и морские зуйки, а на осеннем пролете в массе встречались зуйки короткоклювые. Здесь же, в Южном Приморье, утвердилась и “пожизненная” привязанность Евгения Николаевича к сорокопутам. В заповеднике они были представлены сибирским жуланом, тигровым и японским сорокопутами. Зуйки, сорокопуты, а также многочисленные в Приморье овсянки послужили превосходной моделью для изучения экологических и этологических принципов сосуществования близкородственных видов птиц. Результаты этих исследований, а также огромный фаунистический материал, собранный за несколько лет работы в заповеднике, обобщены в первой монографии Е. Н. Панова “Птицы Южного Приморья” (1973). Эта книга, как и многие последующие, была иллюстрирована зарисовками автора — стилизованные изображения демонстративных поз птиц и других особенностей их поведения стали классическим примером этологического рисунка, стандартом для подобных публикаций его учеников и последователей.

В середине 1960-х годов Е. Н. Панов переезжает в Новосибирск и попадает в орбиту деятельности талантливого ученого и энергичного организатора науки Н. Н. Воронцова. Тематика возглавляемой им лаборатории, нацеленная на изучение генетических аспектов видообразования, гибридизации, изолирующих механизмов, как нельзя лучше соответствовала интересам Е. Н. Панова. Тут же, в окрестностях новосибирского Академгородка, он изучает структуру гибридной популяции обыкновенной и белошапочной овсянок, закладывая основу для будущей многолетней программы изучения взаимоотношений этих форм на всем пространстве их ареалов. Но основным полигоном для проведения полевых исследований почти на три десятилетия становятся Средняя Азия и Закавказье. Верность этим интереснейшим в зоологическом отношении регионам Е. Н. Панов сохранил и после того, как в 1971 г. возвратился в Москву и стал работать в лаборатории биоакустики Института эволюционной морфологии и экологии животных (ныне Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова).

Экспедиции следовали одна за другой, каждый год без перерывов: в Нахичевань, Гобустан, на Мангышлак, в Копетдаг, Красноводск, Бадхыз, на Сурхандарью, Памир, в северный Казахстан, Чуйскую степь и в другие места. В первой же поездке в Копетдаг пришла новая любовь — каменки,

непревзойденный и в известной мере уникальный модельный объект, совмещающий в себе максимальную доступность для наблюдений, сложное и выразительное поведение, значительное видовое разнообразие и обилие гибридогенных популяций разного состава. Параллельно продолжают исследования по сорокопутам — их межвидовым отношениям, гибридизации, сравнительной этологии. Не остаются без внимания и другие ситуации совместного обитания близких видов: степная и обыкновенная пустельги, испанский и домовый воробьи, синий и пестрый каменные дрозды, монгольский и красноклювый пустынные снегири. Позднее, в конце 1970-х и в 1980-х годах, внимание Е. Н. Панова привлекают чайки. Совместно с сотрудниками Красноводского заповедника выполнены исследования влияния социальных факторов на демографию колониально гнездящихся видов, собраны материалы по сравнительной этологии, изучены механизмы изоляции и гибридизации между некоторыми формами, составляющими известный комплекс “больших белоголовых чаек”.

Публикуются десятки статей, одна за другой выходят научные монографии, каждая из которых становится заметным событием и предметом бурных дебатов. За приоритетный цикл работ “Фундаментальное исследование коммуникации животных и биосоциальности: организационные механизмы и эволюционные преобразования” (книги “Механизмы коммуникации у птиц”, 1978; “Поведение животных и этологическая структура популяций”, 1983; “Гибридизация и этологическая изоляция у птиц”, 1989) Е. Н. Панов удостоен в 1993 г. Государственной премии Российской Федерации. Книги “Поведение животных и этологическая структура популяций” и “Гибридизация и этологическая изоляция у птиц” удостоены также первых премий МОИП за 1983 и 1989 гг.

В этих работах принципиально новые представления о механизмах коммуникативного поведения и социальности животных Е. Н. Панов развивает на примере птиц. Желая убедиться в универсальности своего подхода к описанию и анализу поведения, Е. Н. Панов обращается и к другим группам позвоночных. Например, во время работы с чайками на острове Огурчинский в Каспийском море его внимание привлекло поведение одичавших ослов. Но все же основным “побочным” объектом стали агамы. Материалы по поведению, популяционной экологии, межвидовым взаимоотношениям, морфологии и гибридизации кавказской, хорасанской и гималайской агам обобщены в совместной монографии Е. Н. Панова и Л. Ю. Зыковой “Горные агамы Евразии” (2003), позже дополненной и переведенной на английский язык. Способность находить новые перспективные объекты и умение

параллельно работать с несколькими объектами были у Е.Н. Панова феноменальными. По разнообразию изученных им объектов его можно считать рекордсменом среди зоологов. В числе изученных им объектов, помимо вышеупомянутых, были еще крачки, лебеди, журавли, черепахи, водяные ужи и даже пауки. Уже в глубоко пенсионном возрасте Евгением Николаевичем были выполнены интересные исследования социального поведения стрекоз неподалеку от его дома в Мстере во Владимирской области.

Нельзя не вспомнить с благодарностью о роли Е.Н. Панова как пропагандиста и популяризатора этологии. Ведь начало его научной биографии пришлось на то время, когда этология входила в число научных направлений, упоминание которых допускалось лишь в связи с их критикой. О послевоенном триумфе этологии на сцене мировой науки в советской печати не упоминалось даже вскользь. Первые переводы книг К. Лоренца и Н. Тинбергена, выполненные Е.Н. Пановым, были изданы у нас только на рубеже 1960-х и 1970-х годов. В тот же период в обществе “Знание” им были опубликованы три брошюры с изложением основ этологического подхода к изучению поведения животных и истории этологии, удостоенные первой премии общества за 1971 г. Значение всех этих книг трудно переоценить. Уже в начале 1970-х годов начитавшиеся их студенты-зоологи буквально бредили этологией, и вскоре на биофаке МГУ с ошеломляющим успехом прошла первая Всесоюзная конференция по поведению животных, за которой с короткими перерывами последовали две другие, причем число участников раз от разу значительно увеличивалось.

Особое место в жизни Евгения Николаевича занимали Пушкинские школы по этологии и теоретической биологии. Начало было положено в 1981 г. во время орнитологической конференции в Кишиневе. После ее окончания к Панову подошли молодые орнитологи и попросили провести мастер-класс по этологии на биологической станции не遠далеке от Мелитополя. Панов согласился. Несколько дней пролетели незаметно. Панов наставлял, молодежь внимала с видимым интересом и вниманием. Вернувшись в Москву, Евгений Николаевич решил, что пропаганду этологических знаний следует поставить “на широкую ногу”. Были мобилизованы друзья и знакомые из Научного центра АН СССР в городе Пушкино-на-Оке, институты которого в результате стали базой для проведения четырех зимних школ. Школы пользовались огромной популярностью, на каждой бывало свыше сотни слушателей: студентов, аспирантов, молодых сотрудников. Читали лекции и вели семинары многие известнейшие

ученые: А.М. Молчанов, А.Д. Базыкин, А.А. Захаров, М.Е. Гольцман, В.Р. Дольник, Ю.Г. Пузаченко, Л.С. Степанян, А.Д. Поярков, Н.Г. Овсяников и другие.

Последняя школа была посвящена проблеме сравнения между поведением животных и человека. На ней наряду с зоологами выступили видные социологи, психологи, этнографы, медики и лингвисты. Эта проблема интересует Е.Н. Панова на протяжении всей научной деятельности. Особое место в его творчестве занимают книги “Бегство от одиночества” (2001) и “Знаки, символы, языки” (1983). Хотя по форме и стилю они принадлежат к научно-популярному жанру, по сути своей они представляют фундаментальное изложение современных представлений о социальной организации, поведении и системам коммуникации у животных и человека с обсуждением проблемы сходства и различий между ними. Эти книги, ставшие плодом более чем двух десятилетий напряженного труда, построены на огромном фактическом материале и не имеют аналогов в мировой литературе. Позже свои идеи ученый излагает в научно-популярных книгах “Парадокс непрерывности: языковой Рубикон. О непреходимой пропасти между сигнальными системами животных и языком человека” (2012) и “Эволюция диалога. Коммуникация в развитии от микроорганизмов до человека” (2014). Важнейший вывод, к которому приходит автор, состоит в том, что, вопреки существованию сложнейших систем коммуникации в животном мире, возникновение человеческого языка ознаменовало качественный скачок в их эволюции, а сам язык утвердился не только как средство общения, но и как способ познания внешнего и внутреннего мира, как неотъемлемая составляющая часть процессов творчества.

Евгений Николаевич Панов — признанный классик зоологической науки. В 2012 году вышел том его “Избранных трудов” по этологии и эволюционной биологии. О том же, как происходило становление ученого, как развивались его интересы и складывались научные взгляды он сам подробно и увлекательно рассказал в книге воспоминаний “Зоология и моя жизнь в ней” (2016).

В 2014 году опубликована резонансная монография Е.Н. Панова “Половой отбор: теория или миф? Полевая зоология против кабинетного знания”, где автор подверг критическому анализу основания теории полового отбора и соответствие ее предсказаний эмпирическим результатам. Возмутитель спокойствия, он не давал коллегам комфортно плыть в научном мейнстриме и, основываясь на больших массивах собственных и литературных данных, подвергал сомнению общепринятые истины, подходы и теории.

Последний период научной деятельности Е.Н. Панова прошел под знаком все возрастающего интереса к поведению человека. Результатом стала фундаментальная монография “Человек — созидатель и разрушитель. Эволюция поведения и социальной организации” (2017). Она охватывает широчайший спектр проблем от описания типов социальной организации приматов до характеристик общественного устройства человека, в том числе и в современных индустриальных обществах. Особый раздел книги посвящен возникновению языка и речи как важнейших двигателей прогрессивного развития человечества. В последней главе перед нами предстает создаваемый современным человеком мир зла, где войны и конфликты становятся главным содержанием жизни. Эта книга пользуется особым успехом у студентов разных специальностей, она оказалась чрезвычайно актуальной.

В книге “Человек стреляющий. Как мы научились этому” (2019) описано поступательное развитие охотничьего поведения и соответствующих материальных инноваций. На большом количестве примеров из археологии и этнографии прослежена история эволюция охотничьих орудий и их постепенное превращение в военное оружие.

В монографии “Человек и природа в архаическом коллективном сознании” (2021) Е.Н. Панов обобщает накопленный в мировой литературе опыт изучения мышления человека в обществах, стоящих на низших ступенях общественного развития, рассматривает теории и концепции, объясняющие мировоззренческие конструкты, бытующие в таких обществах, многие из которых выглядят более чем странными с точки зрения современного человека. И уже незадолго до смерти Евгений Николаевич сдал в печать книгу “Мораль и обычай” (2024), выхода которой в свет мы ожидаем с нетерпением.

Как видно, тема эволюции социальных и культурных аспектов жизнедеятельности человека полностью завладела умом ученого. Благодаря своей обширнейшей эрудиции, поразительной

работоспособности, таланту аналитика и систематизатора Е.Н. Панов утвердился в роли высокопрофессионального специалиста и в антропологии. Для целой плеяды ученых-антропологов и преподавателей высшей школы его книги стали ценнейшим источником конкретных фактов и теоретических обобщений. На их основе читают лекции и проводят занятия. В частности, студенты Учебно-научного центра социальной антропологии РГГУ готовятся по книгам Евгения Николаевича к семинарам на темы: “Системы коммуникаций у животных и человека. Общее и различия”; “Эволюция социальности на ранних этапах становления человека”; “Орудийная деятельность животных и человека”; “Происхождение искусства”; “Неандерталец и Homo sapiens”; “Язык — способ познания мира” и других. Едва ли можно сомневаться в том, что труды Е.Н. Панова внесли значимый вклад в формирование современной парадигмы антропологии.

Евгений Николаевич Панов прожил долгую, яркую и насыщенную жизнь. Служению науке он отдал почти семьдесят лет. Он оставил нам сотни статей и два с половиной десятка книг, в которых щедро делится наблюдениями за поведением разных животных, а также своими мыслями о сути научного познания, о природе человека и человеческого общества. Масштаб личности Е.Н. Панова нам еще предстоит оценить. Он был действительно выдающимся ученым, талантливым писателем, настоящим философом, незаурядным художником. До преклонных лет он оставался открытым и отзывчивым человеком, сохраняя любовь и уважение всех, кому доводилось встречаться с ним на жизненном пути.

В.В. Иваницкий<sup>1</sup>, Е.В. Веселовская<sup>2</sup>,  
П.В. Квартальнов<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Биологический факультет Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, Москва, 119234 Россия

<sup>2</sup> Центр физической антропологии Института этнологии и антропологии имени Н.Н. Миклухо-Маклая РАН, Москва, 119334 Россия

Свидетельство о регистрации средства массовой информации  
ПИ № ФС 77-80756 от 7 апреля 2021 г., выдано Федеральной службой по надзору в сфере связи,  
информационных технологий и массовых коммуникаций (Роскомнадзор)

---

Подписано к печати	г. Дата выхода в свет	г. Формат $60 \times 88\frac{1}{8}$	Усл. печ. л.	Уч.-изд. л.
	Тираж экз. Зак.	Цена свободная		

---

Учредители: Российская академия наук,  
Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук, Москва

---

Издатель: Российская академия наук, 119991 Москва, Ленинский просп., 14  
Исполнитель по контракту № 4У-ЕП-037-24: ФГБУ «Издательство «Наука»  
121099, Москва, Шубинский пер., д. 6, стр. 1  
Отпечатано в ФГБУ «Издательство «Наука»  
121099, Москва, Шубинский пер., д. 6, стр. 1

16+

**Журналы РАН, выходящие в свет на русском языке**

- Автоматика и телемеханика  
 Агрохимия  
 Азия и Африка сегодня  
 Акустический журнал  
 Астрономический вестник. Исследования Солнечной системы  
 Астрономический журнал  
 Биологические мембраны  
 Биология внутренних вод  
 Биология моря  
 Биоорганическая химия  
 Биофизика  
 Биохимия  
 Ботанический журнал  
 Вестник Дальневосточного отделения Российской академии наук  
 Вестник древней истории  
 Вестник Российской академии наук  
 Вестник российской сельскохозяйственной науки  
 Водные ресурсы  
 Вопросы истории естествознания и техники  
 Вопросы ихтиологии  
 Вопросы языкознания  
 Вулканология и сейсмология  
 Высокомолекулярные соединения. Серия А  
 Высокомолекулярные соединения. Серия Б  
 Высокомолекулярные соединения. Серия С  
 Генетика  
 Геология рудных месторождений  
 Геомагнетизм и аэрономия  
 Геоморфология и палеогеография  
 Геотектоника  
 Геохимия  
 Геоэкология. Инженерная геология. Гидрогеология. Геокриология  
 Государство и право  
 Дефектоскопия  
 Дифференциальные уравнения  
 Доклады Российской академии наук. Математика, информатика, процессы управления  
 Доклады Российской академии наук. Науки о жизни  
 Доклады Российской академии наук. Науки о Земле  
 Доклады Российской академии наук. Физика, технические науки  
 Доклады Российской академии наук. Химия, науки о материалах  
 Журнал аналитической химии  
 Журнал высшей нервной деятельности им. И.П. Павлова  
 Журнал вычислительной математики и математической физики  
 Журнал неорганической химии  
 Журнал общей биологии  
 Журнал общей химии  
 Журнал органической химии  
 Журнал прикладной химии  
 Журнал физической химии  
 Журнал эволюционной биохимии и физиологии  
 Журнал экспериментальной и теоретической физики  
 Записки Российского минералогического общества  
 Зоологический журнал  
 Известия Российской академии наук. Механика жидкости и газа  
 Известия Российской академии наук. Механика твердого тела  
 Известия Российской академии наук. Серия биологическая  
 Известия Российской академии наук. Серия географическая  
 Известия Российской академии наук. Серия литературы и языка  
 Известия Российской академии наук. Серия физическая  
 Известия Российской академии наук. Теория и системы управления  
 Известия Российской академии наук. Физика атмосферы и океана  
 Известия Российской академии наук. Энергетика  
 Известия Русского географического общества  
 Исследование Земли из Космоса  
 Кинетика и катализ  
 Коллоидный журнал  
 Координационная химия  
 Космические исследования  
 Кристаллография  
 Латинская Америка  
 Лёд и Снег  
 Лесоведение  
 Литология и полезные ископаемые  
 Мембраны и мембранные технологии  
 Металлы  
 Микология и фитопатология  
 Микробиология  
 Микроэлектроника  
 Молекулярная биология  
 Нейрохимия  
 Неорганические материалы  
 Нефтехимия  
 Новая и новейшая история  
 Общественные науки и современность  
 Общество и экономика  
 Океанология  
 Онтогенез  
 Палеонтологический журнал  
 Паразитология  
 Петрология  
 Письма в Астрономический журнал  
 Письма в Журнал экспериментальной и теоретической физики  
 Поверхность. Рентгеновские, синхротронные и нейтронные исследования  
 Почвоведение  
 Приборы и техника эксперимента  
 Прикладная биохимия и микробиология  
 Прикладная математика и механика  
 Проблемы Дальнего Востока  
 Проблемы машиностроения и надежности машин  
 Проблемы передачи информации  
 Программирование  
 Психологический журнал  
 Радиационная биология. Радиоэкология  
 Радиотехника и электроника  
 Радиохимия  
 Расплавы  
 Растительные ресурсы  
 Российская археология  
 Российская история  
 Российская сельскохозяйственная наука  
 Российский физиологический журнал им. И.М. Сеченова  
 Русская литература  
 Русская речь  
 Сенсорные системы  
 Славяноведение  
 Современная Европа  
 Социологические исследования  
 Стратиграфия. Геологическая корреляция  
 США & Канада: экономика, политика, культура  
 Теоретические основы химической технологии  
 Теплофизика высоких температур  
 Успехи современной биологии  
 Успехи физиологических наук  
 Физика Земли  
 Физика и химия стекла  
 Физика металлов и металловедение  
 Физика плазмы  
 Физикохимия поверхности и защита материалов  
 Физиология растений  
 Физиология человека  
 Химическая физика  
 Химия высоких энергий  
 Химия твердого топлива  
 Цитология  
 Человек  
 Экология  
 Экономика и математические методы  
 Электрохимия  
 Энтомологическое обозрение  
 Этнографическое обозрение  
 Ядерная физика