

Том 103, Номер 6

ISSN 0044-5134
Июнь 2024



ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



НАУКА
— 1727 —

СОДЕРЖАНИЕ

Том 103, Номер 6, 2024

К 85-летию Галины Александровны Клевезаль (27 мая 1939—11 июля 2021)	
Н. А. Формозов	3
Определение индивидуального возраста и онтогенетических стадий ископаемых тетрапод палеогистологическими методами	
П. П. Скучас, В. В. Колчанов	15
Скелетохронология амфибий и рептилий: основы методологии, разнообразие задач и перспективы	
С. М. Ляпков	31
Запись особенностей жизнедеятельности, фиксированная на поверхности резцов крапчатого суслика (<i>Spermophilus Suslicus</i> , Rodentia, Sciuridae)	
В. А. Лобков, Д. В. Щепоткин	45
Жуки-листоеды (Coleoptera, Chrysomelidae, Eumolpinae) родов <i>Aulacia</i> Baly 1867 и <i>Colaspoides</i> Laporte 1833 из Индонезии, Малайзии и Филиппин и описание нового рода <i>Aulacioides</i> gen. n.	
П. В. Романцов	60
Личиночное развитие двух синтопических видов амфибий (<i>Bombina orientalis</i> , Anura, Bombinatoridae и <i>Dryophytes japonicus</i> , Anura, Hylidae) Дальнего Востока при раздельном и совместном обитании (по результатам лабораторных исследований)	
А. А. Кидов, Р. А. Иволга, Е. Д. Кописки, Ю. Е. Шахина, Д. А. Мальнов, Т. Э. Кондратова	108
Первые находки красноголового короляка (<i>Regulus ignicapilla</i> , Regulidae, Aves) на северном склоне Западного Кавказа	
А. Г. Перевозов	118
Сравнение микроструктуры волос древней ленской лошади († <i>Equus lenensis</i> Russanov 1968) и домашней лошади (<i>Equus caballus caballus</i> Linnaeus 1758) аборигенных северных пород	
Н. Н. Спасская, О. Ф. Чернова, Н. В. Вдовина, И. Б. Юрьева	127

Contents

Volume 103, № 6, 2024

For the 85th birthday of Galina Aleksandrovna Klevezal (May 27, 1939 – July 11, 2021)

N. A. Formozov 3

Determination of individual age and ontogenetic stages of fossil tetrapods
using paleohistological methods

P. P. Skutschas, V. V. Kolchanov 15

Skeletochronology of amphibians and reptiles: fundamentals of methodology,
variety of problems and prospects

S. M. Lyapkov 31

Recording the peculiarities of life activities fixed on the surface
of the incisors of the Spotted ground squirrel (*Spermophilus suslicus*, Rodentia, Sciuridae)

V. A. Lobkov, D. V. Schepotkin 45

On two closely related leaf beetle genera *Aulacia* Baly 1867
and *Colaspoides* Laporte 1833 from Indonesia, Malaysia and the Philippines,
with the description of the new genus *Aulacioides* gen. n. (Coleoptera, Chrysomelidae, Eumolpinae)

P. V. Romantsov 60

Larval development of two syntopic amphibian species (*Bombina orientalis*, Anura,
Bombinatoridae и *Dryophytes japonicus*, Anura, Hylidae) living separately
or jointly of the Far East, based on the results of laboratory studies

A. A. Kidov, R. A. Ivolga, E. D. Kopiski, Yu. E. Shakhina, D. A. Malnov, T. E. Kondratova 108

First records of the Firecrest (*Regulus ignicapilla*, Regulidae, Aves)
from the northern slopes of the West Caucasus

A. G. Perevozov 118

Comparison of the fine structure of hair in the ancient Lena horse
(†*Equus lenensis* Russanov 1968) and the domestic horse
(*Equus caballus caballus* Linnaeus 1758) of native northern breeds

N. N. Spasskaya, O. F. Chernova, N. V. Vdovina, I. B. Yurieva 127

К 85-ЛЕТИЮ ГАЛИНЫ АЛЕКСАНДРОВНЫ КЛЕВЕЗАЛЬ (27 МАЯ 1939–11 ИЮЛЯ 2021)

Галя — это, конечно, существо особое, редко встречающееся в человеческом обиходе. Для меня она такой нравственный ориентир: если она говорит о чем-то, что это плохо, значит, так и есть, и этим не надо заниматься. Всю жизнь, сколько я ее знал, ее мнение по каким-то ключевым моментам было решающим, и в отношениях с людьми тоже. Бывают люди, которые являются моральными ориентирами, и Галя — из них. Она младше меня, она была моей подчиненной, но с точки зрения морали и нравственности она для меня авторитет номер один. — А.В. Яблоков, руководитель лаборатории, где работала Г.А. Клевезаль, 2018



Галина Александровна Клевезаль.

Согласитесь, что даже абсолютно исключительные люди редко, к тому же при жизни, удостаиваются таких характеристик, тем более из уст своих непосредственных начальников. Кем же была Галина Александровна Клевезаль? Какова была ее роль в развитии нашей науки и в жизни лаборатории, возглавляемой А.В. Яблоковым? Я постараюсь ответить на эти вопросы, основываясь на интервью, которые я взял у Галины Александровны, уточнениях и воспоминаниях Михаила Валентиновича Мины и работах самой Г. А.

Но прежде чем начинать рассказ о жизни Г.А. Клевезаль, ее необходимо представить читателям «Зоологического журнала», не териологам.

Галина Александровна Клевезаль, доктор биологических наук (1987), всю жизнь проработала в лаборатории биологии морских млекопитающих ИМЖ им. А.Н. Северцова, позднее сменившей название на лабораторию постнатального онтогенеза ИБР им. Н.К. Кольцова. Основная научная заслуга Галины Александровны — это разработка методики определения возраста млекопитающих практически всех таксономических групп по слоям регистрирующих структур. Методика стала широко известной у нас в отечестве и за рубежом. Ее часто называют «методикой Клевезаль». С ее помощью удалось описать возрастную структуру многих видов млекопитающих, построить популяционные модели с учетом



1949 год. «Галия в то время — это вылитая Пеппи. Длинный чулок, <...> веснушки в пол-лица, косицы в разные стороны...» — М. В. Мина, из интервью.

размножения разных возрастных когорт и т.д. Г.А. Клевезаль — автор около 160 научных работ. Ее перу принадлежат пять монографий, две из которых дважды были переведены на английский язык. Галина Александровна непосредственно руководила подготовкой не менее десяти впоследствии успешно защищенных кандидатских диссертаций. Но она не хотела получать специальное разрешение ВАК для руководства аспирантами, поэтому формальными руководителями ее учеников, как правило, были «остепененные» старшие коллеги.

Галина Александровна была вторым ребенком в семье Александра Петровича Клевезаля (1908–1940) и Екатерины Федоровны, урожденной Орлиной (1901–1984). Отец Г.А., физик и инженер, успешно готовил кандидатскую диссертацию. Мать воспитывала дочек и в те годы не работала. Летом 1940 года, когда Гале исполнился всего год, случилась страшная беда. Семья отдыхала в деревне. Неожиданно Александр Петрович, почувствовав острую зубную боль, был вынужден вернуться в Москву. Через две недели Екатерина Федоровна поехала проведать мужа, но нашла его уже в больнице и без сознания. Спустя два дня после приезда

жены А.П. Клевезаль умер от острого менингита. Семья потеряла основного кормильца и оказалась без средств к существованию. В Москву помогать дочери переехала бабушка Александра Ивановна Орлина, урожденная Галкина (1868–1951). Она, как бывшая попадья, вдова расстрелянного в 1937 г. священника, никакой пенсии не получала. Екатерина Федоровна пошла работать учительницей географии в младших классах, и, чтобы содержать семью из четырех человек, ей приходилось каждый день вести две смены подряд. Сказать, что семья жила скудно — это ничего не сказать. Бабушке было за восемьдесят, и многие домашние заботы лежали на плечах девочек — Гали и ее старшей сестры Нины (1932–2002). После того как в 1951 бабушка умерла, все домашнее хозяйство и заботы по приготовлению пищи были возложены на пятиклассницу Галю. Старшая сестра Нина в эти годы уже училась в художественном техникуме, а позже, в 1953 г., и вовсе уехала из Москвы преподавать живопись и композицию начинающим художникам в центр народных промыслов в пос. Холуй (Ивановская область).

Заботы по хозяйству не мешали Гале отлично учиться и посещать множество кружков и секций. Первое знакомство с биологией у нее произошло в 4-м классе, когда она поступила в ботанический кружок в Доме пионеров на Большой полянке. Занятия вел пожилой бородатый ученый. Особенностью его методы было то, что он давал все названия растений исключительно на латыни. Г. А. в кружке этом не прижилась, но выучила латынь растений так, что позднее поражала этими знаниями своих друзей. И вот как-то зимой 1952–1953 г., когда Галя Клевезаль была в 7-м классе, школьная подруга ей рассказала, что в зоопарке есть такой кружок КЮБЗ, а там некто Ивантер «ищет себе смену для того, чтобы заниматься тиграми» (здесь, а ниже без указания, приведены цитаты из интервью Г.А. Клевезаль и М.В. Мины автору статьи для фонда «Устной истории»). От такой заманчивой перспективы Г. А. не могла отказаться. А упомянутый в столь привлекательном для школьницы предложении Ивантер был не кто иной, как впоследствии известный зоолог Э.В. Ивантер. Как пишет сам Эрнест Викторович (письмо автору) подруга Галины Александровны, очевидно, ошиблась, в КЮБЗе он никогда не занимался тиграми, а только львами. Но эта ошибка имела такие последствия, что ее стоит сохранить для истории.

Хотя ехать из дома на Люсиновской было далеко, Г. А. бывала в КЮБЗе пять раз в неделю. По традиции, Клевезаль приняли в члены КЮБЗа после того, как она подготовила доклад. Темой его были снежные барсы, обложку украшал рисунок старшей сестры Нины. Вскоре мечта начинающей

кюбзовки сбывалась и ей доверили наблюдать за тиграми. Всем (или многим) кюбзовцам дают клички, этот обычай сохранился до сих пор. Легко догадаться, что кличкой Галины Александровны стала «Тигра». Как рассказывала сама Г. А., «С одной стороны отсюда <из-за объекта исследований>, но и немножко из-за характера». Михаил Валентинович Мина, муж Г.А. и сам кюбзовец, в том же интервью дополнил рассказ Галины Александровны: «Галя в то время — это вылитая Пеппи Длинный чулок. Можно было выпускать ее в любой фильм в этом качестве: веснушки в пол-лица, косицы в разные стороны...».

Вторая кюбзовская работа Гали Клевезаль была по питанию рысей в клетках. Школьнице удалось показать, что молодая рысь, попавшая в зоопарк из природы, с живой добычей справлялась мгновенно, а старая, выросшая в зоопарке, пугалась лабораторных крыс и не слезала с полки до тех пор, пока потенциальная добыча не находила щель для бегства.

После 8-го класса Г.А. вместе с подругой Аленой Приданцевой поехала в свою первую экспедицию к Евгении Васильевне Карасевой в Поречье-Рыбное (Ярославская область). На языке московских зоологов это называется «пройти через Карасевскую школу». Евгения Васильевна в течение многих лет руководила различными медико-зоологическими экспедициями и набирала рабочих обычно из числа кюбзовцев (Коренберг, 2001). Через Карасевскую школу, или «фирму», прошли десятки московских зоологов. Евгения Васильевна, от природы человек весьма приветливый и отзывчивый, воспитателем была весьма суровым, действовавшим по принципу «кто выплывет, тот выплывет». Например, как-то Галя Клевезаль пожаловалась, что скосили луг вместе с расставленными на нем 25 живоловками. От Карасевой последовало указание: «Иди, разбери и найди» без каких-либо разъяснений, как это сделать. Но надо сказать, что сама Евгения Васильевна прошла еще более суровую школу. Будучи подростком, она в сопровождении соседки по дому поехала на свидание к отцу в лагерь в Коми АССР. Соседка ехала повидать мужа в том же лагере, но по дороге узнала, что мужа перевели в другое место, и ей ехать дальше нет смысла. Однако Женя Карасева поехала дальше, несколько недель поднималась вверх по реке на барже вместе с расконвоированными заключенными и добилась свидания с отцом — в результате она последняя из семьи видела его живым. Так что суровая школа для кюбзовцев 40-х годов не казалась такой их воспитателям, выросшим в 30-е.

В Поречье-Рыбном Евгения Васильевна жила отдельно от основной части экспедиции, а хозяйство маленького экспедиционного отряда, состоящего из студентов и школьников, вела 8-классница



Галя Клевезаль, Воронежская экспедиция КЮБЗа.

Галя Клевезаль. Помощником у нее был студент Андрей Ильенко (будущий известный радиозоолог). «Андрей говорит — вспоминала Галина Александровна: «Что сегодня на обед принести? Утку или тетерева?». Я заказываю, и он именно это приносит. И когда я говорю: «Утку, но не широконоску, потому что ее, заразу, не ошиплешь», он принесет нужную утку».

По результатам летних наблюдений была подготовлена работа: *Приданцева Е., Клевезаль Г., 1954, «Описание фауны Нерской котловины» 16 с., рукопись ее сохранилась в архиве Московского зоопарка.*

На следующее лето Галина Александровна вместе с другими кружковцами отправилась в кюбзовскую экспедицию в Воронежский заповедник. В КЮБЗ пришел новый руководитель Евгений Васильевич Евстафиев (кружковское прозвище «Силыч»), он-то и организовал совместный выезд в заповедник на большую часть лета. Как уже опытному специалисту по грызунам, Гале Клевезаль доверили учеты мышевидных. В проведении этой работы был заинтересован заповедник. Она же, как и в предыдущее лето, командовала продовольственными и хозяйственными вопросами экспедиции. Но в тот год на продуктивном поприще Галину Александровну



Беломорский стройотряд. Галина Клевезаль вяжет плот. Многие здания ББС были построены из плавника.

ждала неожиданная неудача. Приехали студенты, бывшие кружковцы Эрик Ивантер и Гена Длусский, и потребовали увеличить дневную норму. Продукты быстро закончились, пришлось как-то изворачиваться и докупать, что было нелегко в те годы. Понятно, кого сочли виноватым в неожиданно возникшей продовольственной проблеме ...

Воронежская экспедиция связана с одним важным открытием, но не научным, а чисто кюбзовским, определившим многое в жизни кружка... Как-то на маршруте в лесу Генка (будущий известный мирмиколог Геннадий Михайлович Длусский) спел Гале Клевезаль песню собственного сочинения. Конечно, это стало сразу широко известно и послужило мощным стимулом к дальнейшему всеобщему песенному творчеству. Песни, сложенные тем летом, в КЮБЗе поют до сих пор.

В первой половине 50-х годов КЮБЗ переживал частую смену руководителей, но при этом оставался прочной самовоспроизводящейся системой. Старшие обучали младших, ориентация на знания, их приоритет оставались незыблемыми. За время пребывания Гали Клевезаль в КЮБЗе сменились три руководителя. Но некоторая нестабильность руководства никак не влияла на уровень подготовки выпускников. Лето 1956 г. было посвящено поступлению в Университет. Галина Александровна Клевезаль и Михаил Валентинович Мина поступили на Биолого-почвенный факультет МГУ на основании собеседования, как золотые медалисты. Вместе с ними на тот же курс были приняты еще 4

кюбзовки: Наташа Хмелевская, Маша Черкасова, Эля Извекова и Таня Евгеньева.

После 1-го курса лето выдалось необычным. Г. Клевезаль, М. Мина вместе с еще 20 однокурсниками поехали строить Беломорскую биостанцию МГУ. Они достраивали столовую, закладывали фундамент лабораторного корпуса, месили бетон, строили, строгали, красили... Работа была бесплатной — «за харчи и дорогу». Эта студенческая строительная бригада стала первым «стройотрядом» (тогда еще не было этого слова) на ББС, и традиция бескорыстной действенной помощи студентов биостанции установилась на многие годы (Перцова, 2014). Всех захватила морская романтика, покорила магия Севера. Студенты ходили в тельняшках, распевали «Бригантину». Стоит ли удивляться, что многие из них решили связать свое будущее с морскими исследованиями. Некоторые поступили на кафедру ихтиологии, еще несколько человек — на кафедру зоологии беспозвоночных. А троим — Л.М. Мухаметову, А.Я. Супину и Галине Александровне — в душу запали морские млекопитающие. Так что на кафедру зоологии позвоночных Клевезаль поступала, уже твердо зная, какой у нее будет объект. Специалистов по китообразным и ластоногим на кафедре тогда не было. Но традиция идти навстречу пожеланиям студентов существовала. Кто-то познакомил Галину Александровну с Сергеем Константиновичем Клумовым. Не вдаваясь в детали, можно сказать, что Клумов и Галина Александровна не сошлись характерами. Но тем не менее Сергею Константиновичу принадлежит весьма значительная роль — чтобы чем-то занять нежданно-негаданно появившуюся студентку, он ей предложил: «переводить статью какого-то норвега, с английского». Судя по тексту диплома Г.А. Клевезаль, речь шла о статье Б. Расмуссена «Использование и охрана запасов тюленей в восточной Гренландии» (Rasmussen, 1957). В этой статье были приведены результаты использования метода определения возраста тюленей по слоистой структуре спилов зубов. Благодаря этой работе у Галины Александровны появился интерес к теме, которая стала для нее главной в жизни. Но кроме того, предложенный в ней подход вполне отвечал популярной в те годы идее быть «ближе к практике» — хотелось приносить пользу, заниматься регуляцией промысла. Уже зимой третьего курса Г.А. начала собирать материал для курсовой работы. Идея состояла в том, чтобы освоить методику Расмуссена определения возраста у тюленей. В Зоологическом музее студентке для работы дали зубы нескольких видов ластоногих. К весне были получены первые результаты. Но встал вопрос, где же пройти летнюю курсовую практику.

Евгения Васильевна Карасева набирала студентов в свою экспедицию. На этот раз предстояло комплексное медико-зоологическое обследование Алтая, с мая по август, 4 месяца поля в потрясающих местах: месячный верховой маршрут по долине Чулышмана, на лодках по Телецкому озеру, на машинах по предгорьям Алтая и Казахстану. Для любого начинающего зоолога отказаться от такого предложения было бы трудно. Но Галина Александровна с вызовом объявила Карасевой: «Продаю тело, но не душу», в том смысле, что в экспедицию поеду, но курсовая у меня будет по другой теме, душа моя принадлежит морскому зверю. Евгения Васильевна часто припоминала эти слова и загружала норовистую студентку работой, давала сложные задания. Работа была не из легких, каждый день надо было вдвоем поставить 400 плашек, иногда за несколько километров от лагеря, а к 9 утра только что пойманные зверьки должны быть у врача на столе для микробиологического исследования.

В конце полевого сезона Евгения Васильевна, явно довольная и работой Гали, пообещала: «Ладно, я, так и быть, познакомлю тебя с самым главным специалистом по морским млекопитающим». Так Галина Александровна оказалась в лаборатории С.Е. Клейненберга в ИМЖ им. А.Н. Северцова. Как позднее Сергей Евгеньевич со смехом комментировал, Карасева, представляя ему по телефону студентку, «помешанную на морских млекопитающих», сказала: «Она совсем как я, только молодая». Все, кто помнят Евгению Васильевну, могут оценить удивление Клейненберга, когда перед ним предстала тоненькая Клевезаль. Конечно, Карасева имела в виду не внешнее сходство, а другое — Галина Александровна была азартна и неутомима в работе так же, как и она сама. Наметки курсовой Клейненбергу понравились, и весной 1960 г. курсовая «Методы определения возраста млекопитающих и их применение к ластоногим» была успешно защищена.

На совещании по морским млекопитающим зимой 1959–1960 годов Г. А. познакомилась с Эдуардом Августовичем Тихомировым из Владивостокского ТИНРО, и он пригласил ее на дипломную практику по работе с ластоногими в Охотском море на зверобойной шхуне. Выезжать из Москвы надо было еще в апреле, работа в море продолжалась 4 месяца. Сессию Клевезаль сдала досрочно. А большой практикум досдавала Борису Степановичу Матвееву осенью.

Четыре месяца в Охотском море на борту небольшой шхуны в окружении весьма суровой публики — это не романтика, а тяжелое испытание. Но такой характер был у Галины Александровны, что она сама всегда была готова прийти другому



Выпускница МГУ Г.А. Клевезаль.

на помощь, но и ее окружающие опекали, защищали, не давали в обиду. Г. А. собрала огромный материал — образцы разных костей от 368 особей тюленей четырех видов: крылатки, ларги, акибы и лахтака. По некоторым видам выборка, с точки зрения Клевезаль, была недостаточна, и она дополнила ее еще 65 особями из Зоологического музея и сборов коллег. Дипломная работа «Определение возраста, темпа роста и времени наступления половой зрелости дальневосточных ластоногих по слоистым структурам зубов и скелета» сохранилась в архиве кафедры. Это удивительно зрелая работа, написанная четким, ясным языком, с добротной обработкой и огромным материалом. Ее вполне можно было бы опубликовать и сейчас, если бы она не была опубликована раньше (Тихомиров, Клевезаль, 1964¹).

С осени 1961 г. Галина Александровна была принята на работу в лабораторию С.Е. Клейненберга. Сергей Евгеньевич предоставил новой сотруднице полную свободу. И Галина Александровна целый год пыталась ответить на вопрос: «А пьют ли тюлени?», для этого детально изучала трехмерную

¹ Библиография цитируемых работ Г.А. Клевезаль приведена ниже в «Списке основных научных трудов Г.А. Клевезаль»



Камчатская экспедиция, 1970 г. Галина Александровна и спаниель Бинки

структуру тюленьих почек. Клейненберг спокойно ждал и в процесс работы не вмешивался, а через год, когда Галина Александровна посетовала, что что-то ничего интересного у нее не получается, деликатно посоветовал: «А не вернуться ли Вам, Галя, к старой теме?».

В то время еще превалировала идея — что слоистость костных структур (чешуи, зубов, костей) связана с водным образом жизни: есть у рыб, есть и у морских млекопитающих — тюленей, дельфинов. Предстояло проверить, так ли это. В подмосковных зверосовхозах удалось получить соболя и норку, затем бобра из питомника Воронежского заповедника и нутрию из Гжатска, все звери были известного возраста. По совету С.Е. Клейненберга был расширен круг исследуемых видов. Коллеги-зоологи стали приносить материал по своим объектам. А.Д. Бернштейн предоставил серии черепов большеухой (*Ochotona macrotis*) и красной (*O. rutila*) пищух, в то время двух мало исследованных центрально-азиатских видов (Бернштейн, Клевезаль, 1965). М.Я. Лаврова передала материалы по серой крысе, полевой мыши, обыкновенной и кустарниковой полевкам (Клевезаль, Лаврова, 1966). С.А. Мараков предложил изучить возрастную структуру популяции каланов Командорских островов (Клевезаль, Мараков, 1966). Совместно

с Е.А. Клебановой был проанализирован материал по слоистости периостальной зоны трубчатых костей конечностей большого числа представителей разных отрядов. На основании косвенных данных был сделан вывод, что обнаруженные слои являются годовыми (Клебанова, Клевезаль, 1966). В том же 1966 г. Галина Александровна успешно защитила кандидатскую диссертацию «Возрастные изменения в структуре дентина, цемента и периостальной зоны кости млекопитающих». В ней достаточно четко была очерчена универсальность предлагаемого метода для млекопитающих умеренных широт.

В 1967 г. была опубликована первая монография Галины Александровны «Определение возраста млекопитающих (по слоистым структурам зубов и кости)». С.Е. Клейненберг сомневался, следует ли ему быть соавтором первой книги его ученицы. Он направлял и поддерживал эту работу, именно он первым оценил ее перспективы, да и сама идея издать книгу была его. Однако сомнения, достаточно ли всего этого для соавторства, у Клейненберга были. Галина Александровна уговорила своего учителя самым, по ее словам, «нахальным» способом. Она сказала: «Знаете, Сергей Евгеньевич, я эгоистка, пусть лучше упрекают Вас, чем меня, в том, что я воспользовалась Вашим хорошим отношением и опубликовала книжку под одним своим собственным именем». После этого Клейненберг написал к книге введение и заключение и вопрос был решен.

Книга имела огромный успех, ее сразу дважды перевели на английский. В 1967 г. перевод издал Совет по исследованиям рыболовства Канады (Fisheries Research Board of Canada) и в 1969 г. — Израильская программа научных переводов. Методика стала широко известной, и ее используют у нас в стране и во всем мире. Многие исследователи стали обращаться к Галине Александровне с предложением описать возрастную структуру той и иной популяции по собранным ими материалам. Обычно Г.А. приглашала ходатаев в Москву и обучала своей методике. Лаборатория постнатального онтогенеза превратилась в своеобразный центр по обучению зоологов определению возраста млекопитающих. К началу 80-х годов методика получила широкое распространение, и возникла проблема, как добиться того, чтобы специалисты в разных концах страны работали по единому плану и получали сравнимые результаты. В июне 1984 г. на базе Института биологии развития Галина Александровна организовала всесоюзную конференцию «Регистрирующие структуры и определение возраста млекопитающих (Унификация методов определения возраста, оценка динамики численности млекопитающих)». На конференцию съехались специалисты, использовавшие методику Клевезаль, со всего Союза. Галиной Александровной было организовано взаимное

обучение: как считать линии склеивания так, чтобы получались сопоставимые данные.

В 1962 г. Галина Александровна вышла замуж за однокурсника и друга по КЮБЗу и беломорскому стройотряду ихтиолога Михаила Валентиновича Мину. В студенческие годы Михаил Валентинович занимался экологией, фаунистикой и систематикой рыб. Распределившись в 1961 г. во ВНИРО, М.В. Мина включился в практическую деятельность по обоснованию объемов общих допустимых уловов. Необходимой частью отчетов по исследовательским рейсам кораблей института была оценка возрастного состава уловов, в частности, трески по отолитам. Его заинтересовали причины различий в структуре слоистости отолитов из разных районов при разных условиях обитания трески. С этого времени научные интересы Г.А. Клевезаль и М.В. Мины окончательно переплелись. В 1967 г. Михаил Валентинович, закончив аспирантуру родной кафедры, защитил кандидатскую диссертацию: «Отолит как регистрирующая структура. Опыт исследования зависимости между характером строения отолита (sagitta) трески и особенностями экологии популяции». Это первое использование термина «регистрирующая структура», позднее вошедшего в мировую литературу.

В 1970 г. Мина и Клевезаль опубликовали небольшую научно-популярную брошюру в издательстве общества «Знание» «Автобиографии животных». В 1973 г. по инициативе А.В. Яблокова Галина Александровна, Михаил Валентинович и их друзья Б.Я. и М.Н. Виленкины подготовили обзоры для серии ВИНТИ «Итоги науки и техники», Зоология позвоночных, том 4: «Рост беспозвоночных» (Б.Я. Виленкин и М.Н. Виленкина), «Рост рыб» (М.В. Мина) и «Рост наземных позвоночных» (Г.А. Клевезаль). Обзоры стали очередной ступенькой, ведущей к совместной монографии.

Книгу писали вдвоем, но с соавторством возникли неожиданные проблемы. Вот рассказ Михаила Валентиновича: «Я и говорю: «Галя, книгу мы писали вместе, так что все ясно, по алфавиту — сначала ты, потом я. *Галя* — «Нет, Миша, твои главы теоретические, ты должен быть первым.» *Я* — «Ну, почему? Наш вклад равный — значит по алфавиту». И тут Галя берет рукопись, выставила ее за окно и говорит: «Так! Соглашайся, что ты первый, иначе сейчас отпущу!» А я же знаю, она же отпустит. Это же Тигра!! Где потом бегать собирать? Пришлось согласиться!». Так в 1976 г. была опубликована вторая монография в соавторстве: «М.В. Мина, Г.А. Клевезаль. Рост животных. Анализ на уровне организма». Даже сейчас Михаил Валентинович недоумевает: «по этому поводу у нас был скандал, единственный за 60 лет совместной жизни» (письмо М.В. Мины автору). Я понимаю Михаила Валентиновича — задумана книга была вдвоем, обсуждали вдвоем, писали вдвоем — почему же он

должен быть обязательно первым автором? И в чем причина такого яростного сопротивления Г. А.? Но если открыть книгу, то с первой же страницы становится ясно, что и идейно, и методологически это книга в первую очередь именно Мины. Для Галины Александровны была просто невыносима ситуация, в которой она оказывается первым автором книги, которую не чувствовала полностью своей. Столь остро было ее чувство справедливости! Не удивительно, что именно с ней советовался А.В. Яблоков по разнообразным, в том числе и весьма деликатным вопросам внутренней жизни института.

Галина Александровна первой в СССР начала использовать тетрациклиновое мечение. При попадании в организм антибиотики тетрациклинового ряда включаются в растущие участки костной ткани, и впоследствии их можно обнаружить по свечению в ультрафиолетовом свете. В США этот метод был известен, по крайней мере, с середины 1960-х годов (Linhart, Kennelly, 1967), но у нас в отечестве до Клевезаль он никем не применялся (Клевезаль, Мина, 1980).

Еще одна тема исследований Галины Александровны в ее практике появилась неожиданно, и связана она как ни странно с болезнью. В конце 1980-х годов Галина Александровна попала с хроническим заболеванием крови в Гематологический центр АМН. Ее лечащим врачом была Марина Давыдовна Бриллиант, человек энергичный и с широкими научными интересами. Как всякий опытный врач, Марина Давыдовна хорошо умела при неприятных процедурах (в том числе при спинномозговой пункции) «заговаривать больным зубы». И вот, узнав, какие у новой пациентки научные интересы, Марина Давыдовна упомянула, что недавно прочла интересную японскую статью о методе определения накопленной дозы радиации по эмали зубов. Можно с уверенностью утверждать, что М.Д. Бриллиант не могла предположить, сколь неожиданные последствия будут у этого мимолетного разговора. Сначала Галина Александровна отнеслась к этому рассказу скептически, но научное любопытство взяло верх и, вернувшись домой, она разыскала работу японского физика Икея Миодзи с соавторами (Ikeya et al., 1984), о которой шла речь. И все же механизм, описанный в статье, вызывал вопросы. Ведь для биолога казалось естественным, что только растущие ткани могут быть регистрирующими структурами. Оказалось, что механизм фиксации накопленной дозы радиации эмалью зубов не биологический, а физико-химический. В этом Галине Александровне помогли разобраться физики. Приведу объяснение из статьи Г. А.: «В основе метода лежит способность минералов сохранять свободные электроны, возникающие при действии радиации. Облучение зубной эмали, состоящей на 96% из гидроксиапатита, ионизирующим излучением приводит

к появлению свободных электронов. Они захватываются в дефектах кристаллической решетки эмали с образованием свободных радикалов карбоната. Благодаря эффекту электронного парамагнитного резонанса (ЭПР) эти свободные радикалы могут регистрироваться ЭПР-спектрометром.” (Клевезаль, Сереженков, 1996, с. 585). Развитие этой темы требовало от Галины Александровны существенной переориентации, но перспектива быть полезной врачам была важнее. Удалось организовать сбор образцов из Чернобыльской зоны, найти физиков, готовых помочь с анализами, провести работу по сопоставлению разных методик. Впервые Галина Александровна работала в большой междисциплинарной научной группе, которую сама же организовала. По этой теме у Галины Александровны опубликована большая серия работ. В дальнейшем ей удалось сделать несколько исследований по наколенным дозам радиации и у диких млекопитающих — новоземельских северных оленей и белых медведей.

В статье 1981 г. «О формировании суточных слоев в дентине резцов грызунов» Галина Александровна впервые показала, что у некоторых зимоспящих грызунов в непрерывно растущем резце формируется так называемая «зона спячки». Эта зона, хорошо заметная на срезе зуба, состоит из широких темных и светлых полос; образование зоны связано с нарушениями в циркадном ритме отложений дентина при снижении уровня обмена во время спячки (Клевезаль, 1981). Открытие этой структуры принадлежит Клевезаль. Если известен день гибели зверька, то на протяжении нескольких месяцев после его пробуждения из спячки (до тех пор, пока не сточилась зона спячки в непрерывно растущем резце) можно определить с точностью до дня дату пробуждения и выхода на поверхность из зимовочной норы данной конкретной особи. Использование этого метода дает возможность сбора детальных сведений об экологии зимоспящих грызунов. Изучением разных аспектов «зоны спячки» Галина Александровна занималась все последние годы. А работала она непрерывно, фактически до последних дней жизни.

Мой отец, Александр Николаевич Формозов, говорил, что природа — лучший лекарь от любых невзгод. Галина Александровна безусловно страстно любила природу, как и все ее поколение натуралистов. Но мне кажется, что главным «лекарем» в ее жизни была *работа*. Работоспособность Галины Александровны была феноменальной. Некоторые коллеги даже использовали термин «оклевезалиться», что значило работать, не поднимая головы. Тяжелые удары судьбы Галина Александровна залечивала непрерывной истовой работой изо дня в день при огромной всепоглощающей преданности делу. Когда ее отпустили домой из ковидного отделения 64-й больницы,

на рабочем столе ее ждала большая коллекция резцов крапчатых сусликов и почти законченная статья.

Друг по КЮБЗу Эрнест Викторович Ивантер в некрологе Галины Александровны написал, что у Клевезаль не было врагов, что «все знавшие ее искренне и глубоко ее любили» (Ивантер, 2021 с. 1440). Это верно, но не совсем... Галина Александровна подходила к людям с очень строгой меркой, и многим это не могло понравиться. Как-то она сделала близкому коллеге замечание, что негоже вставлять на титульный лист диссертации имя умершего руководителя, так как он (руководитель) не может прочесть текст и не может за него отвечать. Отношения с коллегой были испорчены надолго, если не навсегда. Честно говоря, и мне это кажется перебором... а как же дань уважения ушедшему учителю? Но в том-то дело, что и к себе Галина Александровна относилась с той же строгой меркой. Вернувшись из больницы домой, она сказала Михаилу Валентиновичу, что статья в ее компьютере, в общем-то, готова и, с ее точки зрения, могла бы быть опубликована, но, если соавторы захотят изменить хоть слово, а это их право, — она просит удалить ее имя из числа авторов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Я благодарен за помощь в подготовке этого текста Михаилу Валентиновичу Мине, Элле Моисеевне Смириной, сотруднице кафедры зоологии позвоночных А.Б. Поповкиной, С.В. Попову, А.Д. Бернштейну, заведующей архивным отделом Московского зоопарка И.Л. Костиной, сотрудницам Гематологического Центра АН Н.И. Дризе и Е.М. Домрачевой и научному редактору этой статьи А.Б. Цетлину. Я особо признателен Илье Николаевичу Мухину за то, что он щедро делился со мной своими знаниями и не изданными рукописями по истории рода Орлиных и Дмитрию Зубареву за предоставленные фотографии. Большое спасибо Э.В. Ивантеру за ценное замечание.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ивантер Э.В., 2021. Памяти Галины Александровны Клевезаль // Зоологический журнал. Т. 100. Вып. 12. С. 1439–1440..
- Коренберг Э.И., 2001. Воспоминания. Евгения Васильевна Карасева // Московские териологи. М.: Товарищество научных изданий КМК С. 217–227.
- Мина М.В., 1967. Отолит как регистрирующая структура. (Опыт исследования зависимости между характером строения отолита (sagitta) трески и особенностями экологии популяции). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ. 13 с.
- Перцова Н.М., 2014. На берегу Великой Салмы. История Беломорской биостанции МГУ с 1951 г. М.: Изд-во «Водолей» 208 с.

- Яблоков А.В., 2018. «Я счастливый человек». Неоконченное интервью Екатерины Чистяковой с А.В. Яблоковым, январь 2014 года // Яблоков Сад. Воспоминания, размышления, прогнозы. М.: ВегаПринт. 710 с.
- Ikeya M., Miyajima L., Okajima S., 1984. ESR dosimetry for atomic bomb survivors using shell buttons and tooth enamel // Japan. J. Appl. Phys. V. 23. P. 697–699.
- Linhart S.B., Kennelly J.J., 1967. Fluorescent bone labelling of coyotes with dimethylchlortetracycline // Journal of Wildlife Management. V. 31. P. 317–321.
- Rasmussen B.R., 1957. Exploitation and protection of the east Greenland seal herd // Norsk. Hvalfangst – Tid. 46: 45–59.

СПИСОК ОСНОВНЫХ НАУЧНЫХ ТРУДОВ Г. А. КЛЕВЕЗАЛЬ

(в хронологическом порядке)

Монографии и отдельные издания

- Клевезаль Г.А. Клейненберг С.Е., 1967. Определение возраста млекопитающих? (по слоистым структурам зубов и кости) М.: Наука. 144 с. [Klevezal G.A. Age determination of mammals from annual layers in teeth and bones. M.: Nauka. Translated 1969 from Russian by Israel Progr. Sci. Transl. Jerusalem). Age determination of mammals by layered structure of teeth and bone. Fisheries Research Board of Canada 1967].
- Мина М.В., Клевезаль Г.А., 1970. Автобиографии животных. М.: Изд-во «Знание». 32 с.
- Мина М.В., Клевезаль Г.А., 1976. Рост животных. Анализ на уровне организма. М.: Наука. 291 с.
- Клевезаль Г.А., 1988. Регистрирующие структуры млекопитающих в зоологических исследованиях М.: Наука. 285 с. (1-st ed. 1995 Imprint Routledge ISBN9780203741146, 2-nd ed. Rotterdam/Brookfield, A.A. Balkema, 274 p. 2-d ed., Recording structures of mammals: determination of age and reconstruction of life history. Transl. Mina M.V., Oreshkin A.V., 1996. ISBN: 9780203741146
- Клевезаль Г.А., 2007. Принципы и методы определения возраста млекопитающих. М.: Товарищество научных изданий КМК. 284 с.
- Романов Ю.А., Чепурнов С.А., Клевезаль Г.А. и др., 1980. Биологические ритмы // Проблемы космической биологии. Т. 41. М.: Наука. 319 с.

Основные статьи и другие публикации

- Клевезаль Г.А., 1961. Определение возраста ластоногих по структуре зубов // 3-я Всесоюзная научная конференция молодых ученых-биологов. Тезисы докладов. МГУ.
- Клейненберг С.Е., Клевезаль Г.А., 1962. К методике определения возраста зубатых китообразных // Доклады АН СССР. Т. 145. Вып. 2. С. 460–462.
- Клевезаль Г.А., 1963. О причинах слоистости дентина зубов морских млекопитающих // Второе Всесоюзное совещание по изучению морских млекопитающих. Тезисы докладов. Л.: Изд-во АН СССР.
- Клевезаль Г.А., 1964. Определение темпа роста и времени наступления половой зрелости ластоногих // Определение возраста промысловых ластоногих и рациональное использование морских млекопитающих. Ред. С.Е. Клейненберг. М.: Наука. С. 21–42.
- Клевезаль Г.А., Клейненберг С.Е., 1964. Методика точного определения возраста в связи с изучением структуры популяций млекопитающих // Современные проблемы изучения динамики численности популяций животных. Материалы совещания. ИМЖ АН СССР.
- Тихомиров Э.А., Клевезаль Г.А., 1964. Методы определения возраста некоторых ластоногих // Определение возраста промысловых ластоногих и рациональное использование морских млекопитающих. М.: Наука. С. 5–20.
- Яблоков А.В., Клевезаль Г.А., 1964. Вибриссы китообразных и ластоногих, их распределение, строение и значение // Морфологические особенности водных млекопитающих. М.
- Клевезаль Г.А., 1965. Рост периостальной зоны кости и определение возраста млекопитающих // Журнал общей биологии. Т. 26. Вып. 2. С. 212–218.
- Бернштейн А.Д., Клевезаль Г.А., 1965. Определение возраста красной и большеухой пищухи // Зоологический журнал. Т. 4. Вып. 5. С. 787–789.
- Клебанова Е.А., Клевезаль Г.А., 1966. Слоистость периостальной зоны трубчатых костей конечностей как критерий для определения возраста млекопитающих // Зоологический журнал. Т. 45. Вып. 3. С. 406–413.
- Клевезаль Г.А., 1966. Возрастные изменения в структуре дентина, цемента и периостальной зоны кости. Дис. ... канд. биол. наук. М.
- Клевезаль Г.А., Лаврова М.Я., 1966. Определение возраста мышевидных грызунов по структуре кости // Бюллетень Московского общества испытателей природы, отд. биол. Т. 71. Вып. 1. С. 18–25.
- Клевезаль Г.А., Мараков С.В., 1966. О возрасте калана // Сб. Научно-технической информации ВНИИЖП. Т. 16.
- Клейненберг С.Е., Клевезаль Г.А., 1966. К определению возраста млекопитающих по структуре цемента зубов // Зоологический журнал. Т. 45. Вып. 5. С. 717–724.
- Клевезаль Г.А., 1970. О ретроспективной оценке индивидуальных особенностей роста млекопитающих по слоистым структурам дентина и кости // Онтогенез. Т. 1. Вып. 4. С. 262–272.
- Клевезаль Г.А., Поваляшина Т.П., 1970. Годовые слои в кости и в зубах краснохвостых песчанок в природе и в лаборатории // Зоологический журнал. Т. 49. Вып. 1. С. 145–147.

- Мина М.В., Клевезаль Г.А., 1970. Принципы исследования регистрирующих структур // Успехи современной биологии. Т. 70. Вып. 3 (6). С. 341–352.
- Клевезаль Г.А., Митчелл Э., 1971. О годовых слоях в кости усатых китов // Зоологический журнал. Т. 50. Вып. 7. С. 1114–1117.
- Клевезаль Г.А., Тормосов Д.Д., 1971. О выделении локальных группировок кашалотов по характеру слоев в дентине зубов // Труды АтлантНИРО. Калининград. Вып. 39. С. 35–43.
- Клевезаль Г.А., 1972. О связи скорости роста животного и образования годовых слоев в кости млекопитающих // Журнал общей биологии. Т. 33. Вып. 2. С. 166–175.
- Клевезаль Г.А., 1972. Возраст и рост // Яблоков А.В., Белькович В.М., Борисов В.И. Киты и дельфины. М.: Наука. С. 361–379.
- Клевезаль Г.А., Каллер Салас А.В., Кирпичев С.П., 1972. Об определении возраста птиц по слоям в перистальной кости // Зоологический журнал. Т. 51. Вып. 11. С. 1726–1730.
- Клевезаль Г.А., 1973. Об ограничениях и новых возможностях использования слоев в тканях зуба и кости для определения возраста млекопитающих // Зоологический журнал. Т. 52. Вып. 5. С. 757–765.
- Клевезаль Г.А., 1973. Рост наземных позвоночных // Рост животных. Зоология позвоночных. ВИНТИ. Итоги науки и техники. С. 116–185.
- Клевезаль Г.А., Мина М.В., 1973. Факторы, определяющие характер годовых слоев в зубах и кости млекопитающих // Журнал общей биологии. Т. 34. Вып. 4. С. 594–605.
- Клевезаль Г.А., 1975. О сезонных ритмах зимоспящих млекопитающих // Зоологический журнал. Т. 34. Вып. 1. С. 95–102.
- Клевезаль Г.А., 1978. Возрастные особенности сезонного ритма роста скелета длиннохвостого суслика (*Citellus undulatus*) // Зоологический журнал. Т. 57. Вып. 6. С. 917–922.
- Klevezal G.A., Fedyk A., 1978. Adhesion lines as indicator of age in voles // Acta Theriologica. V. 23. P. 413–422.
- Klevezal G.A., Gębczyński M., 1978. Diurnal rhythm of the skeleton growth of some rodent species // Acta Theriologica. V. 23. P. 527–539.
- Клевезаль Г.А., Мина М.В., 1980. Методика группового мечения грызунов с помощью тетрациклина и возможности ее использования в экологических исследованиях // Зоологический журнал. Т. 59. Вып. 6. С. 936–941.
- Клевезаль Г.А., Мина М.В., 1980. Ритмы роста и развития животных // Биологические ритмы. Проблемы космической биологии. М.: Наука Т. 41. С. 139–166.
- Klevezal G.A., 1980. Layers in the hard tissues of mammals as a record of growth rhythms of individuals // Report of the International Whaling Commission (Special Issue 3). P. 89–94.
- Клевезаль Г.А., 1981. О формировании суточных слоев в дентине резцов грызунов // Онтогенез. Т. 12. Вып. 5. С. 443–452.
- Клевезаль Г.А., Груе М., Мина М.В., 1981. Способ оценки пригодности регистрирующих структур для подсчета слоев при определении возраста животных // Зоологический журнал. Т. 60. Вып. 12. С. 1869–1877.
- Клевезаль Г.А., Суховская Л.И., 1983. О причинах различий в оптической плотности слоев дентина морских млекопитающих // Зоологический журнал. Т. 62. Вып. 9. С. 1407–1416.
- Клевезаль Г.А., 1984. Метод изучения запаса корма и потребления запасов у грызунов в природе // Зоологический журнал. Т. 63. Вып. 2. С. 276–283.
- Клевезаль Г.А., Мина М.В., 1984. Выявление грызунов резидентов и иммигрантов посредством группового мечения тетрациклином // Грызуны: Материалы VI Всесоюзного совещания, Ленинград. Л.: Наука. С. 582–584.
- Klevezal G.A., Mina M.V., 1984. Tetracycline labelling as a method of a field studies of individual growth and population structure in rodents // Lynx, n.s. V. 22. P. 67–78.
- Klevezal G.A., Myrick A.C. Jr., 1984. Marks in Tooth Dentine of Female Dolphins (Genus *Stenella*) as Indicators of Parturition // Journal of Mammalogy. V. 65. № 1. P. 103–110.
- Klevezal G.A., Pucek M., Malafeeva E.A., 1984. Body and skeleton growth in laboratory field voles of different seasonal generations // Acta Theriologica. V. 29. № 1. P. 3–16.
- Klevezal G.A., Pucek M., Malafeeva E.A., 1985. Differentiation of seasonal generations of field voles on bones adhesion lines // Acta Theriologica. V. 30. P. 349–358.
- Клевезаль Г.А., Суховская Л.И., Блохин С.А., 1986. Определение возраста усатых китов по годовым слоям в кости // Зоологический журнал. Т. 65. Вып. 11. С. 1722–1730.
- Смирин Э.М., Клевезаль Г.А., Бергер Л., 1986. Экспериментальное исследование формирования годового слоя в костях амфибий // Зоологический журнал. Т. 65. Вып. 10. С. 1526–1534.
- Клевезаль Г.А., Суховская Л.И., Виленкин А.Я., 1987. О структуре “меток размножения” в дентине Odontoceti // Зоологический журнал. Т. 66. Вып. 12. С. 1886–1891.
- Klevezal G.A., Pucek M., 1987. Growth layers in tooth cement and dentin of European bison and its hybrids with domestic cattle // Acta Theriologica. V. 32. № 9. P. 115–129.
- Бриллиант М.Д., Клевезаль Г.А., Мордвинцев П.И., Хангулов С.В., Суховская Л.И., Сереженков В.А., Воеводская Н.В., Ванин А.Ф., Домрачева Е.В., Шкловский-Корди Н.Е., Воробьева А.И., 1990. Определение накопленной дозы гамма — излучения по эмали зубов // Гематология и трансфузиология. Т. 35. Вып. 12. С. 11–16.

- Klevezal G.A., Mina M.V., 1990. Daily layers and hibernation marks in incisor dentin of *Sicista pseudonapaea* and some biological remarks // *Acta Theriologica*. V. 35. № 3–4.
- Klevezal G.A., Pucek M., Sukhovskaya L.I., 1990. Incisor growth in voles // *Acta Theriologica*. V. 35. P. 331–344.
- Клевезаль Г.А., Суховская Л.И., Киселева Е.Г., 1991. О чувствительности дентина и цемента как регистрирующих структур (на примере исследования молочных и постоянных зубов зубра *Bison bonasus*) // Зоологический журнал. Т. 70. Вып. 2. С. 119–126.
- Клевезаль Г.А., Юдин В.Г., Суховская А.И., 1991. Рост клыков и формирование слоев дентина у хищных // Зоологический журнал. Т. 70. Вып. 2. С. 110–119.
- Рязанов Д.А., Клевезаль Г.А., 1991. Развитие верхних клыков калана *Enchydra lutris* и некоторые замечания относительно определения возраста особей // Зоологический журнал. Т. 70. Вып. 1. С. 121–128.
- Serezhnikov V.A., Domracheva E.V., Klevezal G.A., Kulikov S.M., Kuznetsov S.A., Mordvintsev P.I., Sukhovskaya L.I., Vanin A.F., Voevodskaya N.V., Vorobiev A.I., 1992. Radiation dosimetry for residents of the Chernobyl region: a comparison of cytogenetic and electron spin resonance methods // *Radiation protection dosimetry*. V. 42. № 1. P. 33–36.
- Клевезаль Г.А., Пуцек З., Суховская Л.И., Ивантер Э.В., 1993. Дентин резцов мышовки *Sicista betulina* (Zapodidae, Rodentia) как регистрирующая структура // Зоологический журнал. Т. 72. Вып. 9. С. 149–159.
- Мороз И.А., Сереженков В.А., Клевезаль Г.А., Бурбаев Д.Ш., Ванин А.Ф., 1994. Новые возможности в оценке поглощения радиационной дозы методом электронного парамагнитного резонанса // Биофизика. Т. 39. Вып. 6. С. 1075–1081.
- Клевезаль Г.А., Сереженков В.А., Калякин В.Н., 1995. Дозы радиации, полученные северными оленями Новой Земли, по данным ЭПР – анализа эмали зубов // Информационный бюллетень Международного Чернобыльского фонда безопасности. Радиация и общество. Вып. 1. С. 123–127.
- Klevezal G.A., Serezhnikov V.A., Kalyakin V.N., 1995. Radiation dose accumulated by reindeer from Novaya Zemlya // *Applied Radiation and Isotopes*. V. 46. P. 1077–1080.
- Клевезаль Г.А., Суховская Л.И., 1995. Дентин резцов грызунов как регистрирующая структура // Зоологический журнал. Т. 74. Вып. 4. С. 124–131.
- Клевезаль Г.А., Сереженков В.А., 1996. Перспективы использования крупных млекопитающих в радиоэкологических исследованиях: эмаль зубов как биодозиметр // Зоологический журнал. Т. 75. Вып. 4. С. 585–592.
- Клевезаль Г.А., Соколов А.А., 1997. Оценка выживаемости поздно рожденных или отставших в развитии северных оленей (*Rangifer tarandus*) по результатам анализа регистрирующих структур // Зоологический журнал. Т. 76. Вып. 7. С. 865–871.
- Клевезаль Г.А., Бахур А.Е., Соколов А.А., Крушинская Н.Л., 1997. Естественные и техногенные радионуклиды в костной ткани северных оленей Таймыра // Экология. Вып. 4. С. 317–320.
- Клевезаль Г.А., Сереженков В.А., Бахур А.Е., Крушинская Н.Л., Трунова Ю.Е., Соколов А.А., 1997. Динамика радиационной нагрузки на северных оленей Новой Земли // Радиационная биология. Радиоэкология. Т. 37. Вып. 1. С. 98–104.
- Крушинская Н.Л., Клевезаль Г.А., Соколов А.А., Груздев А.Р., Проняев А.В., 1997. Определение пола северных оленей (*Rangifer tarandus*) по промерам нижней челюсти // Зоологический журнал. Т. 76. Вып. 3. С. 379–381.
- Клевезаль Г.А., Соколов А.А., 1998. О возможности определения возраста полового созревания северных оленей (*Rangifer tarandus*) по регистрирующим структурам // Зоологический журнал. Т. 77. Вып. 8. С. 971–975.
- Клевезаль Г.А., Соколов А.А., 1999. Ретроспективная оценка состояния популяции новоземельских северных оленей (*Rangifer tarandus*) в период проведения ядерных испытаний // Зоологический журнал. Т. 78. Вып. 1. С. 102–110.
- Домрачева Е.В., Сержеников В.А., Клевезаль Г.А., Мещерякова Л.М., Осечинский И.В., Прошин А.Д., Воробьев А.И., 1999. Сопряженный анализ характеристик доз облучения, полученных в разные сроки после аварии на ЧАЭС методом хромосомного анализа и ЭПР-спектрометрии эмали зуба // Проблемы гематологии и трансфузиологии. Вып. 1. С. 13–16.
- Трунова Ю.Е., Клевезаль Г.А., 1999. Межвидовые различия в регистрации зимней спячки дентином резцов грызунов // Зоологический журнал. Т. 78. Вып. 12. С. 1455–1464.
- Trunova Y.E., Lobkov V.A., Klevezal G.A., 1999. The record of the reproductive cycle in the incisor dentine of spotted souslik *Spermophilus suslicus* // *Acta Theriologica*. V. 44. P. 161–171.
- Кириллова И.В., Гольева А.А., Клевезаль Г.А., Михайлов К.Е., Трунова Ю.Е., Шишина Н.И., 2000. Комплексный метод определения сезона совершения погребений эпохи бронзы Калмыкии // Проблемы изучения сезонного экономического цикла населения Северо-Западного Прикаспия в бронзовом веке / Труды Государственного Исторического Музея. Вып. 120. С. 30–41.
- Клевезаль Г.А., 2001. Использование регистрирующих структур для оценки событий жизни и состояния в момент гибели мышей рода *Apodemus* // Зоологический журнал. Т. 80. Вып. 5. С. 599–606.
- Клевезаль Г.А., 2001. Ретроспективная оценка истории жизни особей при исследовании популяций млекопитающих // Онтогенез. Т. 32. Вып. 6. С. 477–480.

- Клевезаль Г.А., Бахур А.Е., Соколов А.А., Сереженков В.А., Крушинская Н.Л., 2001. Ретроспективная оценка радиационной нагрузки и ее влияния на некоторые биологические параметры северного оленя, *Rangifer tarandus*, острова Врангель // Экология. Вып. 2. С. 125–131.
- Klevezal G.A., Shishlina N.I., 2001. Assessment of the season of death of ancient human from cementum annual layers // Journal of Archaeological Sciences. V. 28. P. 481–486.
- Klevezal G.A., 2002. Reconstruction of individual life histories of rodents from their teeth and bone // Acta Theriologica. V. 47. Suppl. 1. P. 127–138.
- Клевезаль Г.А., Соколов А.А., 2004. Возрастные и межпопуляционные особенности скорости стачивания щечных зубов северных оленей, *Rangifer tarandus* // Зоологический журнал. Т. 83. Вып. 6. С. 745–756.
- Клевезаль Г.А., Мина М.В., Крушинская Н.Л., 2005. Использование методов многомерного статистического анализа при определении возраста млекопитающих (на примере лесной мышовки, *Sicista betulina*, и лесной куницы, *Martes martes*) // Зоологический журнал. Т. 84. Вып. 11. С. 1389–1401.
- Клевезаль Г.А., Шишлина Н.И., Пахомов М.М., Хохлов А.А., 2006. Идентификация сезона смерти человека по слоям в цементе зубов (эпоха бронзы) // Российская археология. Вып. 2. С. 15–23.
- Klevezal G.A., Kirillova I.V., Shishlina N.I., Sokolov A.A., Trunova (Selkova) Yu.E., 2006. Growth layers in tooth dentin and cementum: problems and perspectives of their use in the study of fossil and subfossil mammal remains including humans // Archaeobiologiae Documenta. V. 4. P. 113–123.
- Klevezal G.A., Kirillova I.V., Shishlina N.I., Sokolov A.A., Trunova (Selkova) Yu.E., 2006. Growth layers in tooth dentin and cementum: problems and perspectives of their use in the study of fossil and subfossil mammal remains including humans. In: Grupe G., Peters J. (eds). Microscopic examinations of bioarchaeological remains. Verlag Marie Leidorf, Rahden/Westf.
- Клевезаль Г.А., Пуцек З., 2007. Что дает исследование нижних челюстей мышей рода *Apodemus*, найденных в погадках хищных птиц // Зоологический журнал. Т. 86. Вып. 12. С. 1513–1516.
- Клевезаль Г.А., Лобков В.А., 2008. Суточные приросты и “зона спячки” на поверхности резцов суслика рода *Spermophilus* // Зоологический журнал. Т. 87. Вып. 12. С. 1495–1503.
- Клевезаль Г.А., 2010. Динамика роста резцов и суточные приросты на их поверхности у трех видов мелких грызунов // Зоологический журнал. Т. 89. Вып. 3. С. 360–370.
- Клевезаль Г.А., Потапова Е.Г., 2010. Непропорциональный рост верхнего и нижнего резцов у длиннохвостого суслика // Онтогенез. Т. 41. Вып. 3. С. 204–212.
- Klevezal G.A., Ushakova M.V., Surov A.V., 2010. Increments on the surface of incisors in *Phodopus* species as a record of their growth rhythms // 12-th Int. Conference Rodents et spatium on rodents biology. July 19–23, Zonguldak, Turkiye. Abstracts. P. 111.
- Клевезаль Г.А., Щепоткин Д.В., 2012. Скорость роста резцов грызунов и запись полного годового цикла в резцах серого сурка (*Marmota baibacina centralis*) // Зоологический журнал. Т. 91. Вып. 1. С. 111–118.
- Клевезаль Г.А., Ушакова М.В., Чунков М.М., Феоктистова Н.Ю., Суров А.В., 2012. Запись зимней спячки на поверхности резцов хомяка Радде (*Mesocricetus raddei*) // Зоологический журнал. Т. 91. Вып. 6. С. 714–720.
- Клевезаль Г.А., Ануфриев А.И., 2013. О росте резцов сусликов (род *Spermophilus*) в период зимней спячки // Зоологический журнал. Т. 92. Вып. 4. С. 481–489.
- Клевезаль Г.А., Ануфриев А.И., 2013. Изменчивость приростов и «Зоны спячки» на поверхности резцов сурков (род *Marmota*) // Зоологический журнал. Т. 92. Вып. 11. С. 1333–1348.
- Клевезаль Г.А., Феоктистова Н.Ю., Щепоткин Д.В., Суров А.В., 2015. Особенности записи зимней спячки на поверхности резцов хомячков рода *Allocricetulus* // Зоологический журнал. Т. 94. Вып. 2. С. 259–272.
- Клевезаль Г.А., Смирнова Э.М., 2016. Регистрирующие структуры наземных позвоночных. Краткая история и современное состояние исследований // Зоологический журнал. Т. 95. Вып. 8. С. 872–896.
- Клевезаль Г.А., Чунков М.М., Омаров К.З., Щепоткин Д.В., 2018. Запись зимней спячки на поверхности резцов хомяка Радде *Mesocricetus raddei* из Дагестана // Зоологический журнал. Т. 97. Вып. 5. С. 259–272.
- Клевезаль Г.А., Лобков В.А., Щепоткин Д.В., 2021. Запись зимней спячки на поверхности резцов грызунов: внутривидовая изменчивость и межвидовые различия // Зоологический журнал. Т. 100. Вып. 5. С. 524–539.

Н. А. Формозов
e-mail: formozov@list.ru

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ИНДИВИДУАЛЬНОГО ВОЗРАСТА И ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИХ СТАДИЙ ИСКОПАЕМЫХ ТЕТРАПОД ПАЛЕОГИСТОЛОГИЧЕСКИМИ МЕТОДАМИ

© 2024 г. П. П. Скучас*, В. В. Колчанов**

Санкт-Петербургский государственный университет, Университетская наб.,
д. 7/9, Санкт-Петербург, 199034 Россия

*e-mail: skutchas@mail.ru, p.skutschas@spbu.ru

**e-mail: veniamin.kolchanov@mail.ru

Поступила в редакцию 16.03.2024 г.

После доработки 21.05.2024 г.

Принята к публикации 24.07.2024 г.

Определение индивидуального возраста и онтогенетической стадии (ювенильная, субadultная, взрослая) ископаемых позвоночных важно для первичного определения таксономической принадлежности, а также для дальнейших эволюционных, палеобиологических и палеоэкологических интерпретаций. Определение индивидуального возраста и онтогенетической стадии (= относительного возраста) осуществляется разными методами, в том числе и при помощи палеогистологического анализа. Изучение тонких срезов костей тетрапод позволяет предположить, сколько лет прожило животное (скелетохронологический метод) и определить онтогенетическую стадию. Для этого используют совокупность возрастных гистологических маркеров: изменение типа костного матрикса и васкуляризации, изменение расстояния между ростовыми метками, наличие внешней фундаментальной системы (EFS; external fundamental system), наличие внутреннего (эндостелиального) и внешнего (периостелиального) круговых слоев (OCL, outer circumferential layer; ICL, inner circumferential layer), проявления вторичного ремоделинга (secondary remodeling) – Гаверсово замещение и формирование трабекул. В зависимости от филогенетического положения и биологических особенностей изучаемой группы тетрапод набор возрастных «гистологических маркеров» может быть различным.

Ключевые слова: тетраподы, костная ткань, палеогистология, скелетохронология, онтогенетические маркеры

DOI: 10.31857/S0044513424060014, **EDN:** ujhedt

Определение индивидуального возраста и онтогенетической стадии (ювенильная, субadultная, взрослая) ископаемых тетрапод важно для первичного определения таксономической принадлежности, а также для дальнейших эволюционных и палеобиологических интерпретаций (Griffin et al., 2021).

Индивидуальный возраст тетрапод определяется при помощи скелетохронологии (Клевезаль, Смирин, 2016). Скелетохронология – определение индивидуального возраста прямым подсчетом присутствующих в костной ткани годовых ростовых меток. Скелетохронологический анализ используется для определения возраста как современных, так и ископаемых позвоночных. Скелетохронологический анализ не только позволяет определить продолжительность жизни, но и является основой

для последующих популяционных исследований (Castanet et al., 1993; Woodward et al., 2013; Клевезаль, Смирин, 2016; de Buffrénil et al., 2021).

Основными подходами к определению онтогенетической стадии (= относительного возраста) ископаемых тетрапод являются морфологический и гистологический методы. Морфологический метод предусматривает анализ анатомических особенностей строения скелета (например, для черепа – степень слияния швов, степень оксификации, наличие и степень развития скульптуры, наличие и выраженность выступов/рогов, размеры и пропорции орбит, удлинение морды (черепашные пропорции); для посткраниального скелета – степень слияния костей, слияние невральных дуг и тел позвонков, наличие и выраженность скульптуры,

пропорции, степень оксификации, степень пневматизации (Griffin et al., 2021).

При гистологическом методе по тонким срезам элементов скелета анализируется внутреннее строение костной ткани — регистрирующей структуры¹, которая хорошо сохраняется в палеонтологической летописи. Обычно для гистологических исследований используются кости конечностей (чаще всего бедренные кости), реже остеодермы, позвонки, ребра, покровные кости черепа. Определить индивидуальный возраст животного позволяет скелетохронология. Для определения онтогенетической стадии используются различные гистологические возрастные «маркеры»: изменения типа костного матрикса, васкуляризации и расстояния между ростовыми метками в первичном периостелиальном кортексе; формирование внешней фундаментальной системы (EFS; external fundamental system); формирование внешнего (периостелиального) и внутреннего (эндостелиального) круговых слоев (OCL, outer circumferential layer; ICL, inner circumferential layer); проявления вторичного ремоделинга (secondary remodeling) — Гаверсово замещение в кортексе и формирование вторичных трабекул в губчатом слое. В нашем обзоре мы кратко обсудим применение скелетохронологии и гистологических возрастных «маркеров» для определения индивидуального возраста и онтогенетических стадий ископаемых тетрапод.

СКЕЛЕТОХРОНОЛОГИЯ

В скелетохронологическом анализе подсчитывается количество циклических годовых ростовых меток в первичном периостелиальном кортексе костей. К годичным ростовым меткам (growth marks) относятся линии остановки роста (lines of arrested growth, LAGs)² и линии замедления роста (annuli). Линии остановки роста (LAGs) образуются при полной остановке остеогенеза и на тонких срезах выглядят как четкие непрерывные линии. Линии замедления роста (annuli) образуются при сильном замедлении остеогенеза и на срезах выглядят как полосы плотной костной ткани (замечено более широкие, чем LAGs). Пространство между ростовыми

метками называется ростовой зоной (Francillon-Vieillot et al., 1990a; Castanet et al., 1993; Woodward et al., 2013; de Buffrénil et al., 2021).

Годичные циклические ростовые метки (LAGs, annuli) в норме формируются ежегодно, а период их образования соответствует циклическим неблагоприятным сезонным условиям. Годовая природа ростовых меток была продемонстрирована в экспериментах на современных тетраподах, например на амфибиях и рептилиях (Castanet, Naulleau, 1974; Francillon, 1979; Francillon, Castanet, 1985; Frazier, 1985, 1985a; Castanet et al., 1993; Smirina, Tsellarius, 1998; de Buffrénil, Castanet, 2000; Snover et al., 2011). Кроме этого, было показано, что LAGs образуются ежегодно даже в постоянных и стабильных условиях и их формирование — древний эндогенный процесс (Marangoni et al., 2009).

Несмотря на кажущуюся простоту и универсальность скелетохронологии, есть целый ряд процессов/особенностей, которые усложняют прямой подсчет ростовых меток и, соответственно, точное определение индивидуального возраста (Castanet, Smirina, 1990; Francillon-Vieillot et al., 1990a; Castanet et al., 1993; Клевезаль, Смирин, 2016). Например, часто присутствуют отклонения от базового «годового паттерна», при котором количество ростовых меток полностью совпадает с количеством лет. На современных амфибиях показано, что часто количество хорошо выраженных LAGs меньше, чем количество лет, прожитых животным (занижение возраста) (Castanet et al., 1993; Eden et al., 2007; Wagner et al., 2011).

Это несоответствие, возможно, является следствием того, что LAGs могут формироваться не ежегодно — такое явление было отмечено для бесхвостых амфибий (Khonsue, Matsui, 2001). Другой и основной причиной меньшего количества LAGs по сравнению с реальным возрастом могут являться особенности формирования ростовых меток в периферической части кортекса: на поздних стадиях онтогенеза LAGs очень тонкие, а расстояния (зоны) между LAGs настолько малы, что видимые линии могут просто «сливаться» одна с другой и в этом случае реконструированный возраст животных оказывается также заниженным (Castanet, Smirina, 1990; Castanet et al., 1993). На современных амфибиях было показано, что на более ранних этапах онтогенеза (до восьми лет) LAGs формировались ежегодно (и они хорошо различимы на срезах), а после восьми лет они перестают быть хорошо различимы и их прямой подсчет дает заниженную оценку индивидуального возраста (см. Eden et al., 2007; Sinsch, 2015 и ссылки в этой работе). Соответственно, скелетохронологический анализ дает наиболее правильные результаты для молодых особей и для тетрапод с небольшой

¹ Регистрирующие структуры (согласно данным: Мина, Клевезаль, 1970 и Клевезаль, Смирин, 2016) — анатомические структуры организма, которые в процессе своего роста фиксируют изменения физиологического состояния особи, меняя морфологию формирующихся частей, и длительное время сохраняют эти изменения.

² В русскоязычной литературе вместо термина «линии остановки роста» (lines of arrested growth, LAGs) обычно использовался термин «линии склеивания» или «линии покоя» (Клевезаль, Клейненберг, 1967; Клевезаль, Смирин, 2016). Термины «линии остановки роста», «линии склеивания», «линии покоя» являются синонимами.

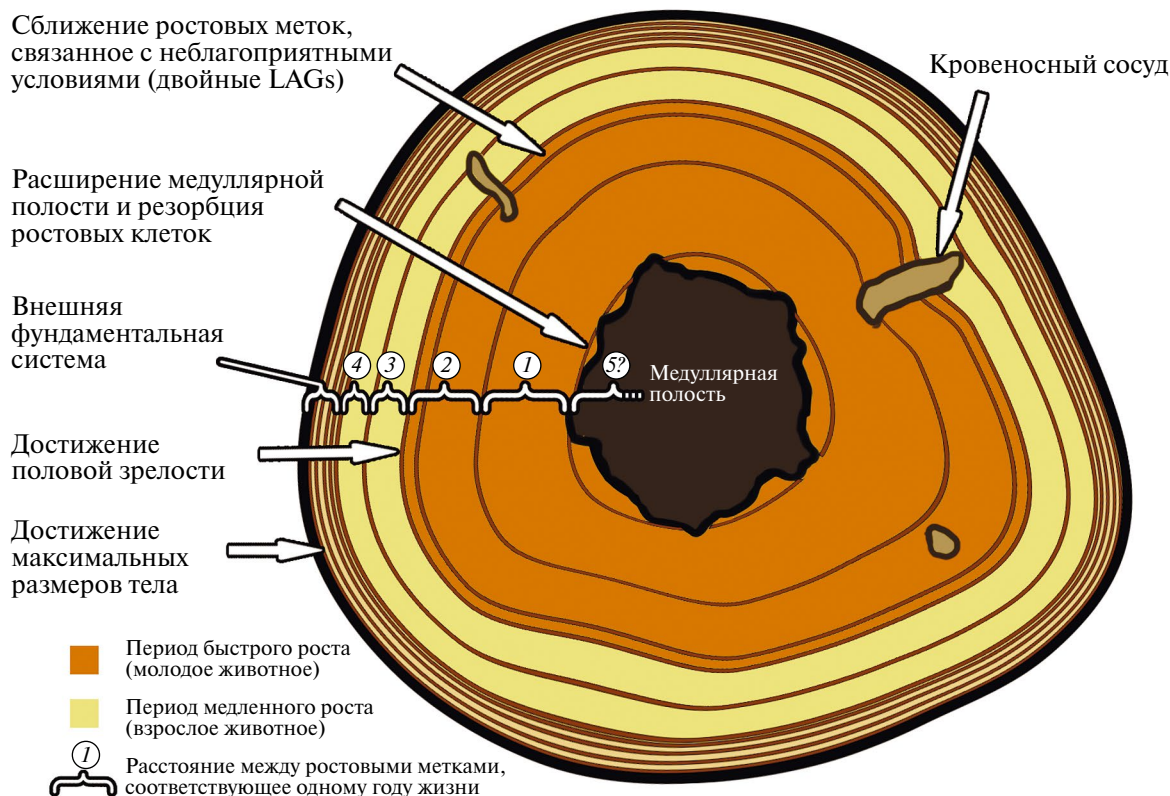


Рис. 1. Схема поперечного среза конечности кости тетрапода, показывающая ростовые метки (включая двойные LAGs), гистологические маркеры (внешняя фундаментальная система, сокращение расстояния между ростовыми метками) и соответствующие им события в онтогенезе.

продолжительностью жизни. В нашей практике мы также отмечали, что скелетохронологический анализ лучше работает для определения возраста молодых особей тетрапод.

Другая ситуация, при которой количество видимых ростовых меток меньше, чем прожитых лет, складывается при значительном расширении медуллярной (мозговой) полости (когда кость растет в ширину) и сопутствующей резорбции наиболее глубоких слоев кортекса вместе с первыми ростовыми метками (рис. 1). В этом случае применяется «ретрокалькуляция» — примерная оценка количества резорбированных ростовых меток с последующей реконструкцией возраста (Castanet, Smirina, 1990; Castanet et al., 1993; Snover et al., 2007; Woodward et al., 2013; de Buffrénil et al., 2021).

Еще одним частым отклонением от «годового паттерна» является формирование двойных или даже тройных LAGs (Castanet, Smirina, 1990; Castanet et al., 1993; Клевезаль, Смирин, 2016; Cullen et al., 2021). Было показано, что двойные LAGs могут формироваться при наличии второго неблагоприятного периода в течение года, например засушливого летнего сезона (вдобавок

к холодному зимнему). При этом животное в течение года впадает в спячку дважды: зимнюю (гибернацию) и летнюю (эстивацию) (Castanet, Smirina, 1990; Smirina, Tsellarius, 1996; Клевезаль, Смирин, 2016). Множественные LAGs могут формироваться при наличии нескольких неблагоприятных периодов в течение года (Castanet, Smirina, 1990). При скелетохронологическом анализе двойные и тройные LAGs считаются за одну годовую метку, в противном случае индивидуальный возраст будет завышен (Клевезаль, Клейненберг, 1967).

У некоторых современных и ископаемых тетрапод LAGs не формируются, и скелетохронологический анализ провести невозможно. Примером являются многие ныне живущие крупные млекопитающие и большинство птиц. Среди ископаемых тетрапод LAGs не формировались у продвинутого завропод и утконосных динозавров — гадрозаврид (Cerdá et al., 2017; Słowiak et al., 2020). Для таких тетрапод невозможно определить индивидуальный возраст (сколько лет прожило животное), но возможно определить онтогенетическую стадию по гистологическим возрастным «маркерам» (например, по степени вторичного ремоделинга,

наличию внутреннего (эндостелиального) и внешнего (периостелиального) круговых слоев, см. соответствующие разделы ниже).

Для многих современных и ископаемых тетрапод было отмечено, что количество ростовых меток в разных костных элементах одного скелета может быть различным (Woodward et al., 2014 и ссылки в этой работе). Так, согласно данным, полученным при изучении этой внутрискелетной изменчивости у современного миссисипского аллигатора (*Alligator mississippiensis*), разное количество ростовых линий в разных костных элементах скелета одного животного является следствием различных темпов расширения мозговой полости и вторичного ремоделинга — процессов, при которых происходит резорбция костной ткани и уничтожение части ростовых меток, а не результатом того, что ростовые метки формируются непоследовательно из года в год (Woodward et al., 2014).

Недавнее исследование надежности данных скелетохронологии (Schucht et al., 2021) показало, что на срезах одних и тех же скелетных элементов современных тетрапод, подготовленных разными методами (петрографические шлифы и окрашенные гистологические срезы, изготовленные при помощи микротомы), количество видимых ростовых меток различно и не соответствует реальному возрасту животных. Авторы исследования пришли к выводу, что требуется дальнейшее изучение фундаментальных методологических аспектов скелетохронологии, особенно в отношении природы и микроскопического распознавания ростовых меток (Schucht et al., 2021). Соответственно, пока четко не определены границы применимости метода, мы рекомендуем с большой осторожностью относиться к результатам скелетохронологического анализа, полученным при изучении ископаемых позвоночных, а именно к абсолютным числовым показателям (количество ростовых меток), по которым проводится реконструкция индивидуального возраста. Тем не менее данные по количеству и расположению ростовых меток могут быть использованы при определении онтогенетической стадии (см. разделы ниже) и при обсуждении темпов и характера роста (Schucht et al., 2021).

Несмотря на перечисленные выше сложности/ограничения скелетохронологический анализ активно применяется в палеобиологических исследованиях. Именно скелетохронологические данные позволили предположить индивидуальный возраст, время достижения взрослой стадии и продолжительность жизни многих ископаемых тетрапод. Например, изучение срезов тонких костей тираннозавра (*Tyrannosaurus rex*) показало, что максимальный возраст этого крупного (12–13 м) динозавра составлял 28 лет, причем взрослые особи

достигали больших размеров менее чем за 20 лет (Erickson, 2005). Для совсем мелких динозавров длиной около метра реконструированная по скелетохронологии продолжительность жизни составляла 3–4 года, для мелких и среднеразмерных динозавров (длиной 2–6 м) — 7–15 лет, а для гигантских завропод (20 м и более) — до 50 лет (Erickson, 2005; Erickson et al., 2001). Полученные ранее данные об индивидуальном возрасте ископаемых тетрапод будут проверены и скорректированы в будущем после проведения исследований по современным позвоночным, которые прояснят фундаментальные биологические и методологические аспекты скелетохронологии (Schucht et al., 2021).

Следует отметить, что просто прямой подсчет ростовых меток дает нам гипотезу об индивидуальном возрасте (сколько лет жило животное), но для определения онтогенетической стадии (молодой, субadultный, взрослый) мы используем другие гистологические маркеры — изменения расстояния между ростовыми метками, изменения типа костного матрикса и васкуляризации, формирование внешней фундаментальной системы (см. соответствующие разделы ниже, а также рис. 1–3 в качестве схем и рис. 4–5 как примеры).

ИЗМЕНЕНИЯ РАССТОЯНИЯ МЕЖДУ РОСТОВЫМИ МЕТКАМИ

Когда изначальный быстрый ювенильный рост прекращается, это находит отражение в резком уменьшении расстояния между годовыми ростовыми метками. Считается, что это происходит при достижении половозрелости (Клейненберг, Смирин, 1969; Sander, 2000; Erickson, 2005; рис. 1). Соответственно, сокращение расстояния между ростовыми метками является хорошим гистологическим маркером завершения ювенильной стадии. После достижения половозрелости (и уменьшения расстояния между ростовыми метками) рост животного не останавливается, и максимальные размеры достигаются на более поздней стадии (Sander, 2000; Erickson, 2005).

При проведении гистологического анализа необходимо установить по срезу, что сокращение расстояния между ростовыми метками не носит временный характер и ближе к внешней поверхности расстояние снова не увеличивается. Важно, чтобы сокращение расстояния между ростовыми метками не носило временный характер и не являлось временным замедлением ювенильного роста, вызванным неблагоприятными факторами. Так же важно учитывать отмеченные единичные случаи ускорения роста животного после достижения половой зрелости — такое явление не отмечалось для тетрапод, но указывалось для костистых рыб.

В забайкальских популяциях арктического гольца (*Salvelinus alpinus*) по достижении половой зрелости темпы роста становятся низкими, но затем могут снова увеличиваться, так что из медленно растущей мелкой формы позднее формируется более крупная. Данное явление связывают с расширением кормовой базы (Alekseyev et al., 2013, 2024).

По изменению расстояния между ростовыми метками было определено время окончания ювенильного роста и достижения половозрелости многих ископаемых тетрапод, в том числе динозавров. Так, для гигантского динозавра-завропода *Janenschia* из поздней юры Танзании было показано, что изученная бедренная кость принадлежала индивидууму, который достиг половозрелости в возрасте около 11 лет, максимальных размеров около 26 лет и прожил около 38 лет (Sander, 2000). Как было указано в предыдущем разделе «Скелетохронология», абсолютные числовые показатели (количество ростовых меток), полученные для ископаемых тетрапод и интерпретируемые как индивидуальный возраст, должны рассматриваться как гипотеза и проверяться в будущих исследованиях. Тем не менее изменение расстояния между ростовыми метками является хорошим маркером онтогенетической стадии (относительного возраста).

ИЗМЕНЕНИЯ ТИПА КОСТНОГО МАТРИКСА И ВАСКУЛЯРИЗАЦИИ

В зависимости от скорости роста кости формируется разный тип костного матрикса. Этот принцип известен как правило Амприно (Amprino, 1947; Margerie et al., 2002; de Buffrénil et al., 2021a). При быстром росте формирующаяся костная ткань в значительно степени васкуляризирована, и между каналами кровеносных сосудов откладывается рыхлый костный матрикс (woven bone) (de Buffrénil, Quilhac, 2021). В дальнейшем просветы васкулярных каналов сужаются за счет отложения по их стенкам плотной ламеллярной кости (lamellar bone) с формированием первичных остеонов (primary osteon). Быстро растущая сильно васкуляризированная композитная костная ткань, характеризующаяся наличием большого числа первичных васкулярных каналов/первичных остеонов и рыхлого костного матрикса, называется фиброламеллярной костью, или фиброламеллярным комплексом (fibrolamellar bone; fibrolamellar complex; см. Stein, Prondvai, 2014), а также рыхло-параллельным комплексом (woven-parallel complex) (de Buffrénil, Quilhac, 2021) (см. рис. 2, и 4B). Фиброламеллярная кость типична для современных эндотермных тетрапод (млекопитающих и птиц) и ископаемых групп, для которых реконструируется эндотермия, а именно нептичьих динозавров (de Buffrénil, Quilhac, 2021).

Фиброламеллярная кость откладывается в первичном периостелиальном кортексе во время фазы быстрого изначального роста. При замедлении роста происходит смена типа костной ткани и васкуляризации: количество васкулярных каналов уменьшается, тип костного матрикса меняется с рыхло-волокнистого на более плотный параллельно-волокнистый (parallel-fibred bone) или ламеллярный (Huttenlocker et al., 2013; Jordana et al., 2016; Mascarenhas-Junior et al., 2021; рис. 2, 4Г). При остановке роста, в наиболее периферической части кортекса, формируется тонкий, но хорошо различимый аваскулярный слой ламеллярной/параллельно-волокнистой кости (которая имеет четкую границу с глужележащей фиброламеллярной костью) – внешний круговой слой (OCL, outer circumferential layer; отдельный гистологический маркер, см. далее раздел «Формирование внешнего (периостелиального) и внутреннего (эндостелиального) круговых слоев»). Если у животного в кости формируются ростовые метки (LAGs, annuli), то обычно описанное изменение типа костной ткани совпадает с уменьшением расстояния между ними (Cullen et al., 2021). Как и в случае с оценкой расстояния между ростовыми метками, следует убедиться, что изменения типа костной ткани и васкуляризации не носят временный характер, замедление роста имеет онтогенетическую природу и не является временным и не связано с воздействием неблагоприятных условий.

Таким образом, наблюдаемая замена быстро растущей сильно васкуляризированной фиброламеллярной кости на слабо васкуляризованную/аваскулярную параллельно-волокнистую или ламеллярную кость является хорошим маркером замедления роста и, соответственно, наступления постювенильной стадии. Этот маркер используется для определения субadult/взрослой стадии у различных ископаемых тетрапод с выраженным быстрым изначальным ростом, например крупных темноспондил (Konietzko-Meier, Sander, 2013), парейзавров (Boitsova et al., 2019; рис. 4B-4Г), крокодиломорф (Fernandez Dumont et al., 2021), многих динозавров, включая птиц (Padian et al., 2004).

Интересное наблюдение, касающееся изменения степени васкуляризации в онтогенезе, было сделано для ископаемых и современных исполинских саламандр (криптобранхид). Для ископаемого позднемелового криптобранхида *Eoscapherpeton asiaticum* и современного *Cryptobranchus* отмечены увеличение степени васкуляризации и появление сети кровеносных сосудов в первичном кортексе не на ранних, а на поздних этапах онтогенеза, что, вероятно, связано с крупными размерами этих саламандр (Skutschas et al., 2019) (см. рис. 4Б). Таким образом, для исполинских саламандр

Внешний круговой слой
(внешняя фундаментальная
система) = достижение
максимальных размеров тела

Линия эрозии

Фиброламеллярная кость,
период быстрого роста

Параллельно-волокнистая
и/или ламеллярная кость,
период медленного роста

Замедление роста, связанное
с циклическими процессами, LAGs

Внутренний круговой слой =
прекращение роста кости в ширину

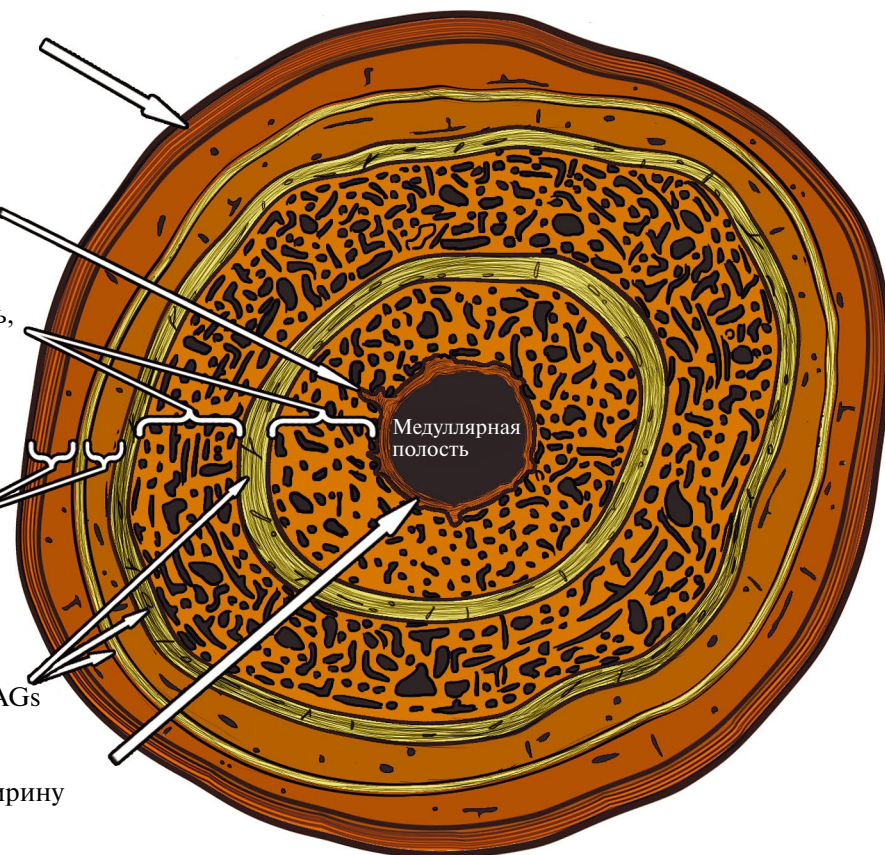


Рис. 2. Схема поперечного среза кости конечности тетрапода, показывающая ростовые метки, гистологические маркеры (внешняя фундаментальная система, изменение типа костного матрикса и васкуляризации, внешний и внутренний круговые слои) и соответствующие им события в онтогенезе.

формирование васкулярной сети является потенциальным маркером поздних стадий онтогенеза.

ФОРМИРОВАНИЕ ВНЕШНЕЙ ФУНДАМЕНТАЛЬНОЙ СИСТЕМЫ

На заключительных стадиях роста при достижении максимальных размеров и скелетной зрелости в периферической части первичного периостального кортекса формируется серия сильно сближенных ростовых меток, которая называется внешней фундаментальной системой (external fundamental system, EFS; рис. 1, 2, 4E). Внешняя фундаментальная система всегда расположена внутри слоя плотной аваскулярной параллельно-волокнистой или ламеллярной костной ткани. У птиц и млекопитающих этот слой четко обособлен от глубже лежащей сильно васкуляризированной костной ткани (фиброламеллярной кости) и называется внешним круговым слоем (OCL, outer circumferential layer; см. следующий раздел). Формирование внешней фундаментальной системы

соответствует окончанию роста в онтогенезе (при детерминированном росте) и прекращению остеогенеза или максимальному замедлению роста/остеогенеза на поздних стадиях (при «недетерминированном» росте). Внешняя фундаментальная система обнаружена у многих позвоночных, включая крокодиломорф, птерозавров, нептичьих динозавров, птиц и млекопитающих (Erickson, 2005; Woodward et al., 2011; Jordana et al., 2016). Гипотеза о наличии внешней фундаментальной системы у неамниотических тетрапод (темноспондилы, лиссамфибии, различные группы рептилиоморф) нуждается в проверке.

Основным вопросом касательно внешней фундаментальной системы является время (продолжительность) ее формирования — имеют ли отдельные ростовые метки (линии) внутри внешней фундаментальной системы годовую природу или формируются не ежегодно и следует ли учитывать все формирующие ее линии при скелетохронологическом анализе (Horner et al., 1999; Woodward et al., 2014). На современных млекопитающих было

показано, что линии внешней фундаментальной системы имеют годовичную природу и ее формирование может происходить одновременно с прирастанием проксимальных эпифизов (Клевезаль, Клейненберг, 1967; Hayashi et al., 2023). Исследования соответствия количества ростовых меток внешней фундаментальной системы количеству прожитых лет у современных птиц дали неоднозначные результаты (Клевезаль и др., 1972; Nelson, Bookhout, 1980).

При изучении ископаемых тетрапод отдельные линии во внешней фундаментальной системе обычно считаются годовыми. Примером такой работы является исследование, посвященное биологическим особенностям гадрозавриды *Maiasaura peeblesorum* (динамика роста, выживаемость) и основанное на гистологическом анализе 50 больших берцовых костей (Woodward et al., 2015). В этом исследовании ростовые метки внешней фундаментальной системы считались годовыми и использовались для определения индивидуального возраста.

Есть некоторые сложности, связанные с внешней фундаментальной системой. Во-первых, не у всех групп тетрапод она обнаружена и, соответственно, потенциально не у всех она может формироваться. Долгое время считалось, что внешняя фундаментальная система формируется только у тетрапод с детерминированным ростом, таких как птицы и млекопитающие. Обнаружение внешней фундаментальной системы у современного аллигатора (Woodward et al., 2011) позволило поднять важные вопросы о внешней фундаментальной системе/характере роста у тетрапод, а именно: является ли наличие внешней фундаментальной системы у аллигатора свидетельством детерминированного роста у крокодилов и существует ли на самом деле недетерминированный рост у рептилий. Возможно, внешняя фундаментальная система будет обнаружена у современных амфибий, чешуйчатых рептилий и черепах и концепция «недетерминированного роста» у амфибий и рептилий будет пересмотрена. Ранее было высказано предположение, что относительная редкость обнаружения внешней фундаментальной системы у современных и ископаемых рептилий свидетельствует о высокой степени смертности до достижения абсолютной скелетной зрелости (то есть гибели до выхода на ростовое плато и формирования внешней фундаментальной системы), а не о недетерминированном росте (Woodward et al., 2011).

Также бывает сложно отличить внешнюю фундаментальную систему от множественных ростовых меток, сформировавшихся задолго до достижения скелетной зрелости при временных неблагоприятных условиях. Например, у ископаемых крупных триасовых темноспондил рода

Metoposaurus структуры, похожие на внешнюю фундаментальную систему, были отмечены на границе ростовых зон в разных частях кортекса (в том числе и внутренних), и это предполагает, что формирование сближенных внешних ростовых меток означает не прекращение роста, а лишь колебания скорости роста в течение одного сезона (Konietzko-Meier, Sander, 2013). Кроме этого, важно отличать внешнюю фундаментальную систему от участка кости с небольшой дистанцией между ростовыми метками, то есть важно понять, имеет ли место медленный, но стабильно непрекращающийся рост, или полное прекращение роста. Однако если четкая внешняя фундаментальная система присутствует, то это, безусловно, является свидетельством того, что животное является взрослым и достигло скелетной зрелости.

Взрослая стадия по наличию внешней фундаментальной системы определяется для некоторых ископаемых архозавров-псевдозухий (например, *Postosuchus*, *Effigia*, см. Andrade et al., 2015; Klein et al., 2017), многих нептичьих динозавров (см., например, Erickson, 2005; Woodward et al., 2015; Skutschas et al., 2017), примитивных авиалий (*Confuciusornis*), нелетающих птиц (Padian, Woodward, 2021), млекопитающих (см. Martinez-Maza et al., 2014).

ФОРМИРОВАНИЕ ВНЕШНЕГО (ПЕРИОСТЕЛИАЛЬНОГО) И ВНУТРЕННЕГО (ЭНДОСТЕЛИАЛЬНОГО) КРУГОВЫХ СЛОЕВ

В трубчатых костях (в костях конечностей) в онтогенезе могут формироваться круговые слои плотной костной ткани: внешний (OCL, outer circumferential layer) и внутренний (ICL, inner circumferential layer) (рис. 2, 5Г). Они имеют различную природу и строение: внешний круговой слой формируется как слой плотной ламеллярной или параллельно-волокнистой костной ткани в периферической внешней части периостелиального кортекса, а внутренний круговой слой — как выстилка медуллярной полости ламеллярной костью эндостелиального происхождения. Таким образом, рост внешнего кругового слоя происходит центробежно, а внутреннего кругового слоя центростремительно.

Внешний круговой слой сложен плотным аваскулярным ламеллярным или параллельно-волокнистым костным матриксом, четко обособлен от глубже лежащей сильно васкуляризированной костной ткани (фиброламеллярной кости) и формируется при замедлении/прекращении роста на поздних стадиях онтогенеза (Ponton et al., 2004). По сути (формирование на поздних этапах онтогенеза при выходе на ростовое плато) этот слой сходен с внешней фундаментальной системой

(см. предыдущий раздел), и некоторые исследователи используют термин «внешний круговой слой» вместо «внешняя фундаментальная система» независимо от присутствия/отсутствия в этом слое сближенных ростовых меток (Kolb et al., 2015). В данном разделе мы рассматриваем внешний круговой слой как отдельный гистологический маркер онтогенетической стадии, поскольку он может не содержать в себе внешнюю фундаментальную систему (сближенные ростовые метки).

Внешний круговой слой типичен для тетрапод с быстрой и достаточно короткой фазой изначального ювенильного роста (птицы, млекопитающие) (Ponton et al., 2004). При этой изначальной фазе роста формируется быстрорастущая костная ткань (фибrolамеллярная кость). Быстрый изначальный рост резко прекращается, и при выходе на ростовое плато формируется внешний круговой слой. У птиц и млекопитающих внешний круговой слой может содержать внешнюю фундаментальную систему (Ponton et al., 2004). Среди ископаемых тетрапод внешний круговой слой характерен для птерозавров (de Ricqlès et al., 2000; Steel, 2008).

Наличие внешнего кругового слоя можно выявить и без изготовления тонких срезов. Если поверхность кости «шершавая» из-за большого количества каналов кровеносных сосудов, выходящих на поверхность, то внешний круговой слой еще не сформирован и кость принадлежала молодому растущему животному. Если поверхность кости гладкая, как бы «заполированная», то внешний круговой слой сформирован. Этот подход используется для определения относительного возраста современных птиц (Watanabe, Matsuoka, 2013; Picasso, Hospitaleche, 2024) и птерозавров (Bennett, 1993).

Наличие или отсутствие внешнего кругового слоя у ископаемых форм используется для определения постювенильной стадии (= стадии скелетной соматической зрелости) у птерозавров (Steel, 2008), нептичьих хищных динозавров (в том числе представителей *Paraves* — дромеозаврид и троодонтид, а также базальных авиалий) (Prondvai et al., 2018; Martin et al., 2023), немлекопитающих терапсид (Botha, Huttenlocker, 2021) и млекопитающих (Veitschegger et al., 2018).

Внутренний круговой слой представляет собой слой эндостелиальной ламеллярной кости, отложенный на внутреннюю (перимедуллярную) поверхность кортекса. Внутренняя поверхность кортекса перед формированием внутреннего кругового слоя резорбируется, на срезах граница между периостелиальным кортексом и эндостелиальной костью становится неровной и называется линией эрозии (Martin et al., 2023). Соответственно, формирование внутреннего кругового слоя является вариантом вторичного ремоделинга

(см. следующий раздел). Формирование внутреннего кругового слоя возможно, когда процесс расширения медуллярной полости путем резорбции прекращается — это соответствует общему прекращению роста кости (и всего животного). Наличие внутреннего кругового слоя считается достоверным маркером достижения взрослой стадии, которая сопровождается прекращением роста кости в толщину (= периостелиального роста) и сопутствующим прекращением расширения медуллярной полости (Martin et al., 2023). Тем не менее при исследовании онтогенетических изменений в гистологии костей конечностей динозавров орнитомимид нами было отмечено, что внутренний круговой слой формируется у особей, не достигших максимальных размеров (Skutschas et al., 2017), то есть у этих животных остановка расширения медуллярной полости и последующее отложение эндостелиальной кости носят временный характер. Соответственно, в дальнейшем резорбция стенок медуллярной полости и ее расширение продолжится и возможен следующий цикл «прекращение резорбции/расширения медуллярной полости — отложение эндостелиальной кости/формирование внутреннего кругового слоя». Кроме этого, для нептичьих хищных динозавров, в том числе базальных авиалий (Prondvai et al., 2018; Martin et al., 2023), было показано, что внутренний круговой слой формируется раньше, чем внешний круговой слой и/или внешняя фундаментальная система. Таким образом, мы считаем, что формирование на постювенильных стадиях онтогенеза внутреннего кругового слоя может носить периодический характер и само по себе его наличие не должно рассматриваться как маркер окончательного прекращения роста кости, достижения максимальных размеров и, соответственно, взрослой стадии. Отсутствие внутреннего кругового слоя у представителей групп, для которых отмечено его формирование в онтогенезе (птицы, некоторые динозавры, птерозавры), является свидетельством ювенильной стадии (см., например, Averianov et al., 2023).

У тетрапод с относительно тонкими стенками трубчатых костей (в том числе у летающих форм — птиц и птерозавров; рис. 5Г) внешний круговой и внутренний круговой слои формируются вместе. Такая трехслойная «сэндвичеподобная» структура кости, при которой более рыхлая и менее прочная костная ткань (фибrolамеллярный комплекс), сформированная при быстром изначальном росте, «зажата» между плотными круговыми слоями ламеллярной/параллельно-волокнистой кости, возможно, повышает механическую прочность тонкостенных элементов скелета.

ВТОРИЧНЫЙ РЕМОДЕЛИНГ: ГАВЕРСОВО ЗАМЕЩЕНИЕ И ФОРМИРОВАНИЕ ТРАБЕКУЛ

С возрастом у позвоночных обычно происходит замена первичной костной ткани на вторичную. Этот процесс преобразования костной ткани, называемый вторичным ремоделингом, подразумевает наличие двух этапов. Первый этап – резорбция первичной кости за счет активности остеокластов, а второй – формирование остеобластами новой вторичной кости на месте резорбированной. Ремоделинг играет важную роль в трех функциональных областях: (1) отвечает за приспособление внутренней архитектуры кости к местной механической нагрузке; (2) восстанавливает костную ткань, в которой накапливаются микроповреждения (из-за длительной нагрузки на кости), и таким образом способствует замедлению старения (износа) костей и (3) за счет высвобождения и рециркуляции минеральных солей, содержащихся в костном матриксе, он является ключевым фактором фосфокальциевого гомеостаза (de Buffr  nil, Quilhas, 2021a).

Выделяют несколько основных форм вторичного ремоделинга, которые различаются, в том числе, местом проявления. В костном кортексе возникает «классическое» Гаверсово замещение – формирование Гаверсовых систем (вторичных остеонов, secondary osteons). Гаверсово замещение проходит следующим образом: сначала за счет активности

остеокластов формируются полости эрозии (= лакуны Хаушипа). Потом полости эрозии, при активной деятельности остеобластов, заполняются вторичной ламеллярной костью, и на их месте формируется Гаверсова система (= вторичный остеон). Конечным результатом Гаверсова замещения является полное замещение первичной кости на вторичную кость, целиком состоящую из вторичных остеонов (иногда нескольких генераций). Такая кость, целиком состоящая из вторичных остеонов, называется Гаверсовой костью. Процесс Гаверсова замещения в трубчатых костях происходит центробежно, то есть формирование полостей эрозии и вторичных остеонов начинается в глубоких слоях кортекса, близко к медуллярной полости, и потом распространяется к периферии. Соответственно, чем старше животное, тем дальше от медуллярной полости к поверхности кости проходит фронт вторичного ремоделинга. У самых старых животных он достигает внешней поверхности и вся кость становится вторичной Гаверсовой костью (то есть костью, целиком сформированной вторичными остеонами) (de Buffr  nil, Quilhas, 2021a). Соответственно, по степени Гаверсова замещения (= степень продвижения фронта образования вторичной костной ткани от глубоких слоев кортекса к поверхности) можно понять, кому принадлежала кость, молодому или взрослому животному (рис. 3). У молодого животного первичная кость сохраняется, вторичной кости немного или она отсутствует. Чем старше становится животное, тем

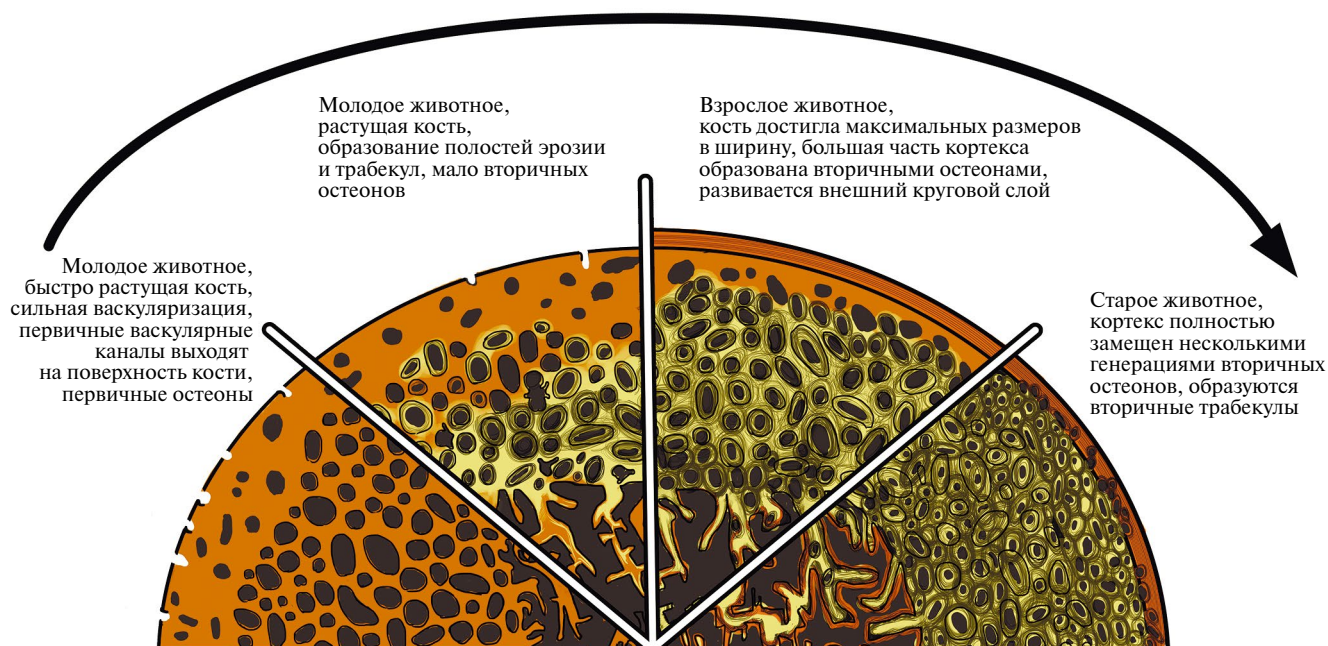


Рис. 3. Схема онтогенетических изменений в костях конечностей тетрапод, связанных со вторичным ремоделингом.

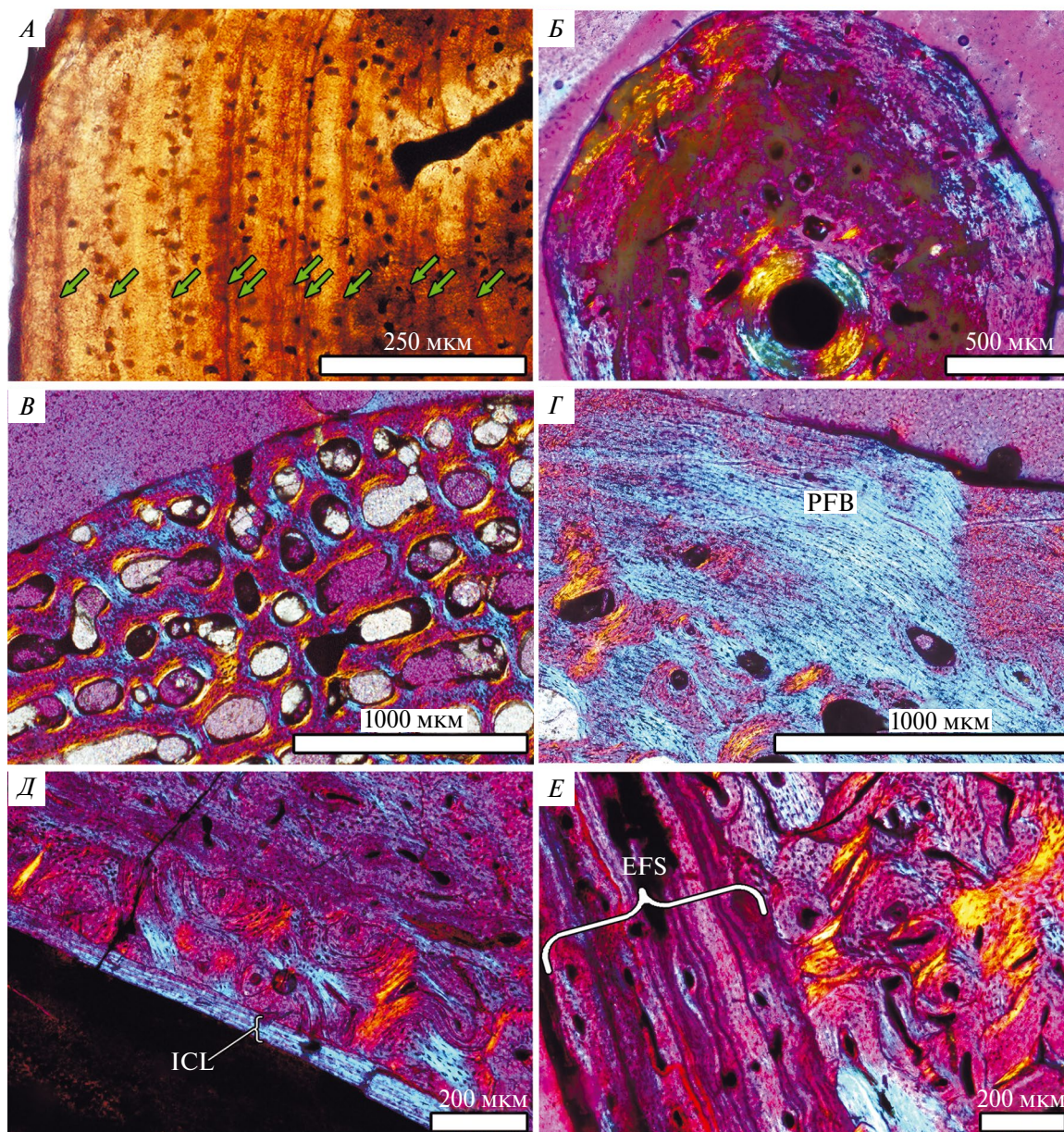


Рис. 4. Поперечные срезы костей конечностей ископаемых тетрапод в нормальном (А) и поляризованном свете с волновой пластинкой (Б–Е). А – примитивная раннемеловая стволовая саламандра *Kulgeriherpeton ultimum*, срез плечевой кости на уровне середины диафиза (см. Skutschas et al., 2024). Отсутствие сокращения дистанции между циклическими ростовыми метками свидетельствует о том, что эта плечевая кость принадлежала активно растущему животному, еще не достигшему максимального индивидуального возраста. Обратите также внимание на наличие двойных LAGs. Желтыми стрелками обозначены ростовые метки. Б – примитивная поздне меловая криптобранхидная саламандра *Eoscapherpeton asiaticum*, срез бедренной кости на уровне середины диафиза (см. Skutschas et al., 2019). Обратите внимание на сеть васкулярных каналов в первичном кортексе, которая появляется на поздних этапах онтогенеза. В – позднепермский парейазавр *Deltavjatia rossica*, срез большой берцовой кости особи, достигшей менее чем 25% от максимального размера (см. Voitsova et al., 2019). Присутствие только быстрорастущей костной ткани (фибrolамеллярной кости) в кортексе свидетельствует о том, что эта кость принадлежала ювенильной особи на стадии изначального быстрого роста. Г – позднепермский парейазавр *Deltavjatia rossica*, срез бедренной кости особи, достигшей примерно 50% от максимального размера (см. Voitsova et al., 2019). Появление в кортексе параллельно-волокнистой кости свидетельствует о замедлении роста и окончании ювенильной стадии. Д – поздне меловой базальный орнитомимид, срез бедренной кости среднеразмерной особи (см. Skutschas et al., 2017). Обратите внимание на наличие внутреннего кругового слоя у особи, не достигшей максимальных размеров. Е – поздне меловой базальный орнитомимид, срез бедренной кости крупной особи (см. Skutschas et al., 2017). Наличие внешней фундаментальной системы свидетельствует о том, что животное является взрослым и достигшим скелетной зрелости. EFS – внешняя фундаментальная система, ICL – внутренний круговой слой, PFB – параллельно-волокнистая кость.

больше у него вторичной кости в кортексе. У самых старых особей происходит полное замещение первичной периостелиальной кости на вторичную кость с образованием плотной Гаверсовой кости.

Другой формой вторичного ремоделинга является формирование трабекул в губчатом слое (внутренней спонгиозе). Формирование трабекул происходит в несколько этапов. Первый этап — это резорбция костной ткани с образованием крупных полостей эрозии. Стенки этих полостей могут быть сформированы первичной костной тканью — тогда они называются первичными трабекулами, а губчатая ткань — первичной спонгиозой. На поверхности первичных трабекул может откладываться вторичная ламеллярная кость, и в этом случае трабекулы имеют сложную природу: их внутренняя часть образована остатками первичной костной ткани, а наружная — вторичной ламеллярной костью (de Buffr  nil, Quilhac, 2021a). Далее происходят новые циклы резорбции и последующей откладки вторичной ламеллярной кости, в результате которых внутри трабекул не остается первичной костной ткани (рис. 3, 5Б). Такие трабекулы, целиком сформированные вторичной ламеллярной костью, можно называть вторичными. Формирование вторичных трабекул (и в целом вторичной спонгиозы) происходит с возрастом и, соответственно, наличие/отсутствие и количество вторичных трабекул может быть использовано в качестве онтогенетического маркера.

Другими формами вторичного ремоделинга являются формирование внутреннего кругового слоя (см. предыдущий раздел) в перимедуллярной области и так называемый внешний ремоделинг, при котором происходит резорбция внешней поверхности костей и последующее отложение на ней вторичной костной ткани (de Buffr  nil, Quilhac, 2021a). Результатом внешнего ремоделинга часто является формирование скульптуры на покровных костях черепа, нижней челюсти и плечевого пояса (ключица, межключица), а также остеодермах.

Для определения относительного возраста ископаемых тетрапод в первую очередь используется маркер Гаверсова замещения (степень развития вторичных остеонов). В разных группах тетрапод Гаверсово замещение выражено в различной степени: у крупных динозавров и млекопитающих оно максимально, а у лиссамфибий и чешуйчатых рептилий оно выражено слабо или отсутствует совсем (Skutschas, Stein, 2015; de Buffr  nil, Quilhac, 2021b).

Определение взрослой стадии динозавров по наличию обширного Гаверсова замещения — один из наиболее часто используемых гистологических онтогенетических маркеров (см., например, Skutschas et al., 2017 и Varinaev et al., 2023; рис. 5А, 5В). Для наиболее хорошо (по сравнению с другими динозаврами) гистологически изученных

гигантских динозавров-завропод степень Гаверсова замещения используется не только для определения стадий онтогенеза (ювенильная, субadultная, взрослая) и выделения гистологических онтогенетических стадий (histological ontogenetic stages, HOS; Klein, Sander, 2008), но и для выявления относительного возраста уже взрослых особей по стадиям ремоделинга (remodeling stages). Было показано, что чем старше взрослое животное, тем больше генераций вторичных остеонов образуется в плотной Гаверсовой кости (Mitchell et al., 2017) и, соответственно, наличие нескольких генераций вторичных остеонов тоже является онтогенетическим маркером.

Особую роль оценка степени Гаверсова замещения сыграла при определении онтогенетического статуса мелких (карликовых) завропод Западной Европы: *Europasaurus holgeri* из верхнеюрских отложений Германии и *Magyarosaurus dacus* из верхнемеловых отложений Румынии (Sander et al., 2006; Stein et al., 2010). Обнаружение костей мелкоразмерных завропод породило две основные гипотезы: найденные остатки принадлежат карликовым формам и мелкие размеры являются результатом «островного эффекта» (в те времена современная территория значительной части Западной Европы представляла собой ряд островов) либо это остатки ювенильной формы какого-то крупного завропода. В результате гистологического анализа (в первую очередь, по наличию обширного Гаверсова замещения в кортексе) было выявлено, что экземпляры *Europasaurus* и *Magyarosaurus* имеют структуру костей, идентичную структуре костей полностью зрелых или старых особей других таксонов завропод. Таким образом, было подтверждено, что *Europasaurus* и *Magyarosaurus* являлись карликовыми островными формами (Sander et al., 2006, Stein et al., 2010).

Формирование вторичных трабекул в губчатом слое, как правило, идет одновременно с обширным Гаверсовым замещением, и оба онтогенетических маркера обычно отмечаются одновременно. Это прослеживается не только у динозавров (см. Skutschas et al., 2017), но и у других тетрапод с выраженным вторичным ремоделингом, например у парейазавров (Boitsova et al., 2019).

ОБЩЕЕ ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Накопление знаний позволило реконструировать онтогенетические изменения в гистологическом строении костей разных ископаемых тетрапод. Для отдельных групп ископаемых тетрапод выявленные онтогенетические изменения позволили выделить гистологические онтогенетические стадии (histological ontogenetic stages, HOS) и соотнести их с основными стадиями онтогенеза

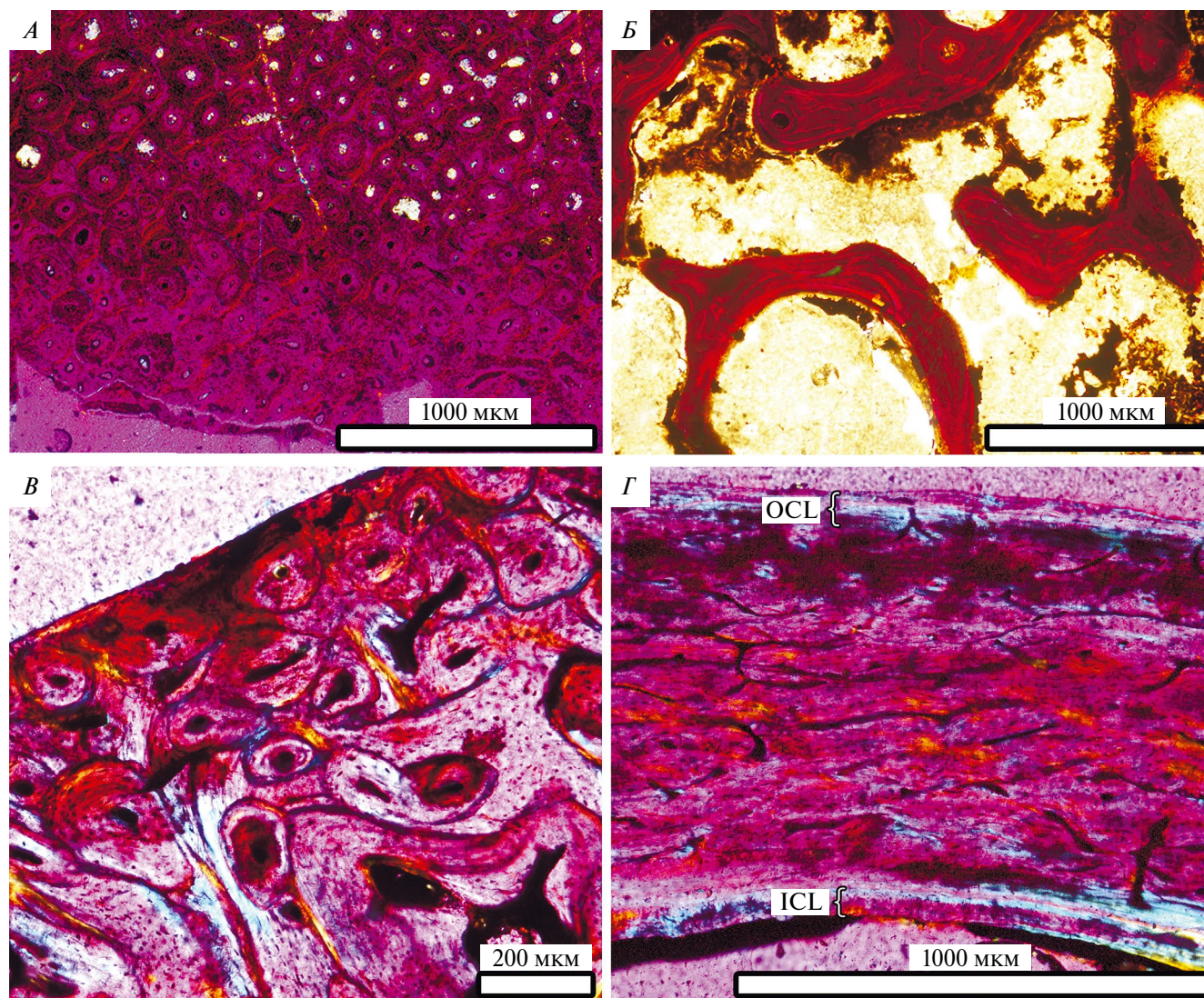


Рис. 5. Поперечные срезы костей конечностей и ребер ископаемых тетрапод в поляризованном свете с волновой пластинкой. *А* — поздне меловой утконосый динозавр, срез бедренной кости (см. Varinaev et al., 2023). Кортикс целиком сформирован вторичными остеонами — произошло полное замещение первичной периостелиальной кости на вторичную кость с образованием плотной Гаверсовой кости, следовательно, животное является взрослым. *Б* — позднеюрский стегозавр, срез ребра. Обратите внимание на вторичные трабекулы, сформированные ламеллярной костью. *В* — поздне меловой базальный орнитомимид, срез бедренной кости крупной особи (см. Skutschas et al., 2017). Кортикс целиком сформирован вторичными остеонами — произошло полное замещение первичной периостелиальной кости на вторичную кость с образованием плотной Гаверсовой кости, следовательно, животное является взрослым. *Г* — поздне меловой птерозавр *Azhdarcho lancicollis*, срез кости конечности. Наличие одновременно внешнего и внутреннего круговых слоев свидетельствует о том, что животное является взрослым. ICL — внутренний круговой слой, OCL — внешний круговой слой.

(Klein, Sander, 2008). Каждая онтогенетическая гистологическая стадия охарактеризована рядом гистологических маркеров. Постоянно происходят детализация онтогенетических гистологических стадий и дополнение их описаний новыми гистологическими маркерами. В перспективе гистологические онтогенетические стадии будут выделены для большинства групп ископаемых тетрапод

и определение относительного возраста по гистологическим срезам станет стандартизированной рутинной процедурой.

Каждый из гистологических маркеров имеет свои ограничения для применения в определении онтогенетической стадии. Лучшим выходом является комплексное применение нескольких гистологических маркеров сразу и, если возможно,

привлечение морфологических данных для определения возраста.

Остается нерешенным целый ряд фундаментальных биологических вопросов, связанных, например, со скелетохронологией (формирование и природа ростовых меток, внешней фундаментальной системы) и характером роста у многих тетрапод. Данные вопросы должны быть решены при изучении современных форм.

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаем благодарность Э.М. Смириной (Институт биологии развития Н.К. Кольцова РАН, Москва) за обсуждение гистологии конечностей современных амфибий и рептилий. Благодарим анонимного рецензента и А.В. Ульяхина (Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва) за ценные замечания.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект 23-24-00098; <https://rscf.ru/project/23-24-00098/>).

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Клевезаль Г.А., Каллер Салас А.В., Кирпичев С.П., 1972. Об определении возраста птиц по слоям в периферической кости // Зоологический журнал. Т. 51. Вып. 11. С. 1726–1730.
- Клевезаль Г.А., Клейнберг С.Е., 1967. Определение возраста млекопитающих по слоистым структурам зубов и кости. Москва: Наука. 142 с.
- Клевезаль Г.А., Смирин Э.М., 2016. Регистрирующие структуры наземных позвоночных. Краткая история и современное состояние исследований // Зоологический журнал. Т. 95. Вып. 8. С. 872–896.
- Клейнберг С.Е., Смирин Э.М., 1969. К методике определения возраста амфибий // Зоологический журнал. Т. 48. № 7. С. 1090–1094.
- Мина М.В., Клевезаль Г.А., 1970. Принципы исследования регистрирующих структур // Успехи современной биологии. Т. 70. Вып. 3. С. 341–352.
- Alekseyev S.S., Gordeeva N.V., Samusenok V.P., Matveev A.N., Andreev R.S., Yur'ev A.L., Smirina E.M., 2013. Extant and extinct forms of Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) complex from the Leprindo lake system (Transbaikalia): differentiation in life history, morphology, and genetics // Journal of Ichthyology. V. 53. P. 792–803.
- Alekseyev S.S., Samusenok V.P., Gordeeva, N.V., Yur'ev A.L., Korostelev N.B., Matveev A.N., 2024. The role of temporal reproductive isolation, trophic polymorphism and growth rate fluctuations in the diversification of Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) in Lake Kalarskii Davatchan, Transbaikalia, Russia // Hydrobiologia. P. 1–25.
- Amprino R., 1947. La structure du tissu osseux envisagée comme expression de différences dans la vitesse de l'accroissement // Arch. Biol. V. 58. P. 315–330.
- Andrade R.C., Bantim R.A., Lima F.J., Campos L.D., Eleutéri L.H., Sayão J.M., 2015. New data about the presence and absence of the external fundamental system in archosaurs // Cad. Cult. Ciência. V. 14. P. 200–211.
- Averianov A.O., Skutschas P.P., Lopatin A.V., 2023. Ontogeny and miniaturization of Alvarezsauridae (Dinosauria, Theropoda) // Bio. Comm. V. 68. № 2. P. 65–73. <https://doi.org/10.21638/spbu03.2023.201>
- Bapinaev R.A., Golovneva L.B., Zolina A.A., Averianov A.O., Skutschas P.P., 2023. New data on high-latitude hadrosaurid dinosaurs from the Upper Cretaceous Kakanaut formation of Chukotka, Russia // Cret. Res. V. 149. 105552.
- Bennett S.C., 1993. The ontogeny of *Pteranodon* and other pterosaurs // Paleobiology. V. 19. P. 92–106.
- Boitsova E.A., Skutschas P.P., Sennikov A.G., Golubev V.K., Masuytin V.V., Masuytina O.A., 2019. Bone histology of two pareiasaurs from Russia (*Deltavjatia rossica* and *Scutosaurus karpinskii*) with implications for pareiasaurian palaeobiology // Biol. J. Linn. Soc. V. 128. № 2. P. 289–310. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blz094>
- Botha J., Huttenlocker A., 2021. Nonmammalian Synapsids // Vertebrate skeletal histology and paleohistology. de Buffrénil V., de Ricqlès A.J., Zylberberg L., Padian K. (Eds). Boca Raton, CRC Press. P. 550–563.
- Castanet J., Francillon-Viellot H., Meunier E., De Ricqlès A., 1993. Bone and individual aging. // Bone, Hall B.K. (Ed). London, UK, CRC Press. P. 245–283.
- Castanet J., Naulleau G., 1974. Données expérimentales sur la valeur des marques squelettiques comme indicateur de l'âge chez *Vipera aspis* (L.) (Ophidia, Viperidae) // Zoologica Scripta. V. 3. P. 201–208.
- Castanet J., Smirina E.M., 1990. Introduction to the skeletochronological method in amphibians and reptiles // Annales des Sciences Naturelles, Zoologie 13e Series. V. 11. P. 191–196.
- Cerda I.A., Chinsamy A., Pol D., Apaldetti C., Otero A., Powell J.E., et al., 2017. Novel insight into the origin of the growth dynamics of sauropod dinosaurs // PLoS ONE. V. 12. № 6. e0179707. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0179707>

- Cullen T.M., Brown C.M., Chiba K., Brink K.S., Makovicky P.J., Evans D.C., 2021. Growth variability, dimensional scaling, and the interpretation of osteohistological growth data // *Biol. Lett.* V. 17. 20210383. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2021.0383>
- de Buffrénil V., Castanet J., 2000. Age estimation by skeletochronology in the Nile monitor (*Varanus niloticus*), a highly exploited species // *J. Herpetol.* V. 34. P. 414–424.
- de Buffrénil V., Quilhac A., 2021. Bone Tissue Types: A Brief Account of Currently Used Categories // *Vertebrate skeletal histology and paleohistology*. de Buffrénil V., de Ricqlès A.J., Zylberberg L., Padian K. (Eds). Boca Raton, CRC Press. P. 148–182.
- de Buffrénil V., Quilhac A., 2021a. Bone Remodeling // *Vertebrate skeletal histology and paleohistology*. de Buffrénil V., de Ricqlès A.J., Zylberberg L., Padian K. (Eds). Boca Raton, CRC Press. P. 229–246.
- de Buffrénil V., Quilhac A., Castanet J., 2021. Cyclical growth and skeletochronology // *Vertebrate skeletal histology and paleohistology*. de Buffrénil V., de Ricqlès A.J., Zylberberg L., Padian K. (Eds). Boca Raton, CRC Press. P. 626–644.
- de Buffrénil V., Quilhac A., Cubo J., 2021a. Accretion Rate and Histological Features of Bone // *Vertebrate skeletal histology and paleohistology*. de Buffrénil V., de Ricqlès A.J., Zylberberg L., Padian K. (Eds). Boca Raton, CRC Press. P. 221–228.
- de Ricqlès A., Padian K., Horner J.R., Francillon-Vieillot H., 2000. Paleohistology of the bones of pterosaurs (Reptilia: Archosauria): anatomy, ontogeny and biochemical implications // *Zool. J. Linn. Soc.* V. 129. P. 349–385.
- Eden C.S., Whiteman H.H., Duobinis-Gray L., Wissinger S.A., 2007. Accuracy assessment of skeletochronology in the Arizona tiger salamander (*Ambystoma tigrinum nebulosum*) // *Copeia*. № 2. P. 471–477.
- Erickson G.M., 2005. Assessing dinosaur growth patterns: a microscopic revolution // *Trends Ecol. Evol.* V. 20. 677e684. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.08.012>
- Erickson G.M., Rogers K.C., Yerby S.A., 2001. Dinosaur growth patterns and rapid avian growth rates // *Nature*. V. 412. P. 429–433.
- Fernández-Dumont M.L., Pereyra M.E., Bona P., Apes-teguía S., 2021. New data on the palaeosteohistology and growth dynamic of the notosuchian *Araripesuchus Price*, 1959 // *Lethaia*. <https://doi.org/10.1111/let.12423>
- Francillon H., 1979. Etude expérimentale des marques de croissance sur les humerus et les femurs des tritons cretes (*Triturus cristatus* Laurenti) en relation avec la détermination de l'âge individuel // *Acta Zoologica Stockholm*. V. 60. P. 223–232.
- Francillon H., Castanet J., 1985. Mise en évidence expérimentale du caractère annuel des lignes d'arrêt de croissance squelettique chez *Rana esculenta* (Amphibia, Anura) // *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences. Ser. 3*. V. 300. P. 327–332.
- Francillon-Vieillot H., de Buffrénil V., Castanet J., Géraudie J., Meunier F.J., Sire J.Y., Zylberberg L., de Ricqlès A., 1990. Microstructure and mineralization of vertebrate skeletal tissues // *Skeletal biomineralization: patterns, processes and evolutionary trends*. Carter J.G., (Ed.). New York (NY), Van Nostrand Reinhold. P. 471–548.
- Francillon-Vieillot H., Arntzen J.W., Geraudie J., 1990a. Age, growth and longevity of sympatric *Triturus cristatus*, *T. narinoratus* and their hybrids (Amphibia, Urodela): a skeleto-chronological comparison // *J. Herpetol.* V. 24. P. 13–22.
- Frazier J., 1985. A review of in vivo labels for studies of age determination and growth in amphibians and reptiles // *Herpetologica*. V. 41. P. 222–227.
- Frazier J., 1985a. Tetracycline as in vivo label in bones of green turtles, *Chelonia mydas* (L.) // *Herpetologica*. V. 41. P. 228–234.
- Griffin T.C., Stocker R.M., Colleary C., Stefanic C.M., Lessner E.J., Riegler M., Formoso K., Koeller K., Nesbitt S.J., 2021. Assessing ontogenetic maturity in extinct saurian reptiles // *Biol. Rev.* V. 96. P. 470–525. 470 doi: 10.1111/brv.12666
- Hayashi S., Kubo M.O., Sánchez-Villagra M.R., Taruno H., Izawa M., Shiroma T., Nakano T., Fujita M., 2023. Variation and process of life history evolution in insular dwarfism as revealed by a natural experiment // *Front. Earth Sci.* V. 11. 1095903. doi: 10.3389/feart.2023.1095903
- Horner J., de Ricqlès A., Padian K., 1999. Variation in dinosaur skeletochronology indicators: Implications for age assessment and physiology // *Paleobiology*. V. 25. P. 295–304. 10.1017/S0094837300021308
- Huttenlocker A.K., Woodward H., Hall B.K., 2013. The biology of bone // *Bone Histology of Fossil Tetrapods: Advancing Methods, Analysis, and Interpretation*. Padian K., Lamm E-T., (Eds). Berkeley: University of California Press. P. 13–34.
- Jordana X., Marín-Moratalla N., Moncunill-Solà B., Nacarino-Meneses C., Köhler M., 2016. Ontogenetic changes in the histological features of zonal bone tissue of ruminants: A quantitative approach // *C.R. Palevol*. V. 15. P. 255–266.
- Khonsue W., Matsui M., 2001. Absence of Lines of Arrested Growth in Overwintered Tadpoles of the American Bullfrog, *Rana catesbeiana* (Amphibia, Anura). *Current Herpetology*. V. 20. № 1. P. 33–37.
- Klein N., Sander P.M., 2008. Ontogenetic stages in the long bone histology of sauropod dinosaurs // *Paleobiology*. V. 34. P. 248–264.
- Klein N., Foth C., Schoch R.R., 2017. Preliminary observations on the bone histology of the Middle Triassic pseudosuchian archosaur *Batrachotomus kupferzellensis*

- reveal fast growth with laminar fibrolamellar bone tissue // *J. Vertebr. Paleontol.*
DOI: 10.1080/02724634.2017.1333121
- Kolb C., Scheyer T.M., Veitschegger K., Forasiepi A.M., Amson E., Van der Geer A.A.E., Van den Hoek Ostende L.W., Hayashi S., Sánchez-Villagra M.R., 2015. Mammalian bone palaeohistology: A survey and new data with emphasis on island forms // *Peer J.V.* 3. e1358.
- Konietzko-Meier D., Sander P.M., 2013. Long bone histology of *Metoposaurus diagnosticus* (Temnospondyli) from the Late Triassic of Krasiejów (Poland) and its paleobiological implications // *J. Vertebr. Paleontol.* V. 33. № 5. P. 1003–1018.
- Marangoni F., Schaefer E.F., Cajade R., Tejedo M., 2009. Growth marks formation and chronology of two neotropical anuran species // *J. Herpetol.* V. 43. P. 446–450.
- Margerie E. de, Cubo J., Castaney J., 2002. Bone typology and growth rate: testing and quantifying “Amprino’s rule” in the mallard (*Anas platyrhynchos*) // *C.R. Acad. Sci. Paris (Sci. Vie).* V. 325. P. 221–230.
- Martin D., Currie P., Kundrát M., 2023. Variability of bone microstructure and growth lines in the evolution of troodontids and dromaeosaurids // *Acta Zoologica.* V. 105. № 5. P. 135–175. 10.1111/azo.12467.
- Martinez-Maza C., Alberdi M.T., Nieto-Diaz M., Prado J.L., 2014. Life history traits of the Miocene *Hipparion concudense* (Spain) inferred from bone histological structure // *PLoS ONE.* V. 9. e1358.
doi: 10.1371/journal.pone.0103708
- Mascarenhas-Junior P.B., Bochetti-Bassetti L.A., Sayao J.M., 2021. Bone histology of Broad-snouted Caiman *Caiman latirostris* (Crocodylia: Alligatoridae) as tool for morphophysiological inferences in Crocodylia // *Acta Herpetol.* V. 16. P. 109–121.
- Mitchell J., Sander P.M., Stein K., 2017. Can secondary osteons be used as ontogenetic indicators in sauropods? Extending the histological ontogenetic stages into senescence // *Paleobiology.* V. 43. P. 321–342.
- Nelson R.C., Bookhout T.A., 1980. Counts of Periosteal Layers Invalid for Aging Canada Geese // *J. Wildl. Manag.* V. 44. № 2. P. 518–521.
- Padian K., Horner J.R., Ricqlès A., 2004. Growth in small dinosaurs and pterosaurs: the evolution of archosaurian growth strategies // *J. Vert. Paleontol.* V. 24. № 3. P. 555–571.
- Padian K., Woodward H.N., 2021. Archosauromorpha: Avemetatarsalia – dinosaurs and their relatives // *Vertebrate skeletal histology and paleohistology.* de Buffrénil V., de Ricqlès A.J., Zylberberg L., Padian K. (Eds). Boca Raton, CRC Press. P. 511–549.
- Picasso M.B.J., Hospitaleche C.A., 2024. Hindlimb bones texture through postnatal ages of *Rhea americana* (Aves: Palaeognathae) // *Anat. Histol. Embryol.* V. 53. e13004.
<https://doi.org/10.1111/ahe.13004>
- Ponton F., Elzanowski A., Castanet J., Chinsamy A., Margerie E. de, Ricqlès A. de, Cubo J., 2004. Variation of the outer circumferential layer in the limb bones of birds // *Acta Ornithol.* V. 39. P. 21–24.
DOI: 10.3161/068.039.0210
- Prondvai E., Godefroit P., Adriaens D., Hu D.-Yu., 2018. Intrasketal histovariability, allometric growth patterns, and their functional implications in bird-like dinosaurs // *Sci Rep.* V. 8. № 258.
<https://doi.org/10.1038/s41598-017-18218-9>
- Sander P.M., 2000. Long bone histology of the Tendaguru sauropods: implications for growth and biology // *Paleobiology.* V. 26. № 3. P. 466–488.
- Sander P.M., Mateus O., Laven T., Knötschke N., 2006. Bone histology indicates insular dwarfism in a new Late Jurassic sauropod dinosaur // *Nature.* V. 441. P. 739–741.
- Schucht P.J., Klein N., Lambertz M., 2021. What’s my age again? On the ambiguity of histology based skeletochronology // *Proc. R. Soc. B.* V. 288. 20211166.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2021.1166>
- Sinsch U., 2015. Review: Skeletochronological assessment of demographic life-history traits in amphibians // *Herpetological Journal.* V. 25. P. 5–13.
- Skutschas P.P., Boitsova E.A., Averianov A.O., Sues H-D., 2017. Ontogenetic changes in long-bone histology of an ornithomimid theropod dinosaur from the Upper Cretaceous Bissekty Formation of Uzbekistan // *Historical Biology.* V. 29. № 6. P. 715–729,
DOI: 10.1080/08912963.2016.1233180
- Skutschas P.P., Stein K., 2015. Long bone histology of the stem salamander *Kokartus honorarius* (Amphibia: Caudata) from the Middle Jurassic of Kyrgyzstan // *J. Anat.* V. 226. P. 334–347.
- Skutschas P.P., Saburov P.G., Boitsova E.A., Kolchanov V.V., 2019. Ontogenetic changes in long-bone histology of the cryptobranchid *Eoscapherpeton asiaticum* (Amphibia: Caudata) from the Late Cretaceous of Uzbekistan // *Comptes Rendus Palevol.* V. 18. № 3. P. 306–316.
- Skutschas P.P., Saburov P.G., Uliakhin A.V., Kolchanov V.V., 2024. Long bone morphology and histology of the stem salamander *Kulgeriherpeton ultimum* (Caudata, Karauridae) from the Lower Cretaceous of Yakutia // *Paleontological Journal.* V. 58. P. 101–111.
- Słowiak J., Szczygielski T., Ginter M., Fostowicz-Freluk Ł., 2020. Uninterrupted growth in a non-polar hadrosaur explains the gigantism among duck-billed dinosaurs // *Palaeontology.* V. 63. № 4. P. 579–599.
<https://doi.org/10.1111/pala.12473>
- Smirina E.M., Tselarius A. Yu., 1996. Aging, longevity, and growth of the desert monitor (*Varanus griseus* Daud.) // *Russian Journal of Herpetology.* V. 3. P. 130–142.
- Smirina E.M., Tselarius A. Yu., 1998. Vital bone marking of desert monitor (*Varanus griseus* DAUD.) in

- nature // Russian Journal of Herpetology. V. 5. P. 157–160.
- Snover M.L., Avens L., Hohn A.A., 2007. Back-calculating length from skeletal growth marks in loggerhead sea turtles *Caretta caretta* // Endangered Species Research. V. 3. P. 95–104.
- Snover M.L., Hohn A.A., Goshe L.R., Balazs G.H., 2011. Validation of annual skeletal marks in green sea turtles *Chelonia mydas* using tetracycline labeling // Aquat. Biol. V. 12. P. 197–204.
- Steel L., 2008. The palaeohistology of pterosaur bone: an overview // Flugsaurier: pterosaur papers in honour of Peter Wellnhofer. Zitteliana, Series B, V. 28. Special volume, Buffetaut E., Hone D.W.E., (Eds). P. 109–125.
- Stein K., Csiki Z., Rogers K.C., Weishampel D.B., Redelstorff R., Carbadillo J.L., Sander P.M., 2010. Small body size and extreme cortical bone remodeling indicate phyletic dwarfism in *Magyarosaurus dacus* (Sauropoda: Titanosauria) // Proc. Nat. Acad. Sci. V. 107. № 20. P. 9258–9263.
- Stein K., Prondvai E., 2014. Rethinking the nature of fibrolamellar bone: an integrative biological revision of sauropod plexiform bone formation // Biol. Rev. V. 89. P. 24–47.
- Veitschegger K., Kolb C., Amson E., Scheyer T.M., Sánchez-Villagra M.R., 2018. Palaeohistology and life history evolution in cave bears, *Ursus spelaeus sensu lato* // PLoS ONE. V. 13. № 11. e0206791. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0206791>
- Wagner A., Schabensberger R., Sztatecsny M., Kaiser R., 2011. Skeletochronology of phalanges underestimates the true age of long-lived Alpine newts (*Ichthyosaura alpestris*) // Herpetological Journal. V. 21. P. 145–148.
- Watanabe J., Matsuoka H., 2013. Ontogenetic change of morphology and surface texture of long bones in the gray heron (*Ardea cinerea*, Ardeidae) // Paleornithological Research. V. 2013. P. 279–306.
- Woodward H.N., Horner J.R., Farlow J.O., 2011. Osteohistological evidence for determinate growth in the American Alligator // J. Herpetol. V. 45. P. 339–342. <https://doi.org/10.1670/10-274.1>.
- Woodward H.N., Horner J.R., Farlow J.O., 2014. Quantification of intraskeletal histovariability in *Alligator mississippiensis* and implications for vertebrate osteohistology // Peer J. V. 2. e422. <https://doi.org/10.7717/peerj.422>
- Woodward H.N., Padian K., Lee A.H., 2013. Skeletochronology // Bone histology of fossil tetrapods – advancing methods, analysis and interpretation. Padian K., Lamm E.-T. (Eds). Berkeley. University of California Press. P. 195–215.
- Woodward B.H., Freedman F.L., Farlow J., Horner J., 2015. *Maiaasaura*, a model organism for extinct vertebrate population biology: A large sample statistical assessment of growth dynamics and survivorship // Paleobiology. V. 41. P. 1–25. [10.1017/pab.2015.19](https://doi.org/10.1017/pab.2015.19).

DETERMINATION OF INDIVIDUAL AGE AND ONTOGENETIC STAGES OF FOSSIL TETRAPODS USING PALEOHISTOLOGICAL METHODS

P. P. Skutschas*, V. V. Kolchanov**

Saint Petersburg State University, Saint Petersburg, 199034 Russia

*e-mail: skutchas@mail.ru, p.skutschas@spbu.ru

**e-mail: veniamin.kolchanov@mail.ru

The determination of individual age and ontogenetic stage (juvenile, subadult, adult) of fossil vertebrates is important for the initial determination of taxonomic affiliation, as well as for further evolutionary and paleobiological interpretations. Determination of individual age and ontogenetic stage (= relative age) is carried out by various methods, including paleohistological analysis. The study of thin sections of tetrapod bones allows us to assume how many years the animal lived (skeletochronological method) and to determine the ontogenetic stage according to a set of age-related histological markers: change in the type of bone matrix and vascularization, change in the distance between growth marks, formation of the external fundamental system (EFS), formation of the inner (endosteal) and outer (periosteal) circumferential layers (OCL, ICL), occurrences of secondary remodeling – Haversian substitution and formation of trabeculae. Depending on the phylogenetic position and biological peculiarities of the study group of tetrapods, the set of age “histologic markers” may be different.

Keywords: tetrapods, bone tissue, skeletochronology, ontogenetic markers

Посвящается Галине Александровне Клевезаль

СКЕЛЕТОХРОНОЛОГИЯ АМФИБИЙ И РЕПТИЛИЙ: ОСНОВЫ МЕТОДОЛОГИИ, РАЗНООБРАЗИЕ ЗАДАЧ И ПЕРСПЕКТИВЫ

© 2024 г. С. М. Ляпков*

Биологический факультет Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова,
Москва, 119234 Россия

*e-mail: lyapkov@mail.ru

Поступила в редакцию 06.07.2024 г.

После доработки 17.07.2024 г.

Принята к публикации 20.07.2024 г.

Скелетохронология, метод определения индивидуального возраста у позвоночных животных с годовым циклическим ростом, получил широкое распространение благодаря своей надежности, возможности определять возраст животных прижизненно, а также возможности ретроспективно оценивать размеры тела по размерам ежегодных ростовых меток. Цель обзора — дать представление об особенностях практического применения скелетохронологии и о разнообразных прикладных и общетеоретических задачах, возникающих на основе полученных данных по возрасту. Рассмотрены формирование регистрирующих структур (ростовых слоев и линий остановки роста) в трубчатых костях, другие регистрирующие структуры, основные задачи, решаемые на основе результатов применения метода, основные преимущества и ограничения методики.

Ключевые слова: трубчатые кости, методики изготовления срезов, определение возраста, линии остановки роста, темпы индивидуального роста

DOI: 10.31857/S0044513424060028, **EDN:** ujdolo

Скелетохронология — это «определение индивидуального возраста амфибий и рептилий по ростовым слоям на срезах костей конечностей, и особенно прижизненное, по слоям на срезах фаланг пальцев...» (Клевезаль, Смирин, 2016). «В скелетохронологическом анализе подсчитывается количество циклических годовых ростовых меток в первичном периостелиальном кортексе костей» (Скучас, Колчанов, 2024). Этот метод определения индивидуального возраста у пойкилотермных животных с годовым циклическим ростом получил широкое распространение благодаря своей надежности, возможности определять возраст животных прижизненно, а также возможности ретроспективно оценивать размеры тела по размерам ежегодных ростовых меток. Цель моего обзора — рассмотреть применение скелетохронологии для определения индивидуального возраста и для решения разнообразных прикладных и общетеоретических задач, возникающих на основе полученных данных по возрасту. Моей целью также было описание возможностей и ограничений метода для широкого круга зоологов и специалистов близких специальностей, не имеющих опыта его применения.

ФОРМИРОВАНИЕ И ИССЛЕДОВАНИЕ РЕГИСТРИРУЮЩИХ СТРУКТУР¹ В ТРУБЧАТЫХ КОСТЯХ

В трубчатых костях амфибий и рептилий ростовые слои, включающие в себя линии остановки роста (lines of arrested growth, далее для краткости — LAGs), формируются в периостальной части (Румянцев, 1958; Клейненберг, Смирин, 1969; Смирин, 1972). Ростовые слои могут формироваться также в эндостальной части трубчатых костей, но они малопригодны для скелетохронологического исследования, поскольку выражены менее четко, а кроме того, при увеличении объема костномозговой полости эндостальная кость резорбируется обычно

¹ Первоначально «регистрирующими структурами» называли те части организмов, в которых в процессе роста формируются элементы (слои, зоны и т.п.), сохраняющиеся на протяжении длительного периода (Мина, Клевезаль, 1970). Примерами могут служить раковины моллюсков, чешуя и отолиты рыб, периостальная кость и дентин зубов млекопитающих. Однако позднее этот термин стали использовать для обозначения отдельных элементов, обычно ростовых слоев, и именно в этом значении термин используется в настоящей статье.

в значительной степени или полностью. В редких случаях, у взрослых ящериц, площадь эндостальной кости на поперечном срезе бедра может быть больше площади костномозговой полости, но при этом хорошо различимые ростовые слои и LAGs отсутствуют (Кидов и др., 2023а, рис. 2). Важно также учитывать, что наибольшее число ростовых слоев формируется вблизи середины диафиза кости, и по мере продвижения от середины диафиза к эпифизам вероятность увидеть на поперечных срезах полный набор ростовых слоев и LAGs снижается (Rozenblut, Ogielska, 2005, Fig. 11 и 12).

Следует также отметить, что у амфибий и рептилий LAGs формируются, как правило, во всех случаях, в отличие от современных птиц и крупных млекопитающих, а также некоторых групп ископаемых тетрапод (обзор см. Скучас, Колчанов, 2024).

У амфибий и рептилий умеренной зоны в течение активного периода в годовом цикле обычно формируется один ростовой слой, ограниченный одной LAG. Эта закономерность была доказана с помощью введения животным тетрациклиновой метки, которая локализуется в узкой зоне трубчатой кости в период, соответствующий остановке роста (Смирин, 1972). Такая остановка роста происходит либо во время зимовки, либо во время летней спячки. Существует довольно много исключений из этой закономерности, наиболее важные будут рассмотрены в дальнейшем.

Оценка темпов резорбции и количества резорбированных LAGs

По мере роста животного и увеличения размеров костномозговой полости может увеличиваться и число внутренних LAGs, подвергшихся полной резорбции. Очевидно, общей закономерностью является более высокая вероятность резорбции большего числа внутренних LAGs у наиболее старых особей в выборке. Для количественной оценки размеров потенциально резорбированных LAGs необходимо дополнительно к взрослым особям иметь группу годовиков, а лучше — еще и двухлетних особей той же популяции, для сравнения наружного диаметра их кости с величиной костномозговой полости взрослых особей. В идеале, для каждой популяции даже одного вида (особенно широкоареального) следует иметь свою «корректирующую» группу неполовозрелых особей (Э.М. Смирин, личное сообщение). Более подробное описание процедуры оценки количества резорбированных внутренних LAGs — см. Hemelaar, 1985; Клевезаль, Смирин, 2016. В обзоре (Клевезаль, Смирин, 2016) так же подробно рассмотрены другие сложные случаи отсутствия соответствия количества видимых ростовых слоев и LAGs возрасту особи, такие как сдвоенные LAGs и невозможность различения крайних внешних LAGs вследствие крайне медленного роста у наиболее старых особей.

«Голень vs бедро vs фаланга пальца»

При возможности выбора между фалангами пальцев и более крупными костями конечностей обычно отдают предпочтение крупным костям, особенно в тех случаях, когда заранее известно, что в исследуемой выборке много старых особей. У таких животных расстояние между наружными LAGs может быть настолько малым, что на срезах фаланг эти LAGs будут сливаться, но могут быть идентифицированы на срезах больших костей. У большинства бесхвостых амфибий в качестве наиболее крупной и удобной кости выбирают бедренную кость. Однако наше исследование небольших выборок травяных и остромордых лягушек позволило сделать заключение, что в кости голени костномозговая полость меньше, и поэтому в них выше вероятность неполной резорбции LAGs, соответствующих 1-й и 2-й зимовкам. Э.М. Смирин, посмотрев срезы бедренных костей и костей голени лягушек из этих выборок, согласилась с моим заключением (Ляпков, неопубликованные данные; Смирин, личное сообщение).

При сравнении количества и качества LAGs в фалангах и больших трубчатых костях были получены разнообразные результаты. Так, не было выявлено различий между числом LAGs в плечевой кости и фаланге пальцев у 10 особей обыкновенного тритона (Marnell, 1997). У 14 взрослых ящериц *Psammotriton algirus* были изготовлены поперечные срезы фаланг, бедренной и плечевой костей, и у всех особей различий по числу LAGs не выявлено (Comas et al., 2016). Темп резорбции в фалангах может быть выше, чем в бедре и голени (у крабоядной лягушки (*Fejervarya cancrivora*) — Rajmira, 2022), или, наоборот, — ниже (у агамы *Laudakia stoliczka* — Smirina, Ananjeva, 2007). Вполне вероятно, у каждого вида существует свое соотношение, и поэтому необходимо исследовать каждый из видов в поисках трубчатой кости с минимальным темпом резорбции костномозговой полости (Sahoo, Kara, 2017).

Недостатки и преимущества использования фаланг пальцев

К недостаткам, как уже отмечалось, относятся сравнительно мелкие размеры кости, что существенно уменьшает расстояние между линиями склеивания, соответствующими последним зимовкам, и повышает вероятность их полного слияния. Кроме того, у долгоживущих видов число слоев и LAGs в фалангах может быть всегда меньше реального возраста особи (Plytycz, Bigaj, 1993; Eden et al., 2007; Wagner et al., 2011; Sinsch, 2015). Также было сделано предположение, что рост фаланг пальцев в толщину с возрастом прекращается,

в то время как более крупные трубчатые кости продолжают расти (Smirina, Ananjeva, 2007).

Отдельной группой стоят вопросы научной этики и охраны редких и исчезающих видов, поскольку в большинстве случаев остается неясным, насколько сильно процедура отрезания фаланг пальцев снижает выживаемость (Ginnan et al., 2014; Zamora-Camacho et al., 2023).

К преимуществам использования фаланг относятся уже упоминавшиеся сравнительно низкие темпы резорбции костномозговой полости и, следовательно, меньшая вероятность полной резорбции первой LAG (Smirina, Ananjeva, 2007; Quiroga et al., 2015). Интересно отметить, что у круглоголовок *Phrynocephalus vlantali* лучшие срезы получают из проксимальной половины фаланг, благодаря ненаправленному удлинению этой части кости (Ma et al., 2022). Хорошие результаты получаются также при использовании для изготовления срезов фаланг *Salamandrina perspicillata* (Bovero et al., 2006). У южноамериканских субтропических видов бесхвостых амфибий наблюдались более стабильное формирование LAGs и их лучшая выраженность в фалангах пальцев, по сравнению с бедренной и плечевой костями (Brum et al., 2019). При этом, также согласно утверждению авторов, LAGs были видны лучше на срезах фаланги 4-го пальца задней конечности, в сравнении с 3-м пальцем. Такая однотипность результата не вполне понятна, поскольку было исследовано 11 видов, относящихся к 8 разным семействам: Alsodidae, Centronelidae, Bufonidae, Hylidae, Leptodactylidae, Microhylidae, Odontophrynidae, Phyllomedusidae.

Оптимизация процесса изготовления и окрашивания срезов

Обычно срезы кости изготавливают на замораживающем микротоме, что, в отличие от заключения в парафин, позволяет существенно ускорить процесс. Окрашенные срезы помещают затем на предметное стекло в 100%-й глицерин и, расправив, накрывают покровным стеклом, т.е. изготавливают временные препараты. Существует еще несколько способов сэкономить время изготовления срезов. Вместо замораживания кости в воде, можно использовать более удобную среду, например, реагент для криоблоков Tissue-Tek (Sinsch et al., 2010). Другой удобный вариант — заключение кости в гисторезин (Sinsch et al., 2002), позволяющий получать срезы без замораживания. В двух последних случаях, вместо санного, можно использовать ротационный микротом.

Существуют также коммерческие фирмы (в т.ч. Matson lab (<https://matsonslab.com/>), которые в середине 2000-х гг. изготавливали окрашенные срезы из фаланг пальцев лягушек.

Большие сложности (и соответственно — потери времени) возникают в процессе подготовки мелких фаланг пальцев и при работе с ними на микротоме. Обычно такие фаланги заключают в парафиновые блоки. В качестве альтернативы было предложено проводить предварительное тотальное окрашивание всей фаланги (Hasumi, Watanabe, 2007), которое делает ее более заметной и упрощает подготовку к работе на замораживающем микротоме.

Изучение окрашенных срезов, работа одновременно с несколькими операторами и отбраковка сомнительных случаев

Для исследования сложных случаев, т.е. когда ростовые слои и LAGs четко не различаются и плохо идентифицируются, была предложена стратегия совместной работы нескольких операторов (Смирин и др., 1994). Таким способом можно было отделить по крайней мере более надежно идентифицируемые срезы от самых сомнительных случаев. Скромный опыт автора позволяет предложить иную модификацию этой стратегии: совместное рассмотрение всеми операторами каждого из несовпадающих случаев, что позволяет выявить явно ошибочные определения числа LAGs любым из операторов. В результате остаются лишь те случаи, которые каждый из операторов считает действительно сомнительными. И лучшее решение для таких общепризнанных сомнительных случаев — исключить их из выборки. С такой отбраковкой сомнительных случаев вполне согласна Э.М. Смирин (Смирин, личное сообщение).

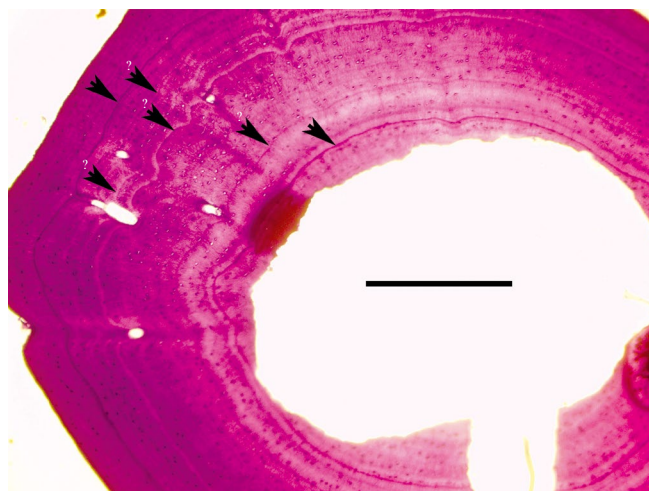


Рис. 1. Пример дополнительных LAGs на срезе кости голени (4 такие линии отмечены стрелками со знаком вопроса), которые могут быть неотличимы от LAGs, соответствующих зимовкам (отмечены стрелками): двухгодовалая озерная лягушка из камчатской популяции с длительным периодом активности в течение годового цикла. Длина отрезка 1 мм.

Отметим также, что такие сомнительные случаи встречаются довольно редко — рис. 1 (см. также Lyapkov et al., 2021).

Другие методы визуализации LAGs

Вместо изготовления окрашенных поперечных срезов была предпринята попытка использования продольных шлифов трубчатых костей. Полученные препараты рассматривали в поляризационном свете, что давало возможность не только увидеть все LAGs, но и проследить их изменения от середины диафиза к эпифизам (Корнилова и др., 1996). Однако этот метод не получил широкого распространения, поскольку приготовление шлифов занимало приблизительно столько же времени, сколько изготовление срезов, а качество полученных неокрашенных шлифов было существенно ниже.

Недавно были опубликованы результаты применения петрографических шлифов трубчатых костей нескольких видов амфибий и рептилий, в сравнении с результатами применения окрашенных срезов тех же костей (Schucht et al., 2021). В большинстве случаев количество LAGs на гистологических срезах превышало таковое на шлифах, обратное соотношение наблюдалось реже. При этом количество LAGs не всегда совпадало с реальным (известным заранее) возрастом животного. Авторы не приводят объяснений таким различиям, но поскольку каждый вид был представлен всего лишь одним экземпляром (даже хуже, чем в коллекции Ноя), причем долгое время содержавшимся в неволе, следует считать результаты этого исследования не более чем предварительными.

ОСНОВНЫЕ РЕШАЕМЫЕ ЗАДАЧИ

Оценка индивидуального возраста, возраста достижения половой зрелости и других демографических характеристик

При применении метода скелетохронологии обычной задачей является оценка возрастного распределения исследуемой популяции или ее половозрелой части, а также возраста достижения половой зрелости (первого размножения) и максимального возраста.

Кроме того, на основании данных возрастного распределения часто определяют выживаемость и ожидаемую продолжительность жизни, по формулам Робсона и Чапмана (Robson, Chapman, 1961, цит. по: Miaud et al., 1999). При этом далеко не во всех исследованиях проводится проверка на постоянство возрастного распределения, что является необходимым условием получения оценок по этим формулам. Поэтому для оценок погодовой выживаемости также используют построение

таблиц выживания (life tables), причем необходимые для выделения генераций данные по возрастам в исследуемой выборке часто получают с помощью скелетохронологии.

Принято считать, что рост амфибий по завершении метаморфоза и рост молоди рептилий происходит первоначально максимально быстро. Последующее замедление роста связано с достижением половой зрелости, поскольку происходит перераспределение ресурсов, большая часть которых в дальнейшем расходуется на формирование гонад. На основании такого допущения замедление роста, проявляющееся как значительное снижение расстояния между последующими LAGs, интерпретируется как достижение половой зрелости. Поэтому LAG, предшествующую такому замедлению роста, и считают соответствующей возрасту наступления половой зрелости.

Особо следует отметить, что возраст первого размножения далеко не всегда может быть определен только на основании размеров и данных скелетохронологии. В простейшем случае необходима выборка половозрелых особей, собранных в период размножения. Кроме того, дополнительные данные для коррекции оценки этого возраста могут быть получены на основании повторных отловов ранее меченых особей. Например, у бурых лягушек — это вышедшие из одного водоема метаморфы известного года рождения. Это могут быть и немеченые особи, (ре)интродуцированные на ранних стадиях жизненного цикла (икра, головастики или метаморфы) в водоемы местности, где данный вид отсутствует полностью. Так, после реинтродукции кладок икры остромордой лягушки было установлено, что на юге Швеции после первой зимовки становятся половозрелыми и приходят в нерестовые водоемы только немногочисленные самцы (Lardner, Loman, 2009), в то время как самки созревают минимум на год позднее.

Оценка темпов роста

Как уже отмечалось выше, рост амфибий и рептилий характеризуется наиболее высокими темпами до полового созревания, а затем замедляется, более или менее сильно. Но необходимо иметь в виду, что возрастная динамика темпов роста может демонстрировать высокую изменчивость, даже в пределах одной популяции. Так, при исследовании двух популяций травяной лягушки в юго-западной части ареала вида (Augert, Joly, 1993) было выявлено несколько типов «скелетограмм», которые различались расстояниями между соседними LAGs (Fig. 3 и 4), а также временем начала замедления роста. Это замедление могло начинаться не только после 2-й и 3-й зимовок, но и в более позднем возрасте, после окончания

5-й зимовки. Поскольку половая зрелость у лягушек в равнинных популяциях востока Франции наступает обычно после 2-й, но не позднее чем после 3-й зимовки, выявленные высокие темпы роста после 4-й и 5-й зимовок не соответствуют ожидаемому замедлению роста, связанному с перераспределением ресурсов на размножение.

Встречаются (хотя и редко) исключения из обычной динамики темпов роста пойкилотермных позвоночных животных по мере взросления. Широко известен случай повторного ускорения роста после достижения половой зрелости в некоторых популяциях арктического гольца, который был описан как часто встречающийся вариант у половозрелых (иногда и у неполовозрелых) особей ручьевой мелкой формы после их переселения в сравнительно крупное озеро и перехода на питание рыбой (Alekseyev et al., 2009; Fig. 4 и 5). Аналогичное ускорение роста, но всегда после достижения половой зрелости (также как часто встречающийся вариант) было выявлено лишь в одной популяции травяной лягушки, населяющей ограниченную территорию дна старого глубокого карьера (Ляпков, 2021; рис. II.30 и II.31 и табл. II.19.). В этом случае ускорение темпов роста, вероятно, также связано с увеличением размеров особей и возможностью расширения размерного спектра объектов питания. Несколько менее выраженная картина ускорения темпов роста была выявлена у *Bufo sachalinensis* (Матушкина и др., 2024, рис. 4 В); в этом случае ускорение может быть связано с исходно очень мелкими размерами метаморфов этого вида и медленным достижением сравнительно крупных размеров, при которых наступает половая зрелость. Кроме отмеченных случаев у амфибий, известны похожие случаи и у рептилий. Так, у морских черепах *Caretta caretta* первые 4–5 LAGs расположены близко друг к другу, но в более позднем возрасте темпы роста заметно повышаются (Snover et al., 2010; Fig. 1 и 2), вследствие перехода молоди от пелагического образа жизни в открытом океане к жизни в прибрежной зоне. Интересно, что при исследовании других, географически близких популяций того же вида (у побережья юго-восточных штатов США и Азорских островов) подобной динамики темпов роста не выявлено. Очевидно, что во всех описанных случаях повторное ускорение темпов роста связано с пространственным изменением среды обитания или происходит вследствие такого сильного увеличения размеров, при котором изменяются отношения данной особи со средой. Отметим также, что согласно простейшим геометрическим расчетам (Cullen et al., 2021; Fig. 1, model 1: constant Δ radius), при постоянном приросте радиусов LAGs (что соответствует «скелетограммам» 3, 6 и 9, согласно Augert, Joly, 1993) происходит ускорение темпов

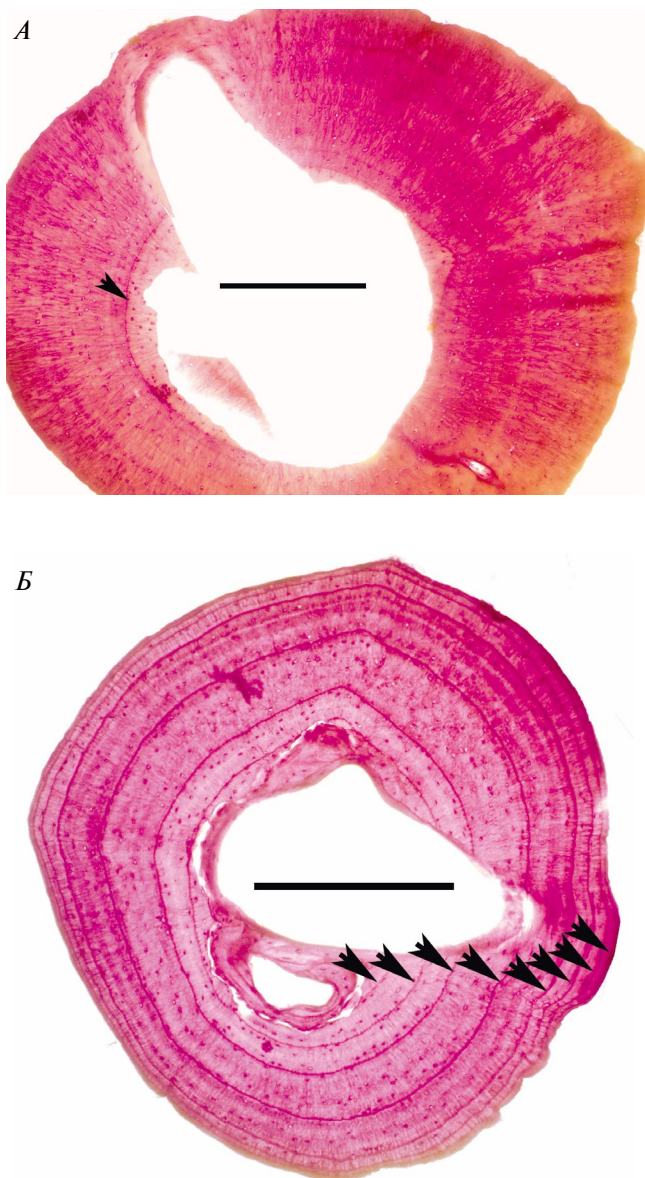


Рис. 2. Примеры быстрого (А) и медленного (Б) роста, оцениваемого по относительному расстоянию между LAGs. Приведены срезы голени остромордых лягушек из популяций: А – Брянского леса, половозрелый самец, длина тела 64 мм, 2 зимовки и Б – Югана, половозрелая самка, длина тела 58 мм, 9 зимовок. Описание популяций – см. Ляпков, 2021. Длина отрезка 1 мм.

увеличения как площади поперечного среза кости между двумя соседними LAGs, так и массы тела. Вместе с тем, такие скелетограммы в двух исследованных авторами популяциях травяной лягушки (Augert, Joly, 1993) встречаются наиболее редко.

Данные скелетохронологии используются также для изучения формирования половых различий по размерам в процессе постметаморфозного

роста у амфибий (обзор см. Ляпков, 2021; Cajade et al., 2013; Zhang, Lu, 2013) и постнатального роста рептилий (обзор см. Cox et al., 2007). Так, при исследовании нескольких популяций остромордой лягушки из различных регионов ее обширного ареала, было показано, что самцы крупнее самок, не только в пределах одного возраста (Ляпков, 2021), но и в пределах каждой из исследованных генераций каждого данного возраста (Ляпков и др., 2007). Поэтому причина более крупных размеров половозрелых самцов этого вида — в выявленных различиях между особями разного пола по темпам роста, но не в различиях в среднем возрасте. В обзоре по другим видам Anura (Zhang, Lu, 2013) было показано, что половые различия по темпам роста демонстрируют высокую степень межвидовой и межвозрастной изменчивости.

Географическая изменчивость темпов роста — еще одна актуальная тема современных исследований. У широкоареальных видов различия между популяциями из местообитаний с длительным и коротким периодом активности в годовом цикле могут обуславливать значительные различия в возрасте при сходных размерах. На рис. 2 показан срез кости голени 2-летнего самца остромордой лягушки из южной популяции, с длительностью сезона активности 7 мес. и срез кости голени 9-летней самки приблизительно такого же размера из северной популяции, с длительностью сезона активности около 3.5 мес. Судя по расположению LAGs, эта самка впервые размножалась в возрасте не менее 4 лет.

Не менее интересно исследование механизмов формирования межпопуляционной изменчивости максимальной продолжительности жизни в пределах данного вида. Согласно литературному обзору скелетохронологических исследований по хвостатым и бесхвостым амфибиям, максимальная продолжительность жизни ряда видов выше в горных популяциях (чем в равнинных), но не в высоких широтах (Zhang, Lu, 2012).

Ретроспективная оценка длины тела

Ретроспективная оценка длины тела основана на предварительном выборе уравнения зависимости длины тела от размеров среза трубчатой кости, с максимальным вкладом в изменчивость модели (согласно выбранному уравнению, и соответственно — минимальной величиной остаточной изменчивости). Далее, используя параметры выбранного уравнения, можно рассчитать неизвестное значение длины тела в данном возрасте по величине LAG, соответствующей данному возрасту (подробнее — Смирин, 1983). Несколько иной подход применили Маруноучи и соавт. (Marunouchi et al., 2000): они сравнивали длину тела *Rana japonica*,

рассчитанную по различным формулам, с реальными данными, полученными при повторном отлове тех же самых особей известного возраста. Согласно их результатам, наиболее сходными с измеренными значениями были значения длины тела, рассчитанные по формуле Даля-Леа (Ricker, 1992, цит. по: Marunouchi et al., 2000); формула представляет собой простую пропорцию (подробнее см. Смирин, Ройтберг, 2012). Удобство применения формулы пропорции состоит также в том, что при расчете длины тела никакие параметры уравнения не используются, как это делается при использовании большинства других формул. В свою очередь, эти параметры могут изменяться в зависимости от объема и состава выборки, по которой производится их оценка. Вместе с тем, согласно результатам повторных отловов морских черепах (Snover et al., 2007), аллометрическая модель соотношения между диаметром поперечных срезов плеча и длиной карапакса *Caretta caretta* подходит для ретроспективной оценки длины карапакса лучше, чем линейная.

При этом некоторые авторы считают использование вместо диаметра LAGs площади кольца, ограниченного двумя соседними LAGs, более точным способом ретроспективной оценки длины тела, причем не только у бесхвостых амфибий (Sinsch et al., 2010; Sinsch, 2015), но и у хвостатых (Homan et al., 2003). Однако эти авторы не приводят никаких сравнительных результатов применения двух обсуждаемых методов ретроспективной оценки длины тела, утверждая лишь, что площадь прироста на срезе кости точнее отражает величину прироста, чем диаметр LAGs. Учитывая различие в зависимости длины тела от линейных размеров LAGs и от площади части среза, ограниченной соседними LAGs (Cullen et al., 2021), это утверждение не является очевидным.

Полученные данные по длине тела групп одно-возрастных особей (полученным либо в результате группировки непосредственно измеренных особей известного возраста, либо в результате ретроспективной оценки длины тела) используют затем для оценки параметров уравнения роста, т.е. зависимости длины тела от возраста. Общепринятым считается использование линейной версии уравнения фон Бергаланффи, параметрами которого являются начальная и предельная величины длины тела и коэффициент роста (Мина, Клевезаль, 1976). S-образная кривая, соответствующая этому уравнению, характеризуется двумя перегибами, т.е. первоначальным ускорением роста и его последующим замедлением. Однако, как было показано выше, рост пойкилотермных позвоночных в ряде случаев может вторично ускоряться, что создает принципиально иную картину роста. В качестве

альтернативы, учитывающей такие сильные отклонения, было предложено производить простое сравнение одновозрастных групп особей по размерам (длине тела или весу), а также по приростам за известный интервал времени и скорости таких приростов (Ляпков, 2021).

Другие особенности роста, также создающие сложности при попытке его описания целиком, за весь жизненный цикл, были выявлены у рептилий со сравнительно мелкими размерами при вылуплении и крупными размерами взрослых особей. Так, у сравнительно мелких неполовозрелых *Caretta caretta* форма зависимости длины карапакса от диаметра поперечных срезов плеча отличалась от таковой у взрослых черепах (Snover et al., 2007). Поэтому было предложено проводить ретроспективную оценку длины карапакса отдельно у неполовозрелых и взрослых особей.

ОСНОВНЫЕ ПРЕИМУЩЕСТВА МЕТОДИКИ СКЕЛЕТОХРОНОЛОГИИ

Несомненным достоинством методики скелетохронологии является сравнительно малое количество времени, затрачиваемое для получения результатов: любая особь несет в себе регистрирующие структуры истории своего роста, и задача исследователя лишь в том, чтобы сделать эти структуры читаемыми. В этом состоит принципиальное отличие от использования методики мечения и повторных отловов; дополнительное преимущество скелетохронологии возникает в том случае, когда мечение само по себе нарушает дальнейший нормальный рост.

Методика позволяет оценивать возраст прижизненно, благодаря возможности изготавливать срезы из фаланг пальцев. Считается, что невозможно получить материал прижизненно только у змей и черепах. Поскольку у черепах невозможно взять прижизненно фаланги пальцев, обычно используют плечевую кость. У змей обычно используют позвонки или кости черепа (нижней челюсти). Исследование на веретенице (Кидов и др., 2023) показало возможность прижизненно использовать позвонки хвоста, в которых число LAGs такое же, как в нижней челюсти. Здесь же следует отметить, что у безногих амфибий для изготовления срезов использовали только туловищные позвонки, что исключало возможность прижизненного определения возраста (Measey et al., 1998).

В отличие от методики мечения и повторных отловов, можно использовать погибших особей и экземпляры из музейных коллекций; взятие коротких дистальных фаланг пальцев обеспечивает минимальное повреждение ценным экземплярам (Roček et al., 2016).

Кроме данных по индивидуальному возрасту, методика позволяет получить дополнительную разнообразную ценную информацию (подробнее — см. выше, раздел «Основные задачи»).

Благодаря наличию ростовых слоев и LAGs у тропических и субтропических видов (Kumbar, Pancharatna, 2001; Tessa et al., 2017 — Мадагаскар, 12 видов бесхвостых амфибий), методика может быть использована не только для видов умеренной зоны. В качестве главной причины формирования LAGs принято считать сезонность климата (Brum et al., 2019). Не исключены также внутренние, наследственные механизмы, поскольку ростовые слои могут формироваться и в стабильных условиях эксперимента (Marangoni et al., 2009).

У долгоживущих личинок хвостатых амфибий, проходящих несколько зимовок до метаморфоза, также формируются ростовые слои и LAGs (Смирин и др., 1994; Khonsue, Matsui, 2001).

Также особо следует отметить, что данные, полученные в результате ретроспективной оценки размеров, дают возможность увеличить объем выборки в каждом из выявленных возрастов. Другими словами, каждая особь в этом случае представлена не одной парой переменных (длина тела при поимке и возраст при поимке), а дополнительно данными по рассчитанной длине тела в каждом из возрастов. Кроме того, если особь поймана не непосредственно перед уходом в зимовку (или сразу после выхода с зимовки), то расчетное значение длины тела, соответствующее ее последней зимовке, является более точной оценкой, поскольку ее длина тела при поимке определяется также приростом за период от выхода с зимовки до момента поимки.

Особенно наглядно преимущества скелетохронологии проявляются при сравнении с другими методиками. Так, в исследованиях рептилий (Szekely et al., 2024, всего в обзоре проанализировано 387 публикаций) скелетохронология используется в 80% случаев, т.е. намного чаще других методик (97 публикаций, 20% случаев). Отдельно по группам преимущество скелетохронологии выглядит не столь очевидно. Так, при изучении ящериц этот метод использовали в 48% случаев, другие методы — в 52%; при изучении змей, соответственно, 100% и 0%; черепах 68% и 32%.

РЕГИСТРИРУЮЩИЕ СТРУКТУРЫ, ОТЛИЧАЮЩИЕСЯ ОТ РОСТОВЫХ СЛОЕВ И LAGS КОСТЕЙ

Кроме ростовых слоев и LAGs костей, регистрирующими структурами обладают и многие другие ткани и органы. Наиболее известные из них и часто используемые — хорошо заметные

ростовые слои в роговых щитках панциря черепах. Но прежде следует отметить, что соответствие возрасту особей количества LAGs на срезах лопатки, подвздошной, плечевой и бедренной костей было доказано впервые сравнительно недавно, с помощью изучения индивидуально меченых *Gopherus agassizii* (Curtin et al., 2008). Для немногих видов черепах (*Caretta caretta*, *Lepidochelys kempii* и *Chelonia mydas*) было также исследовано отложение тетрациклиновой метки в плечевой кости (Snover et al., 2011), и было доказано, что каждый ростовой слой со своей LAG откладывается раз в год. У черепах дополнительные регистрирующие структуры изучены наиболее детально. Рассмотрим некоторые особенности использования этих структур.

1. Слои в роговых щитках панциря черепах можно использовать и для определения возраста, и для ретроспективной оценки размеров тела (обзор см. Wilson et al., 2003; Rodriguez-Caro et al., 2015).

2. Однако точно не установлено, в каких случаях можно использовать (вместо LAGs) результаты измерения границ годовых слоев в щитках, поскольку в одних исследованиях число таких слоев соответствовало возрасту (который определяли методом индивидуального мечения или фотографирования карапакса и повторных отловов), а в других случаях — не соответствовало. Так, с помощью мечения и повторных отловов в нескольких точках на юго-востоке Испании было установлено, что у 57% особей *Testudo graeca* число ростовых слоев на щитках карапакса соответствует числу лет. У остальных 43% особей чаще встречались случаи заниженной оценки возраста по числу ростовых слоев (Rodriguez-Caro et al., 2015). В других исследованиях, в случае выявленного несоответствия, оценка возраста по слоям в роговых щитках чаще была завышенной, по причине остановки роста, не связанного с зимовкой, и появления дополнительных ростовых слоев. Вместе с тем, у достигших половой зрелости и сравнительно старых особей могут сливаться и становиться неразличимыми как LAGs в костях, так и крайние ростовые слои в щитках. Кроме того, края щитков могут становиться истертыми, и все это ведет к занижению оценки возраста по щиткам (Bertolero et al., 2005; Attum et al., 2011). Это еще одна причина предпочтительного применения ретроспективной оценки размеров отдельно к выборкам сравнительно молодых особей. Так, у пятнистой черепахи (*Clemmys guttata*) не выявлена корреляция между числом ростовых слоев в щитках пластрона и промежутком времени между двумя отловами (Howell, Seigel, 2018). Согласно результатам литературного обзора (Wilson et al., 2003), авторы всего 8 исследований (из 49) сделали вывод о невозможности использования подсчета годовых слоев в щитках для определения возраста.

3. При изучении черепах иногда использовали только скелетохронологию, т.е. изготовление срезов трубчатых костей (плеча или фаланг пальцев) и измерение LAGs (Yamoudi et al., 2019). Однако, публикаций, в которых сравнивали количество ростовых слоев в щитках и количество LAGs в трубчатых костях, крайне мало, а их результаты неоднозначны. Так, у молодых особей и самок китайской коробчатой черепахи (*Cuora flavomarginata*) количество LAGs на срезах плеча (с поправкой на резорбцию внутренних LAGs, близких к костномозговой полости) всегда меньше количества ростовых слоев в щитках, в то время как у взрослых самцов это различие недостоверно (Sun, Wu, 2020). У черепахи *Gopherus polyphemus* корреляция числа LAGs с числом ростовых слоев в щитках, а также с длиной карапакса и пластрона была сильной положительной (Ehret, 2007). При этом лучшая сохранность большинства LAGs наблюдалась в плечевой и бедренных костях, а наибольшему вторичному ремоделингу, сопровождающемуся утратой многих LAGs, были подвержены позвонки. Исследование *Testudo graeca* на юго-востоке Румынии (Vlad et al., 2024), также выявило положительную корреляцию числа LAGs с числом ростовых слоев в щитках. Однако у наиболее старых особей заниженными были оценки возраста и по числу ростовых слоев в больших трубчатых костях (максимум 28 лет), и по слоям в роговых щитках (30 лет), в отличие от результатов мечения и повторных отловов (40 лет).

Гораздо реже чем роговые панцири для определения возраста использовали склеральные косточки. У морских черепах *Dermochelys coriacea* число годовых слоев в этих косточках совпадает с числом LAGs в фалангах пальцев (Avens et al., 2009).

Ещё один «неклассический» подход — это зигапофизная скелетохронология, т.е. подсчёт годичных ростовых меток, формирующихся на поверхности сочленовных отростков позвонков. Подробное описание этого метода дано на примере определения возраста по позвонкам базального мозазаврида (Григорьев и др., 2002). Несмотря на преимущественное использование этого метода для оценки возраста и скорости роста вымерших форм (Григорьев и др., 2002; Skutschas et al., 2020), есть примеры его использования и для современных видов. Вероятно, впервые метод был применен для изучения пригодности оценок возраста у 6 видов современных змей (Petermann, Gauthier, 2018), причем, кроме дополнительных данных по известному возрасту животного, использовали также оценки возраста на основе окрашенных срезов ребер и тел позвонков. Было также показано, что у сибирского углозуба количество линий на поверхности зигапофизов совпадает с числом соответствующих линий на срезах зигапофизов

(Skutschas et al., 2020). Кроме того, годовые ростовые метки есть на сочленовных поверхностях зигапофизов жаб, амбистом, варанов, питонов и крокодилов (Skutschas et al., 2020). Очевидно, этот метод имеет хорошие перспективы и применительно к современным животным.

Существуют и другие, сравнительно редко используемые регистрирующие структуры. Так, по характеру окраски брюха и форме гребня можно различить неполовозрелых и половозрелых самцов гребенчатых тритонов (*Triturus cristatus*), дискретно не различающихся по длине тела (Hinneberg et al., 2020).

В акродонтных зубах (молярах и премолярах) агамы *Laudakia stoliczka* были выявлены ростовые слои и LAGs (Smirina, Ananjeva, 2007), число которых было таким же, как в LAGs в трубчатых костях (с поправкой на резорбцию двух внутренних LAGs). Однако, по мнению авторов, LAGs в зубах были существенно менее четкие и поэтому они не годятся для определения возраста.

Наружная роговая часть когтя нескольких видов скальных ящериц рода *Darevskia* характеризуется слоистой структурой (Galoyan et al., 2024), причем количество слоев совпадает с количеством LAGs в фалангах пальцев, которые несут эти когти.

«СКЕЛЕТОХРОНОЛОГИЯ VS МЕЧЕНИЕ И ПОВТОРНЫЕ ОТЛОВЫ»

В некоторых работах и обзорах приведены результаты сравнения двух основных подходов к оценкам возраста у особей одних и тех же популяций и указано, насколько часто эти оценки не совпадают. В некоторых случаях такие несовпадения имели вполне очевидные причины. Так, при повторных отловах впервые пришедших в нерестовый водоем 3-летних камышовых жаб одной популяции, ранее меченных по завершении метаморфоза, были обнаружены всего две особи с одной или двумя дополнительными LAGs (Tejedo et al., 1997). Сильное несовпадение реального и определенного с помощью скелетохронологии возраста, выявленное при исследовании популяции *Ambystoma tigrinum nebulosum* (Eden et al., 2007), очевидно, следует рассматривать как редкий и наиболее сильно уклоняющийся случай. По мнению авторов, такое сильное несовпадение вызвано высоким темпом резорбции костномозговой полости и частыми перестройками структуры кости фаланг. Известно также, что в пиренейских популяциях *Salamandra salamandra* могут резорбироваться LAGs, соответствующие не только 1-й и 2-й, но и 3-й зимовке (Alcobendas, Castanet, 2000). Обзор сравнительных данных по безлегочным саламандрам (Staub, 2016) показал, что для каждого из рассмотренных видов, оценки максимального возраста методом

скелетохронологии (максимум 15 лет у *Desmognathus quadramaculatus*) и с помощью мечения и повторных отловов не сильно различались, хотя значения первых были всегда несколько ниже. Вместе с тем прямые наблюдения и измерения особей, содержащихся в неволе, дают более высокие оценки максимального возраста, что, очевидно, связано со сравнительно благоприятными условиями и отсутствием многих причин гибели в естественных условиях. Максимальное различие выявлено для *Phaeognathus hubrichti*: 11 и 36 лет соответственно. Для сравнения: у остальных хвостатых амфибий (не плетодонтид) максимальный возраст, выявленный скелетохронологией, составил 32 года (у *Ambystoma maculatum* — Flageole, Leclair, 1992). При этом у некоторых безлегочных саламандр, например у *Gyrinophilus porphyriticus* (Bruce, Castanet, 2006), LAGs плохо различимы, что, по мнению авторов, происходит прежде всего из-за отсутствия выраженной сезонности в местообитаниях этого вида, населяющего подземные пустоты по берегам ручьев и небольших рек.

Согласно обзору Ульриха Зинша (Sinsch, 2015), доля особей с правильно определенным возрастом составила 86% (от 29 до 100%), но только при условии, что известный заранее возраст у бесхвостых и хвостатых амфибий был не более 7 лет. При увеличении известного возраста до 13 лет доля таких особей снижается вплоть до нуля.

Начиная с публикаций Зинша (Sinsch, 2015), а также Клевезаль и Смириной (2016) за последние годы появилось еще несколько обзоров по методикам и результатам определения возраста у амфибий и рептилий. Согласно данным, приводимым авторами этих обзоров, степень изученности различных групп остается низкой: 3.3% видов у амфибий (Peng et al., 2022) и всего около 2% видов у рептилий (Szekely et al., 2024). Вместе с тем, такой, на первый взгляд несколько формализованный подход к оценке степени охвата методикой скелетохронологии, в целом полезен, поскольку дает представление об уровне изученности различных семейств, континентов или стран. Особую ценность представляют собой опубликованные (в качестве приложений) базы первичных данных, использованных в этих работах (Peng et al., 2022; Zhang et al., 2024; Szekely et al., 2024). К сожалению, в таких базах данных отсутствуют многие русскоязычные публикации. В целом, от более ранних к более поздним обзорам наблюдается тенденция появления все большего числа доводов в пользу оптимальности метода скелетохронологии, в сравнении с другими методиками определения индивидуального возраста.

ОБЩЕЕ ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В заключение следует рассмотреть основные проблемы, которые все еще не решены в рамках использования методики и ее теоретической основы. Несмотря на наличие LAGs у зимующих личинок хвостатых амфибий, не обнаружено таковых у личинок бесхвостых. Такое отсутствие LAGs известно у зимующих головастиков двух видов: *Lithobates catesbeianus* (Khonsue, Matsui, 2001) и *Grandirana rugosa* (Khonsue et al., 2001). В редких случаях LAGs могут отсутствовать и у взрослых особей (хотя бы у части) видов из местообитаний с жарким климатом, например у *Rana saharica* (Esteban et al., 1999): LAGs не были найдены ни у сеголеток, ни у взрослых особей, и такие случаи тоже пока не объяснимы.

Неясным остается также то, насколько сильно различаются относительные размеры LAGs, соответствующих одним и тем же зимовкам, в различных трубчатых костях одних и тех же особей. И соответственно — насколько будут различаться результаты ретроспективных оценок длины тела при использовании промеров LAGs различных костей одной и той же особи.

Некоторые более общие проблемы, связанные с формированием ростовых слоев и LAGs, рассмотрены в статье Скучас и Колчанова (2024).

Перспективные направления дальнейших исследований. Согласно нашим представлениям, это, во-первых, микрокомпьютерная томография с помощью синхротрона (phase contrast X-ray synchrotron microtomography, PPC-SRμCT). Ранее было показано, что число и форма LAGs на срезах плечевой кости *Desmognathus* точно соответствует картине, полученной с помощью микрокомпьютерной томографии той же кости (Sanchez et al., 2012, Fig. 3). Однако, насколько можно судить по литературе, кроме данных авторов по этому одному виду, микрокомпьютерную томографию не применяли для визуализации LAGs и исследования других видов современных амфибий и рептилий (обзор см. Matthews, Plessis, 2016).

Во-вторых, очевидна необходимость одновременного исследования вместе с ростом (т.е. с изучением LAGs) и других характеристик (аспектов жизненного цикла, прежде всего — репродуктивных характеристик (обзор см. Ляпков, 2021), а также выживаемости на различных стадиях постметаморфозного периода.

В итоге, скелетохронологию, несмотря на все недостатки, следует считать наиболее эффективной методикой, позволяющей не только определять индивидуальный возраст амфибий и рептилий, но и производить ретроспективную оценку размеров животных и особенностей их роста, а также получать необходимые данные для многих других аспектов демографии и популяционной экологии.

БЛАГОДАРНОСТИ

Особая благодарность Э.М. Смириной, которая 46 лет назад помогла мне освоить основы метода скелетохронологии и любезно консультировала меня все эти годы. Я благодарен Е.С. Ройтбергу и Д.А. Шабанову за содержательное обсуждение с ними разнообразных аспектов применения методики скелетохронологии. Благодарю также анонимного рецензента и П.П. Скучас (Санкт-Петербургский государственный университет) за ценные замечания.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках госзадания 04-1-21 № 121031600198-2.

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

- Григорьев Д.В., Архангельский М.С., Колчанов В.В., Буланов В.В., Сенников А.Г., Голубев В.К., Скучас П.П., 2002. Применение зигапофизной скелетохронологии для определения индивидуального возраста базального мозазаврида (Squamata, Mosasauridae) из кампана Саратовской области // Палеонтологический журнал. № 4. С. 87–94.
- Кидов А.А., Иванов А.А., Иволга Р.А., Кондратова Т.Э., Кидова Е.А., 2023. Возрастная структура популяции восточной веретеницы — *Anguis colchica orientalis* (Reptilia, Anguidae) в Талышских горах // Поволжский экологический журнал. № 3. С. 374–382.
- Кидов А.А., Кондратова Т.Э., Иволга Р.А., Ляпков С.М., 2023а. Возрастная структура, рост и размножение полосатого гологлаза (*Ablepharus bivittatus*, Reptilia, Scincidae) в Талышских горах (провинция Ардебиль, Иран) // Зоологический журнал. Т. 102. Вып. 6. С. 681–687.
- Клевезаль Г.А., Смирин Э.М., 2016. Регистрирующие структуры наземных позвоночных. Краткая история и современное состояние исследований // Зоологический журнал. Т. 95. Вып. 8. С. 872–896.
- Клейнбергер С.Е., Смирин Э.М., 1969. К методике определения возраста амфибий // Зоологический журнал. Т. 48. Вып. 7. С. 1090–1094.
- Корнилова М.Б., Савельев С.В., Северцов А.С., 1996. Ускоренный метод определения возраста

- бесхвостых амфибий по шлифам фаланг // Зоологический журнал. Т. 75. Вып. 10. С. 1581–1585.
- Ляпков С.М., 2021. Популяционная экология остромордой и травяной лягушек. Географическая изменчивость возрастного состава, постметаморфозного роста, размеров и репродуктивных характеристик. Москва: Товарищество научных изданий КМК. 224 с. ISBN 978-5-907533-10-3.
- Ляпков С.М., Черданцев В.Г., Черданцева Е.М., 2007. Половые различия темпов роста и выживаемости у остромордой лягушки (*Rana arvalis*) после завершения метаморфоза // Зоологический журнал. Т. 86. Вып. 4. С. 475–491.
- Матушкина К.А., Степанкова И.В., Африн К.А., 2024. Возрастная структура и половой диморфизм дальневосточной жабы, *Bufo sachalinensis* Nikolsky, 1905 на территории Уссурийского заповедника // Амурский зоологический журнал. Т. 16. № 1. С. 69–83.
- Мина М.В., Клевезаль Г.А., 1970. Принципы исследования регистрирующих структур // Успехи современной биологии. Т. 70. № 3. С. 341–352.
- Мина М.В., Клевезаль Г.А., 1976. Рост животных. Москва: Наука. 291 с.
- Румянцев А.В., 1958. Опыт исследования эволюции хрящевой и костной тканей. Москва: Изд-во АН СССР. 375 с.
- Скучас П.П., Колчанов В.В., 2024. Определение индивидуального возраста и онтогенетических стадий ископаемых тетрапод палеогистологическими методами // Зоологический журнал. Т. 103. Вып. 6. С. 15–30.
- Смирина Э.М., 1972. Годовые слои в костях травяной лягушки (*Rana temporaria*) // Зоологический журнал. Т. 51. Вып. 10. С. 1529–1534.
- Смирина Э.М., 1983. Прижизненное определение возраста и ретроспективная оценка размеров тела серой жабы (*Bufo bufo*) // Зоологический журнал. Т. 62. Вып. 3. С. 437–444.
- Смирина Э.М., Ройтберг Е.С., 2012. Развитие исследований роста рептилий в направлениях, определенных А.М. Сергеевым // Зоологический журнал. Т. 91. Вып. 11. С. 1291–1291.
- Смирина Э.М., Сербинова И.А., Макаров А.Н., 1994. Сложные случаи определения возраста амфибий по годовым слоям в кости (на примере уссурийского безлегочного тритона *Onychodactylus fischeri* (Amphibia, Hynobiidae) // Зоологический журнал. Т. 73. Вып. 10. С. 72–81.
- Alcobendas M., Castanet J., 2000. Bone growth plasticity among populations of *Salamandra salamandra*: interactions between internal and external factors // Herpetologica. V. 56. № 1. P. 14–26.
- Alekseyev S.S., Mina M.V., Smirina E.M., Sokolov A.A., 2009. Late ontogeny growth acceleration and size form transformations in Transbaikalian Arctic charr, *Salvelinus alpinus* complex: evidence from fin ray cross section growth layers // Environmental Biology of Fishes. V. 86. P. 487–505.
- Attum O., Rabea B., Duffy K., El Din B.M., 2011. Testing the reliability of ring counts for age determination in the Egyptian tortoise (*Testudo kleinmanni*) // Herpetological Journal. V. 21. № 3. P. 209–211.
- Augert D., Joly P., 1993. Plasticity of age at maturity between two neighbouring populations of the common frog (*Rana temporaria* L.) // Canadian Journal of Zoology. T. 71. № 1. C. 26–33.
- Avens L., Taylor J.C., Goshe L.R., Jones T.T., Hastings M., 2009. Use of skeletochronological analysis to estimate the age of leatherback sea turtles *Dermochelys coriacea* in the western North Atlantic // Endangered Species Research. V. 8. P. 165–177.
- Bertolero A., Carretero M., Llorente G., 2005. An assessment of the reliability of growth rings counts for age determination in the Hermann's Tortoise *Testudo hermanni* // Amphibia-Reptilia. V. 26. № 1. P. 17–23.
- Bruce R.C., Castanet J., 2006. Application of skeletochronology in aging larvae of the salamanders *Gyrinophilus porphyriticus* and *Pseudotriton ruber* // Journal of Herpetology. V. 40. № 1. C. 85–90.
- Brum A.J., Loebens L., Santos M.B., Cechin S.Z., 2019. First record of growth rings for 11 native subtropical anuran species of South America // Anais da Academia Brasileira de Ciencias. V. 91. № 4. P. e20190154.
- Bovero S., Utzeri C., Angelini C., 2006. Aging *Salamandrina perspicillata* (Savi, 1821) by skeletochronology // Acta Herpetologica. V. 1. № 2. P. 153–158.
- Cajade R., Marangoni F., Gangenova E., 2013. Age, body size and growth pattern of *Argenteohyla siemersi pedersenii* (Anura: Hylidae) in northeastern Argentina // Journal of Natural History. V. 47. № 3–4. P. 237–251.
- Comas M., Reguera S., Zamora-Camacho F.J., Salvado H., Moreno-Rueda G., 2016. Comparison of the effectiveness of phalanges vs. humeri and femurs to estimate lizard age with skeletochronology // Animal Biodiversity and Conservation. V. 39. № 2. P. 237–240.
- Cox R.M., Butler M.A., John-Alder H.B., Fairbairn D.J., 2007. The evolution of sexual size dimorphism in reptiles // Sex, size and gender roles: evolutionary studies of sexual size dimorphism. V. 5. P. 38–49.
- Cullen T.M., Brown C.M., Chiba K., Brink K.S., Makovicky P.J., Evans D.C., 2021. Growth variability, dimensional scaling, and the interpretation of osteohistological growth data // Biology Letters. V. 17. № 11. P. 20210383.
- Curtin A.J., Zug G.R., Medica P.A., Spotila J.R., 2008. Assessing age in the desert tortoise *Gopherus agassizii*: testing skeletochronology with individuals of known age // Endangered Species Research. V. 5. № 1. P. 21–27.

- Eden C.S., Whiteman H.H., Duobinis-Gray L., Wissing-er S.A., 2007. Accuracy assessment of skeletochronology in the Arizona tiger salamander (*Ambystoma tigrinum nebulosum*) // *Copeia*. № 2. P. 471–477.
- Ehret D.J., 2007. Skeletochronology: a method for determining the individual age and growth of modern and fossil tortoises (Reptilia: Testudines) // *Bull. Florida Museum Nat. Hist.* V. 47. № 2. P. 49–72.
- Esteban M., García-París M., Buckley D., Castanet J., 1999. Bone growth and age in *Rana saharica*, a water frog living in a desert environment // *Ann. Zool. Fennici*. V. 36. P. 53–62.
- Flageole S., Leclair R., Jr., 1992. Etude démographique d'une population de salamandres (*Ambystoma maculatum*) al'aide de la methode squeletto-chronologique // *Can. J. Zool.* V. 70. P. 740–749.
- Galoyan E., Sopilko N., Kovalyeva A., Chamkina A., 2024. Double-check in lizard age estimation: Use of phalanx bone and keratin claw sheath lamellas // *Asian Herpetol. Res.* V. 15. № 1. 22
DOI: 10.3724/ahr.2095-0357.2023.0027
- Ginnan N.A., Lawrence J.R., Russell M.E., Eggett D.L., Hatch K.A., 2014. Toe clipping does not affect the survival of leopard frogs (*Rana pipiens*) // *Copeia*. V. 2014. № 4. P. 650–653.
- Hasumi M., Watanabe Y.G., 2007. An efficient method for skeletochronology // *Herpetological Review*. V. 38. № 4. P. 404.
- Hemelaar A.S.M., 1985. An improved method to estimate the number of year rings resorbed in phalanges of *Bufo bufo* (L.) and its application to populations from different latitudes and altitudes // *Amphibia-Reptilia*. V. 6. P. 323–341.
- Hinneberg H., Riedel E., Foerster K., Kupfer A., 2020. Interrelation of colouration and morphological traits in Northern Crested Newts (*Triturus cristatus*): towards a non-invasive tool for age determination // *Salamanca*. V. 56. № 1. P. 57–65.
- Homan R.N., Reed J.M., Windmiller B.S., 2003. Analysis of spotted salamander (*Ambystoma maculatum*) growth rates based on long-bone growth rings // *Journal of Herpetology*. V. 37. № 3. P. 617–621.
- Howell H.J., Seigel R.A., 2018. An examination of the accuracy of using plastral scute rings to age Spotted Turtles (*Clemmys guttata*) // *Chelonian Conservation and Biology*. T. 17. № 1. P. 104–108.
- Khonsue W., Matsui M., 2001. Absence of lines of arrested growth in overwintered tadpoles of the American bullfrog, *Rana catesbeiana* (Amphibia, Anura) // *Current herpetology*. V. 20. № 1. P. 33–37.
- Khonsue W., Matsui M., Misawa Y., 2001. Age determination of wrinkled frog, *Rana rugosa* with special reference to high variation in postmetamorphic body size (Amphibia: Ranidae) // *Zoological Science*. V. 18. P. 605–612.
- Kumbar S.M., Pancharatna K., 2001. Determination of age, longevity and age at reproduction of the frog *Micrhylla ornata* by skeletochronology // *Journal of bio-sciences*. V. 26. № 2. P. 265–270.
- Lardner B., Loman J., 2009. Does landscape and habitat limit the frogs *Rana arvalis* and *Rana temporaria* in agricultural landscapes? A field experiment // *Applied Herpetology*. V. 6. № 3. P. 227–236.
- Lyapkov S.M., Kondratova T.E., Ivolga R.A., Kidova E.A., Kidov A.A., 2021. Growth layers and its complex structure in a common species under uncommon conditions: *Pelophylax ridibundus* in the Talysh Mountains // *Russian Journal of Herpetology*. V. 28. № 5. P. 242–248.
- Ma M., Luo S., Tang X., Chen Q., 2022. Age structure and growth pattern of a high-altitude lizard population based on age determination by skeletochronology // *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological and Integrative Physiology*. V. 337. № 5. P. 491–500.
- Marangoni F., Schaefer E., Cajade R., Tejedo M., 2009. Growth-mark formation and chronology of two neotropical anuran species // *Journal of Herpetology*. 43(3). P. 546–550.
- Marnell F., 1997. The use of phalanges for age determination in the smooth newt, *Triturus vulgaris* L. // *Herpetological Journal*. V. 7. № 1. P. 28–30.
- Marunouchi J., Kusano T., Ueda H., 2000. Validity of back-calculation methods of body size from phalangeal bones: an assessment using data for *Rana japonica* // *Current Herpetology*. V. 19. P. 81–89.
- Matthews T., Plessis A., 2016. Using X-ray computed tomography analysis tools to compare the skeletal element morphology of fossil and modern frog (Anura) species // *Palaeontologia Electronica*. 19.1.1T P. 1–46.
- Measey G.J., Wilkinson M., 1998. Lines of arrested growth in the caecilian, *Typhlonectes natans* (Amphibia: Gymnophiona) // *Amphibia-Reptilia*. V. 19. № 1. C. 91–95.
- Miaud C., Guyétant R., Elmberg J., 1999. Variations in life history traits in the common frog *Rana temporaria* (Amphibia: Anura): a literature review and new data from the French Alps // *Journal of Zoology*. V. 249. P. 61–73.
- Peng Z., Zhang L., Lu X., 2022. Global gaps in age data based on skeletochronology for amphibians // *Integrative Zoology*. V. 17. № 5. P. 752–763.
- Petermann H., Gauthier J.A., 2018. Fingerprinting snakes: paleontological and paleoecological implications of zygantral growth rings in Serpentes // *Peer J*. V. 6. P. e4819.
DOI 10.7717/peerj.4819
- Plytycz B., Bigaj J., 1993. Studies on the growth and longevity of the yellow-bellied toad, *Bombina variegata*, in natural environments // *Amphibia-Reptilia*. V. 14. P. 35–44.

- Quiroga L.B., Sanabria E.A., Marangoni F., 2015. Sexual size dimorphism and age in *Odontophrynus cf. barrioi* (Anura: Odontophrynidae) from the Monte Desert, Argentina // *Journal of Herpetology*. V. 49. P. 627–632.
- Rajmira H., 2022. Efektivitas tulang falang, femur, dan tibia kodok sawah *Fejervarya cancrivora* Gravenhorst, 1829 untuk skeletokronologi: PHD. Fakultas Sains dan Teknologi UIN Syarif Hidayatullah Jakarta. 62 p.
- Roček Z., Baleeva N., Vazeille A., Bravin A., van Dijk E., Nemoz C., Přikryl T., Smirina E.M., Boistel R., Claessens L., 2016. Contribution to the head anatomy of the basal frog *Barbourula busuangensis* and the evolution of the Anura // *Russian Journal of Herpetology*. V. 23. № 3. P. 163–194.
- Rodriguez-Caro R., Gracia E., Dos Santos R.M., Anadon J.D., Gimenez A., 2015. One scute ring per year in *Testudo graeca*? A novel method to identify ring deposition patterns in tortoises // *Acta Herpetologica*. V. 10. № 2. P. 77–84.
- Rozenblut B., Ogielska M., 2005. Development and growth of long bones in European water frogs (Aphibia: Anura: Ranidae), with remarks on age determination // *Journal of Morphology*. V. 265. P. 304–317.
- Sahoo D.D., Kara T.C., 2017. Determination Of Age, Longevity And Age At Sexual Maturity In Common Asian Toad, (*Duttaphrynus melanostictus*) By Skeletochronology // *Octa Journal of Biosciences*. V. 5. № 1. P. 5–8.
- Sanchez S., Ahlberg P.E., Trinajstić K.M., Mirone A., Tafoureu P., 2012. Three-dimensional synchrotron virtual paleohistology: a new insight into the world of fossil bone microstructures // *Microscopy and Microanalysis*. V. 18. № 5. P. 1095–1105.
- Schucht P.J., Klein N., Lambert M., 2021. What's my age again? On the ambiguity of histology-based skeletochronology // *Proceedings of the Royal Society B.V.* 288. № 1955. P. 20211166.
- Sinsch U., 2015. Skeletochronological assessment of demographic life-history traits in amphibians // *The Herpetological Journal*. V. 25. № 1. P. 5–13.
- Sinsch U., Martino A., di Tada I., 2002. Longevity and sexual size dimorphism of the Pampa de Achala copper lizard *Pristidactylus achalensis* (Gallardo, 1964) // *Amphibia-Reptilia*. V. 23. № 2. P. 177–190.
- Sinsch U., Marangoni F., Oromi N., Leskovar C., Sanuy D., Tejedo M., 2010. Proximate mechanisms determining size variability in natterjack toads // *Journal of Zoology*. V. 281. № 4. P. 272–281.
- Skutschas P.P., Kolchanov V.V., Bulanov V.V., Sennikov A.G., Boitsova E.A., Golubev V.K., Syromyatnikova E.V., 2020. Reconstruction of the life history traits in the giant salamander *Aviturus exsecratus* (Caudata, Cryptobranchidae) from the Paleocene of Mongolia using zygapophyseal skeletochronology // *Historical Biology*. V. 32. № 5. P. 645–648.
- Smirina E.M., Ananjeva N.B., 2007. Growth layers in the bones and acrodont teeth of the agamid lizard *Laudakia stoliczkana* (Blanford, 1875) (Agamidae, Sauria) // *Amphibia-Reptilia*. V. 28. P. 193–204.
- Snover M.L., Avens L., Hohn A.A., 2007. Back-calculating length from skeletal growth marks in loggerhead sea turtles *Caretta caretta* // *Endangered Species Research*. V. 3. № 1. P. 95–104.
- Snover M.L., Hohn A.A., Crowder L.B., Macko S.A., 2010. Combining stable isotopes and skeletal growth marks to detect habitat shifts in juvenile loggerhead sea turtles *Caretta caretta* // *Endangered Species Research*. V. 13. № 1. P. 25–31.
- Snover M.L., Hohn A.A., Goshe L.R., Balazs G.H., 2011. Validation of annual skeletal marks in green sea turtles *Chelonia mydas* using tetracycline labeling // *Aquatic Biology*. V. 12. P. 197–204.
- Staub N.L., 2016. The age of plethodontid salamanders: a short review on longevity // *Copeia*. V. 104. № 1. P. 118–123.
- Sun Y.Y., Wu S.H., 2020. Age estimates of the yellow-margined box turtles (*Cuora flavomarginata*) based on post-mortem examination of confiscated individuals // *台灣生物多樣性研究*. V. 22. № 3. P. 177–196.
- Szekely D., Stanescu F., Szekely P., Telea A.E., Cogalniceanu D., 2024. A review of age estimation methods in non-avian reptiles by growth marks in hard tissues // *Integrative Zoology*. First published: 22 January 2024
<https://doi.org/10.1111/1749-4877.12808>
- Tejedo M., Reques R., Esteban M., 1997. Actual and osteochronological estimated age of natterjack toads (*Bufo calamita*) // *Herpetological Journal*. V. 7. № 2. P. 81–82.
- Tessa G., Crottini A., Giacoma C., Guarino F.M., Randrianirina J.E., 2017. Comparative longevity and age at sexual maturity in twelve rainforest frogs of the genera *Boophis*, *Gephyromantis*, and *Mantidactylus* (Anura: Mantellidae) from Madagascar // *Phyllomedusa: Journal of Herpetology*. V. 16. № 1. P. 13–21.
- Wagner A., Schabensberger R., Sztatecsny M., Kaiser R., 2011. Skeletochronology of phalanges underestimates the true age of long-lived Alpine newts (*Ichthyosaura alpestris*) // *Herpetological Journal*. V. 21. P. 145–148.
- Wilson D.S., Tracy C.R., Tracy C.R., 2003. Estimating age of turtles from growth rings: a critical evaluation of the technique // *Herpetologica*. V. 59. № 2. P. 178–194.
- Yamoudi S., Kami H.G., Mohamadi Z., 2019. A skeletochronological study of age in the Persian pond turtle (*Emys orbicularis persica*) from the north of Iran // *Journal of Wildlife and Biodiversity*. V. 3. № 4. P. 36–44.
- Vlad S.E., Stanescu F., Cogalniceanu D., 2024. Age estimation in tortoises: an evaluation of methods for the spur-thighed tortoise (*Testudo graeca*) // *Amphibia-Reptilia*. V. 45. № 3. P. 265–277. DOI: <https://doi.org/10.1163/15685381-bja10182>
- Zamora-Camacho F.J., Comas M., Pascual G., Moreno-Rueda G., 2023. The Effect of Toe-Clipping on

- Locomotor Performance and Return Rates in a Frog // *South American Journal of Herpetology*. V. 28. № 1. P. 38–46.
- Zhang Y., Bi J., Ning Y., Feng J., 2024. Methodology Advances in Vertebrate Age Estimation // *Animals*. V. 14. № 2. P. 343.
- Zhang L., Lu X., 2012. Amphibians live longer at higher altitudes but not at higher latitudes // *Biological Journal of the Linnean Society*. V. 106. P. 623–632.
- Zhang L., Lu X., 2013. Sexual size dimorphism in anurans: ontogenetic determination revealed by an across-species comparison // *Evolutionary Biology*. V. 40. P. 84–91.

SKELETOCHRONOLOGY OF AMPHIBIANS AND REPTILES: FUNDAMENTALS OF METHODOLOGY, VARIETY OF PROBLEMS AND PROSPECTS

S. M. Lyapkov*

Biological Faculty, Moscow Lomonosov State University, Moscow, 119234 Russia

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

Skeletochronology, a method for determining individual age in poikilothermic animals with annual cyclic growth, has become widespread due to its reliability, the ability to determine the age of living animals, and the ability to retrospectively estimate body size from the size of annual growth marks. The purpose of the review is to give an idea of the practical features of the use of skeletochronology and of the various applied and general theoretical problems that arise on the basis of the age data obtained. The formation of recording structures (growth layers and lines of arrested growth) in long bones, other recording structures, the main problems solved based on the results of applying the method, the main advantages and limitations of the technique are considered.

Keywords: tubular bones, methods of section cut, age determination, lines of arrested growth, rate of individual growth

УДК 599.322.2;591.431.4;591,543,42

ЗАПИСЬ ОСОБЕННОСТЕЙ ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ, ФИКСИРОВАННАЯ НА ПОВЕРХНОСТИ РЕЗЦОВ КРАПЧАТОГО СУСЛИКА (*SPERMOPHILUS SUSLICUS*, RODENTIA, SCIURIDAE)

© 2024 г. В. А. Лобков^{a,*}, Д. В. Щепоткин^{b,**}

^aОдесский национальный университет имени И.И. Мечникова, Одесса, 65058 Украина

^bИнститут биологии развития имени Н.К. Кольцова РАН, Москва, 119991 Россия

*e-mail: zoomuz2017@gmail.com

**e-mail: dm_shchepotkin@mail.ru

Поступила в редакцию 15.11.2021 г.

После доработки 20.12.2023 г.

Принята к публикации 16.01.2024 г.

Суточные приросты на поверхности резцов молодых крапчатых сусликов широкие, средней четкости. У сусликов, начиная с третьего месяца жизни, ширина приростов уменьшается, они становятся более узкими и четкими. Появляются деформации в виде вздутий стенки резца. Частота этих вздутий увеличивается к середине лета и несколько уменьшается в августе. Запись осенне-зимней спячки характеризуется очень узкими приростами, изменением контура и деформациями поверхности резца. После весеннего пробуждения приросты узкие и четкие по 150–160 мкм, впоследствии ширина их увеличивается. Лактация обычно не отражается на суточных приростах. Летом у взрослых сусликов возникают деформации. Количество особей с деформациями увеличивается в июле, когда у них отмечается предельная масса тела, что косвенно указывает на связь появлений деформаций с достижением максимальной упитанности. В это же время, в лабораторных условиях для части сусликов отмечаются снижение кормовой активности и впадение в неглубокую спячку, продолжающуюся у некоторых особей до 1.5 месяцев. Появление деформаций, вероятно, связано с нарушением нормального роста резца при физиологических перестройках организма, вызванных переходом от активного питания растительным кормом к потреблению жировых запасов в состоянии спячки.

Ключевые слова: суточные приросты резца, деформации поверхности резца, летняя спячка

DOI: 10.31857/S0044513424060032, **EDN:** ujdag

Публикаций, где описаны суточные приросты на поверхности резцов у грызунов, накопилось немало. Многие посвящены записи зимней спячки на поверхности резцов у хомяков, сурков и сусликов, и при этом отмечена существенная внутри- и межвидовая изменчивость как записи спячки, так и характера приростов в активный период (Клевезаль, Ануфриев, 2013; Клевезаль, Щепоткин, 2017; Клевезаль и др., 2021; Goodwin et al., 2005; Batavia et al., 2013).

Чтобы понять причины этой изменчивости, нужно изучить резцы от особей с известной историей. Такая возможность у нас есть, поскольку в нашем распоряжении имеются резцы крапчатых сусликов, добытых в разные годы из разных локалитетов, и данные биологических наблюдений (в природе и лаборатории) за сусликами в то же время, в тех же локалитетах.

Цель данной работы – описать особенности приростов на поверхности резцов крапчатого суслика во время спячки (летом, осенью и зимой) и в течение активного периода жизни (весной и летом), выяснить, в какой мере особенности приростов на поверхности резцов отражают особенности жизни особи в эти периоды и то, как этот показатель может быть использован для ретроспективной оценки условий ее жизни.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Использовали черепа крапчатого суслика, собранные первым автором данной статьи в 1972–2008 гг. в Северо-Западном Причерноморье в окрестностях г. Одессы при изучении экологии вида и хранящиеся в зоологическом музее Одесского национального университета имени И.И. Мечникова. Сусликов отлавливали в их

колониальных поселений, расположенных на неудобьях с естественной растительностью, используемых для выпаса скота, и на посевах люцерны (*Medicago sativa* L.). Наименования поселениям даны по названиям ближайших населенных пунктов. Изучены резцы от 230 особей.

Лабораторные наблюдения за сусликами проводили в 1985–1997 гг. (Лобков, 1999). Крапчатый суслик относится к зимоспящим видам. Около 6 месяцев в году суслики проводят в спячке, во время которой не питаются. Спячка сусликов напоминает сон: тело свернуто в клубок, глаза плотно закрыты, температура тела выше окружающей на 1–1.5°C, частота вдохов 4–5 в минуту. Возвращение в активное состояние происходит в течение нескольких часов (Калабухов, 1985). Периодом осенне-зимней спячки мы называем период после последней регистрации активных сусликов на поверхности земли в конце лета – начале осени до появления первых выходов сусликов на поверхность из зимовочных нор весной.

Возраст сусликов определяли по степени стертости эмали с обнажением дентина на предкоренных и коренных зубах верхней челюсти (Петровский, 1961; Лобков, 1999). Молодых сусликов от выхода из выводковых нор до залегания в осенне-зимнюю спячку в конце лета или в сентябре считали сеголетками, сусликов, перезимовавших один и более раз, относили ко взрослым особям.

Длину тела мертвых сусликов измеряли сантиметровой лентой от кончика носа до основания хвоста с точностью до 0.5 см, а тушки взвешивали на аналитических весах с точностью до 5 г. Коэффициент упитанности (КУ) вычисляли отношением массы тела (г) к его длине (см). Количественные данные обработаны с помощью стандартных методов математической статистики (Лакин (1990).

Исследовали нижние резцы, преимущественно их медиальную стенку, под биноклем, ручной лупой 10× или налобной лупой 2.5×. Предварительно очищенные от пленок резцы фотографировали на линейке с ценой деления 0.5 мм в обычном отраженном свете. Для фотосъемки использовали цифровой микроскоп Keyence VHX-1000. На нем проводили съемку всего резца в высоком разрешении, фоном служил лист клетчатой бумаги с линиями через 2.5 мм.

Измерения проводили в программе Photoshop и в программе цифрового микроскопа. Длина резца – это длина внешней дуги, измеренная по наружному краю эмали. Все промеры, вектор которых направлен вдоль продольной оси зуба, мы называем длиной. Исключение составляет промер “ширина прироста”, за которым оставлен термин “ширина”, несмотря на то, что промер имеет вектор вдоль зуба. Длину отдельных участков на поверхности резца

и ширину приростов измеряли в верхней трети – середине ширины резца. Многочисленные сравнения показали, что промеры длины резца и его участков по внешней дуге и по середине стенки различаются, в зависимости от кривизны нижних резцов, на 11–13%, в среднем на 12%. При необходимости сравнений длины участков или ширины приростов с длиной резца мы вводили поправку 0.12. Ошибка измерений, как было показано ранее (Клевезаль, 2010), не превышает 6–7%.

Терминология. **Базальной** мы называем часть резца, расположенную в альвеоле, где находится ростовая зона, а **апикальной** – свободную часть резца, подверженную стачиванию. В поперечном сечении резец имеет форму эллипса с более плоскими боковыми стенками: медиальной (обращенной к языку) и латеральной (обращенной к щеке). Стенки резца состоят из дентина, который на внешней стенке и прилегающих частях боковых стенок покрыт толстым слоем эмали. Граница эмали хорошо видна на поверхности боковых стенок резца. **Изменение границы эмали (ИГЭ)** выглядит как отклонение края эмали от дентина с образованием выемки в придентиновой части эмали.

Приростами мы называем поперечные валики на поверхности резца, образующиеся в процессе роста в длину (прорезания) резца, их границы видны под определенным углом падения света. Мы считаем приросты **четкими**, если границы их легко различаются, и **нечеткими**, когда разграничить отдельные приросты трудно. Четкие приросты могут быть **контрастными**, когда рельеф поверхности хорошо выражен, и **слабоконтрастными**, но различимыми, когда рельеф выражен плохо, хотя приросты различимы. Приросты могут быть **простыми** или **сложными**, в последнем случае четко ограниченный прирост разделен на несколько более узких.

При большой изменчивости характера приростов можно выделить их типы по ширине и четкости (т.е. по степени разграничения соседних приростов).

- 1) широкие, как правило, не очень четкие, ширина 300–700 мкм,
- 2) средней ширины, умеренно четкие, ширина 200–300 мкм,
- 3) узкие, четкие, ширина 100–180 мкм,
- 4) очень узкие, трудно различимые 50–60 мкм и менее. (Эти приросты встречаются в «зоне осенне-зимней спячки»).

Как правило, широкие приросты менее четкие и четкость увеличивается от широких к узким. Отнесение прироста к тому или иному типу в значительной степени условно.

Приросты 1–3 типов мы считаем **суточными** (соответствующими суточным слоям дентина) на основании ранее опубликованных данных (Michaeli,

Weinreb, 1968; Chiba et al., 1976; Rinaldi, 1995, 1999; Goodwin et al., 2005; Клевезаль, Ануфриев, 2013), в том числе и по крапчатому суслику (Клевезаль, Лобков, 2008). В дальнейшем по тексту под термином прирост мы подразумеваем **суточные приросты**, если не оговорено иное значение.

На фоне разнокачественных приростов на резцах встречаются **деформации** — участки с более выпуклой или, наоборот, лощенной медиальной стенкой (деформация видна и на латеральной стенке, но там ее трудно анализировать).

Деформации можно разделить на два типа:

1) **вздутие** (округление медиальной стенки), выраженное в разной степени;

2) **сложная деформация** — “смятая поверхность”, т.е. чередование коротких вздутий и уплощений (вмятин). Сложная деформация бывает **однократной** (вздутие + уплощение) или **многократной**.

Первой стадией вздутия можно считать как бы гладкий участок зуба, на котором приростов не видно. На деформированных участках приросты видны редко, они очень нечеткие, но могут быть видны отдельные более четкие.

Слои дентина (суточные слои) — это образования в толще дентина, возникающие в результате утолщения стенок резца; они заметны на срезах резца (лучше — на окрашенных).

Изменения контура резца — это небольшие выпуклости и впадины на большой и на малой дугах (соответственно, на внешней и внутренней стенках) резца.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Особенности регистрации жизнедеятельности на поверхности резцов у сеголеток крапчатого суслика

Резцы сеголеток исследовали после выхода детенышей из выводковой норы и перехода с питания материнским молоком на естественные корма. Этот период начинается в месячном возрасте и длится 1–2 недели. Молодые крапчатые суслики в Северо-Западном Причерноморье массово выходят из нор обычно во второй половине мая. В последующий второй месяц жизни они расселяются из выводковых нор и интенсивно растут, к концу этого периода достигают размеров взрослых особей.

По мере их роста ширина суточных приростов резцов уменьшается, а четкость повышается. Если объединить все выборки, то у большинства добытых в июне особей приросты во всем резце были широкие, средней четкости. Уменьшение ширины приростов от апикальной части резца к его базальной (т.е. образованной незадолго до гибели) части

в июне заметно лишь у отдельных особей (у четырех из 41). Доля таких особей среди сеголеток, добытых в июле, увеличивается (у 12 из 29), а среди сеголеток, добытых в середине августа, такие особи составляют большинство (29 из 47). Ширина приростов при этом может уменьшаться существенно, например с 400 до 250 мкм. У сеголеток в середине июня общее число приростов в резце (не считая области стачивания) 35–45, в середине августа — около 50. Можно считать, что у сеголеток в июне — середине августа на резце записаны последние 1.5 мес. жизни. В Северо-Западном Причерноморье сеголетки обычно залегают в спячку в конце августа — сентябре. К этому времени темпы аппозиции резца еще больше снижаются, а количество приростов увеличивается. Так, у двух молодых самцов, добытых в середине сентября, было около 70 приростов, ширина которых в базальном направлении уменьшалась от 250 до 160–200 мкм.

В августе в базальной части резца приросты более четкие, их ширина в среднем около 250 мкм. Ближе к осени приросты становятся еще более узкими. Например, у добытой в середине августа самки, в начале базальной трети резца приросты средней четкости, беспорядочно варьируют от 190 до 360 мкм, за ними видны 20 четких приростов по 180–200 мкм и 7 самых последних по времени образования четких приростов по 160–130 мкм.

Ширина прироста — это мера скорости роста резца за сутки. Многочисленные экспериментальные работы, выполненные на лабораторных грызунах, показали, что на скорость роста резцов влияют многие факторы: возраст особи, характер диеты, разного рода изменения механической нагрузки и т.д. (Burn-Murdoch, 1993; 1999).

Уменьшение ширины приростов у сеголеток с июня по август в значительной мере отражает снижение интенсивности роста особи (и, соответственно, резца) с возрастом, что характерно для всех грызунов (Клевезаль, 2001; Клевезаль и др., 2021). Однако осеннее уменьшение ширины приростов перед спячкой, очевидно, связано не только с возрастными изменениями, поскольку у перезимовавших (см. ниже) ширина приростов весной вновь увеличивается. Видимо, это отражает уменьшение кормовой активности, что подтверждается анализом содержимого желудков. В июне они наполнены травой, масса которой иногда достигает 60–70 г. Максимальная масса желудков в конце июля уменьшается до 20–30 г., а в конце августа 1973 г. только у двух сеголеток из 41 желудки весили около 20 г, а у остальных особей на ощупь они были пустыми.

Увеличение четкости приростов по времени совпадает с изменением дневной активности. В июне у сеголеток она наибольшая с 8 до 18 часов



Рис. 1. Участок нижнего резца сеголетка крапчатого суслика, с летними деформациями: 1 — узкие приросты, 2 — деформированные участки, 3 — широкие приросты.

с пиками в 12 и 16 часов. В августе она становится однофазной с пиком в середине дня, а период дневной активности сусликов в поселении сокращается до 6–7 часов (Лобков, 1977). Последние активные особи перед залеганием в осенне-зимнюю спячку в сентябре выходят из нор на непродолжительное время в 12–14 часов. На резцах сеголеток в это время в большинстве случаев обнаруживаются более узкие и четкие приросты.

Эта картина изменения особенностей приростов с возрастом характерна только для некоторых, но не для большинства молодых особей. Имеет место значительная индивидуальная изменчивость динамики ширины приростов, например появляются отдельные более узкие четкие приросты среди широких нечетких. Также обращают на себя внимание несколько деформированные участки резца, которые выглядят как вздутия (округления) медиальной стенки длиной в несколько обычных суточных приростов, но без заметных приростов или с очень нечеткими приростами (рис. 1).

Различия между сеголетками самцами и самками по характеру поверхности резцов выявлены в августовских выборках. В выборке с пастбища (“Карпово”) четкие более узкие приросты в базальной трети до конца зуба были у всех пяти самок (у трех самок — не менее 20 приростов) и только у одного из шести самцов. В выборке из “Дальника” у 12 из 13 самцов с неповрежденным базальным концом резца было 10–30 узких четких приростов до конца зуба. Самок в выборке было только четыре, такие

приросты были у двух. Эти различия могут быть результатом различий между локалитетами, но могут быть связаны с различиями в наземной активности между самцами и самками. В августе — сентябре самцы сеголетки отлавливаются значительно чаще, чем самки (Лобков, 1999).

Разнообразие приростов на поверхности резцов сеголеток одного пола, добытых одновременно, может быть связано с разным возрастом особей. Например, в 1985 г. пробуждение самок было позднее и дружное, всего 11 дней с конца марта, а в 1973 г. — растянутое с начала марта на 21 день. Соответственно и сроки рождения ими молодых в 1973 г. были растянуты вдвое, что обусловило такие же различия в онтогенезе особей. Сроки и продолжительность весеннего пробуждения крапчатого суслика зависят от географической широты расположения поселения и других факторов (Лобков, 1999). С этим, видимо, связаны и различия резцов сусликов из разных локалитетов по наличию деформаций. Деформации в виде вздутия стенки появляются в конце июня, их частота увеличивается в июле — первой половине августа и уменьшается в августе. Деформаций на резце может быть несколько или деформация может быть только одна. Полагая, что в среднем на резце есть запись последних полутора месяцев жизни особи, можно примерно оценить время образования деформаций на данном участке зуба, объединив все выборки и приняв интервал в 15 дней. Деформации в базальной части относим к последней 15-дневке

Таблица 1. Сезонные изменения частоты деформаций у сеголеток крапчатого суслика в летние месяцы

Период	Всего участков зуба	Из них с деформациями	Доля участков с деформациями, %
Июнь вторая половина	39	7	18
Июль первая половина	29	10	34
Июль вторая половина	17	6	35
Август начало	46	15	32
Август вторая половина	35	10	28

жизни особи, в середине — к предпоследней, в апикальной — на месяц ранее. Всего изучен 91 резец (табл. 1).

Следовательно, деформации на резцах сеголеток начинают появляться только во второй половине июня, частота их увеличивается в июле и несколько снижается во второй половине августа.

Как правило, после деформаций на резце были сформированы обычные приросты. Из 46 сеголеток из разных выборок, добытых в августе, узкие приросты в базальной части до базального конца резца были у 30, неясная картина у восьми, широкие у семи и у одной после не очень узких четких приростов была деформация до конца зуба. Например, у добытых 24.08.1973 г. сусликов после деформации было от ≈ 16 до ≈ 30 приростов и только у одного после не очень узких четких базальных приростов была видна деформация до базального конца зуба (рис. 2). Примечательно, что эта деформация была не типична для сеголеток (для них, как было сказано выше, характерны вздутия), и напоминала более сложные деформации перед зоной спячки (см. ниже). В резцах двух особей, добытых в середине сентября, деформаций не было ни на одном участке зуба (подробнее о деформациях см. отдельный раздел). О характере приростов у сеголетков непосредственно перед осеннее-зимней спячкой можно судить по резцам добытых весной сусликов, перезимовавших одну зиму. 48 экз. (во всех выборках) были определены как годовики. На резце каждой из 36 особей перед (т.е. апикальнее) ИГЭ в зоне спячки был участок с деформацией поверхности (см. ниже), перед которым, суточные приросты были узкие и четкие. Длина этого участка была разной у разных особей.

Таким образом, у сеголеток изменения поверхности резца с возрастом таковы: широкие нечеткие приросты к концу лета сменяются более узкими и четкими. У некоторых особей летом образуются участки деформированной поверхности, после которых следуют обычные суточные приросты. Эти деформированные участки видны у двух третей особей перед спячкой (оцененной по ИГЭ). Индивидуальная изменчивость приростов, по-видимому,



Рис. 2. Базальный конец нижнего резца самца сеголетка, добытого 24.08.1973 г.: 1 — суточные приросты, 2 — деформированная поверхность.

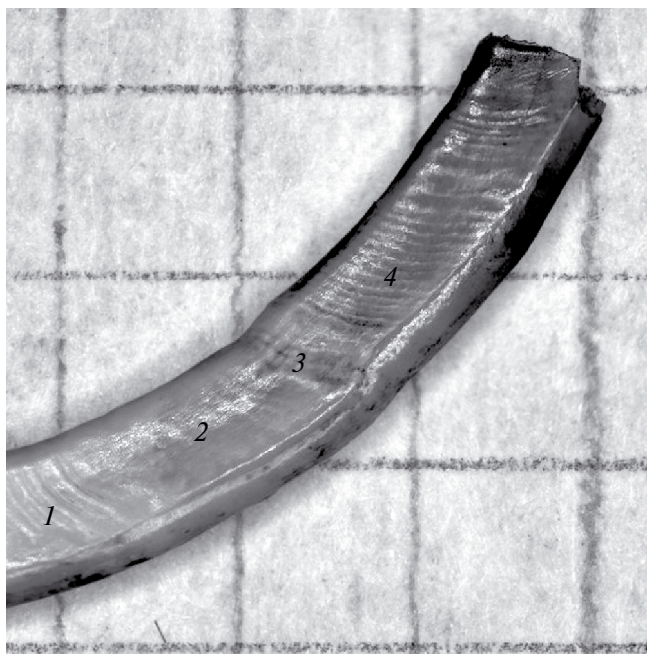


Рис. 3. Базальный участок резца крапчатого суслика, добытого спустя месяц после пробуждения от зимней спячки: 1 — летние приросты, 2 — деформированный участок перед зоной спячки, 3 — зона спячки с ИГЭ и изменением контура резца, 4 — узкие приросты после пробуждения.

определяется растянутостью сроков рождения и разной интенсивностью накопления жировых запасов разными особями и в разные годы.

Регистрация «зоны спячки» на поверхности резцов в осенне-зимний период

Характерным признаком зоны спячки у сусликов считается ИГЭ (Клевезаль и др., 2021), но у крапчатого суслика, из-за высокой изменчивости характера приростов, определить зону спячки не просто. Можно выделить три признака записи спячки у крапчатого суслика: 1) ИГЭ, 2) очень узкие приросты (50–60 мкм и менее) над, непосредственно до или после ИГЭ, их мы не считаем суточными, поскольку периодика их образования пока не ясна, и 3) изменение контура всего резца, особенно заметное по внутренней дуге резца. ИГЭ часто выражено плохо и тогда признаком спячки служит сочетание 2) и 3). Кроме того, перед ИГЭ очень часто видна деформация поверхности стенки резца (рис. 3). При исследовании всех 136 перезимовавших сусликов разного возраста в нашем материале деформации отмечены у 80%. В оставшиеся 20% вошли такие случаи, как: “Деформации нет, но есть участок нечетких приростов (у трех самок и трех самцов, добытых 7.05.1987 г., (Григорьевка)”. Деформация поверхности в сопровождении одного из трех указанных выше признаков записи спячки – несомненное свидетельство зимней спячки. Однако одна только деформация не является показателем зимней спячки, поскольку встречается и в летний период.

Особенности регистрации жизнедеятельности на поверхности резцов у взрослых сусликов в весенний период

Самцы. Молодые суслики предыдущего года рождения пробуждаются весной в возрасте 10–11 месяцев. Они достигают к этому времени размеров взрослых особей и становятся половозрелыми, поэтому мы относим их к взрослым особям,

наравне с особями, перезимовывавшими не одну зиму. Бросающаяся в глаза особенность после записи спячки – узкие четкие приросты по 150–160 мкм (см. рис. 3).

В следующий после пробуждения месяц у самцов (самок не рассматриваем из-за возможного влияния беременности) обнаруживаются значительные вариации частоты этого признака (табл. 2).

Узкие приросты после выхода из спячки, вероятно, связаны с особенностями питания в этот период: переключением организма с потребления жировых запасов во время спячки на питание растительным кормом, а также с недостатком корма ранней весной. Об этом свидетельствует анализ содержимого желудков. Так, в год, когда пробуждение сусликов от зимней спячки началось в конце февраля, масса содержимого желудков у самцов с 27.02 по 9.03 составила 3.8 ± 0.6 г ($n = 18$), а с 18.03 по 11.04 – 8.35 ± 0.78 г ($n = 26$). С началом обильной вегетации растительности и окончанием гона кормление становится более интенсивным. Масса наиболее наполненных желудков через 1–1.5 месяца после пробуждения увеличилась до 50–60 г. Возможно, разнообразие изменений ширины приростов после выхода из спячки, есть результат различий в особенностях питания в этот период.

У отдельных добытых поздней весной (в апреле) особей серии приростов прерывались небольшим участком деформации (вздутием). Такая картина была у одного из восьми самцов, добытых 7.05.1985 г. в “Коблево”: после ИГЭ до деформации было ≈ 10 –12 приростов, после деформации ≈ 25 приростов до конца зуба. У одного из одиннадцати самцов, добытых 29.03–1.04.84 г. в Сычавке, деформация была через ≈ 13 приростов после ИГЭ и почти у базального конца резца. Из 18 самок (“Григорьевка”, 7.05.1987 г.) деформации были у двух, через ≈ 22 и ≈ 12 –13 приростов после ИГЭ и за ≈ 11 и ≈ 15 –20, соответственно, приростов до конца зуба. Во всех этих случаях деформации образовались весной, но не сразу после выхода

Таблица 2. Характер приростов после “зоны спячки”

Поселение	Дата сбора	Всего особей	Число приростов после ИГЭ	Варианты изменения ширины приростов				
				все узкие	от узких до средних	от средних до узких	все средней ширины	все широкие сложные
“Мизикевича”	7–11.03.1990	20	До 30	3	–	4	13	–
“Коблево”	7.05.1985	8	До 40	3	–	3	–	2
“Сычавка”	29.03–1.04.1984	12	До 20	7	1	–	3	1

из спячки. Сходная деформация была и у одного самца из шести взрослых особей, которые были добыты 12 мая 1989 г., и у которых уже не было признаков “зоны спячки” на поверхности резцов. Зима 1989 г. была теплой, и первые суслики проснулись в последней пятинке января (Лобков, 1999). Часть резца, где находилась зона спячки уже сточилась. От бокового стачивания до начала деформации было ≈ 35 приростов, от конца деформации до конца зуба — 25–30 приростов, следовательно, деформация возникла примерно в середине апреля.

Для крапчатых сусликов, содержащихся в неволе, отмечена способность некоторых особей, особенно самцов, а также самок, потерявших выводки, впадать в повторную (весеннюю) спячку. От зимней спячки весенняя отличалась непродолжительностью. У особей крапчатого суслика такую спячку мы наблюдали в условиях неволи спустя 20–30 дней после пробуждения от зимней спячки, хотя суслики имели возможность нормально питаться. Непрерывная спячка у отдельных особей продолжалась от 2 до 17 дней, после чего они возвращались к активному образу жизни (Лобков, 1991). В природе повторную спячку весной наблюдали у малого суслика (*Spermophilus pygmaeus* Pall.). Норы-веснянки, из которых проснувшиеся суслики не выходили несколько дней были раскопаны. В гнездах обнаружили трех спящих сусликов (Лисицин, Карпушев, 1954). В природе о повторном снижении активности самцов крапчатых сусликов весной после пробуждения косвенно свидетельствует значительное уменьшение в этот период доли добываемых самцов, сравнительно с самками (Лобков, 1991). Позже было показано, что в дентине резцов в период такой спячки формируются не обычные суточные слои дентина, а особо контрастные полосы (Трунова, Лобков, 1997). Поскольку рост резца в длину и формирование дентина идут синхронно, формирование деформаций на поверхности резца

в этот период вполне ожидаемо и, вероятно, связано с весенней спячкой.

Самки. Ранее мы писали, что ИГЭ образуется в связи с изменением нагрузки на зуб в период спячки, хотя, возможно, базальный конец ИГЭ отмечает не выход из спячки как таковой (восстановление нормотермии), а возобновление питания после выхода из спячки (Клевезаль и др., 2021). В любом случае, ИГЭ можно считать маркером периода спячки. На данном материале мы получили еще одно подтверждение этого положения. Спаривание крапчатых сусликов происходит в день выхода самок из нор после спячки, а беременность длится 24 дня (Лобков, 1999). Следовательно, по размеру эмбрионов можно примерно оценить время пробуждения.

Для 25 самок, добытых в 2008 г., мы сравнили время пробуждения, оцененное по размеру эмбрионов, с количеством суточных приростов, сформированных после ИГЭ (табл. 3).

Таким образом, из 25 исследованных резцов самок в 20 есть соответствие количества приростов после ИГЭ количеству суток после пробуждения, оцененному по размерам эмбрионов. Это соответствие можно признать удовлетворительным, если учесть, что сформированное на самом базальном конце зуба ИГЭ часто не видно, поскольку вновь образованная эмаль мягкая и может быть удалена при очистке зуба; подсчет базальных приростов под лупой дает лишь приблизительную оценку; определение времени пробуждения по размеру эмбрионов тоже приблизительное.

О лактации (но не беременности) в записи свидетельствовало изменение рисунка суточных слоев дентина крапчатого суслика, заметных на окрашенных препаратах дентина (Трунова, 2000). Наш материал позволил проверить возможность записи периода лактации на поверхности резцов самок. Для этого мы сравнили характер приростов,

Таблица 3. Число приростов после ИГЭ у беременных самок с разным сроком пробуждения от спячки

Дни после пробуждения (судя по размеру эмбрионов)	Всего исследовано самок	Из них с числом приростов после ИГЭ:		
		0 или ИГЭ не видно	близким к ожидаемому (в скобках число приростов)	больше ожидаемого (число приростов и номер особи)
1–2	8	5	1 (1–2)	2 (3–4, 12–15)
3–5	5	—	5 (4–8)	—
6–10	7	—	5 (7–15)	2 (18–20)
12–15	3	—	2 (12–15)	1 (18–20)
20	2	—	2 (18–20)	

Прочерк — нет данных.

Таблица 4. Характер приростов у сусликов разного репродуктивного статуса

Место и дата	Репродуктивный статус	Всего особей	Из них с приростами после ИГЭ	
			вздутие среди приростов	только узкие или узкие + средней ширины
7.05. 1987 г. “Тригорьевка”	Самки лактирующие	10	5	5
	Самки яловые	9	0	9
	Самцы	8	0	8
15.04. 2008 г. “Таирово 1”	Самки лактирующие	2	0	2

сформированных после выхода из спячки у кормящих и яловых самок, а также у самцов (табл. 4).

Из таблицы следует, что у пяти из двенадцати лактирующих самок были найдены особенности сформированных после выхода из спячки приростов, которые не были обнаружены у восьми самцов и 9 яловых самок. Это можно принять за слабый намек на возможность отражения лактации в характере суточных приростов.

Дополнительно в этом плане исследовали перезимовавших самок, добытых в конце июня. У них зона спячки уже сточена, но запись лактации, если таковая была, должна сохраниться в апикальной и средней части зуба. По характеру апикальные и средние приросты у самцов и самок в “Большой Долине” различались: у трех самок из семи в середине резца было или вздутие (слабое) или наблюдалась группа нечетких широких приростов, а у самцов этого не было (но самцов из этого поселения, отловленных одновременно с самками, было только три). В “Карпово”, где было по 5 экз. каждого пола, сходная картина (группа нечетких приростов или слабое вздутие) была у трех самок, но и у одного самца. Следовательно, и на этом материале мы не обнаружили несомненной записи лактации, хотя некоторый намек на возможность такой записи есть.

Особенности регистрации жизнедеятельности на поверхности резцов взрослых сусликов летом

О характере приростов в летний период у перезимовавших особей можно судить как по резцам взрослых, добытых летом, так и по части резца, сформированной до зоны спячки, у добытых весной особей, которые перезимовали не менее двух раз (если «зона спячки» не была близка к зоне апикального стачивания резца). У добытых в июне особей на резцах видны приросты разной степени четкости и разной ширины. Из 20 сусликов, добытых в конце июня, у шести в базальной трети были только узкие четкие приросты. Кроме приростов у пяти из 20, добытых в конце июня сусликов в разных частях зуба обнаружены деформации,

сформированные, судя по их позиции на резце, в мае или июне.

Из добытых весной и перезимовавших не менее двух раз 56 особей апикальные деформации, связанной с ИГЭ, были видны приросты разной ширины и четкости. У 52% (29 экз.) это были узкие четкие приросты. У 12 сусликов в апикальных и средних частях резца были видны деформации (в форме вздутия), отделенные от деформации перед ИГЭ разной ширины приростами. По-видимому, они формировались у взрослых сусликов в летний период, но не у всех, а только у 21% особей (рис. 4).

Сходная картина была на резцах взрослых сусликов, добытых в июле и позже, в разных поселениях и в разные годы. У семи самцов, добытых 3–18.07.1973 г., приросты были варьирующей ширины по всему резцу, у двух из них небольшая деформация была в середине резца и у одного — в базальной части. У четырех из этих семи в базальной трети были узкие четкие приросты (у добытого 3.07.73 г. $\approx$ 28 приростов до конца зуба). У 3 самцов, добытых 16.09.1973 г., четкие приросты видны либо с конца апикальной трети до конца зуба, либо во всем резце ($\approx$ 45–70 приростов). Следовательно, узкие четкие приросты у взрослых особей формируются в июне — июле. Это совпадает по времени со снижением активности взрослых самцов, о чем свидетельствуют результаты отловов крапчатых сусликов. Уже в начале июня самцов ловится в три раза меньше, чем взрослых самок, которые из-за лактации позднее приступают к накоплению жировых резервов (Лобков, 1999).

Из добытых весной и перезимовавших не менее двух раз 56 особей у 46 перед (или над) ИГЭ была видна деформация. Часто перед деформацией были видны участки узких четких приростов.

На первый взгляд деформации перед ИГЭ выражены в разной степени у разных особей, независимо от их половой принадлежности, но при детальном рассмотрении характера деформаций некоторые различия между самцами и самками

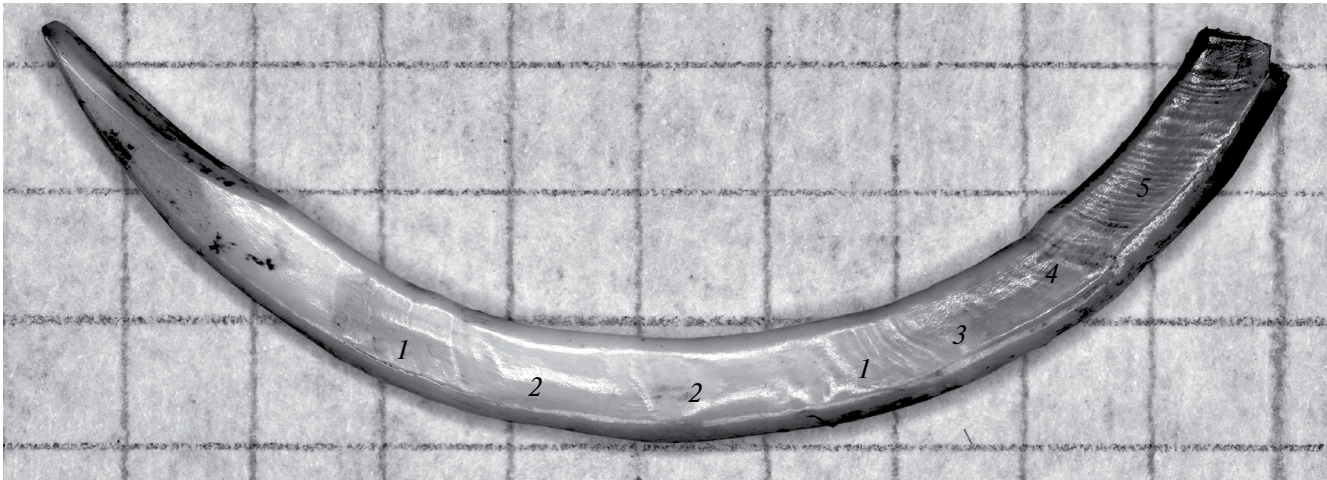


Рис. 4. Особенности приростов на нижнем резце крапчатого суслика спустя месяц после весеннего пробуждения от спячки: 1 – суточные приросты, сформированные летом, 2 – летние деформации стенки резца, 3 – деформация перед зоной спячки, 4 – зона спячки с ИГЭ и изменением контура резца, 5 – суточные приросты, сформированные после выхода из спячки.

Таблица 5. Деформации поверхности резца перед ИГЭ у самцов и самок крапчатого суслика

Поселение	Дата добычи	Пол	Количество особей	Из них с разными деформациями		
				вздутия, от длинных до коротких	сложные деформации *	нет деформаций или (в скобках) есть только участок приростов, варьирующих по четкости и ширине
“Сычавка”	29.03–1.04 1984	Самцы	13	10	1 (однократная)	(2)
		Самки	11	1	7	3
“Тригорьевка”	7.05.1987	Самцы	10	4	3	3
		Самки	19	8	8 (из них 3 с однократной)	3

* Чередование коротких вздутий и уплощений или вздутие + уплощение перед ИГЭ.

обнаруживаются. У самок деформации чаще бывают сложными (табл. 5).

Общая картина изменений поверхности резца у перезимовавших особей

После зоны спячки видны суточные приросты разной ширины, чаще четкие узкие, впоследствии увеличивающейся ширины, в отдельных случаях с деформацией в весенний период, далее меняющейся ширины и четкости с деформациями в поздне-весенний и летний период примерно у четверти особей. Индивидуальные особенности, вероятно, отражают интенсивность питания и жиронакопления. Затем следуют узкие приросты

и деформации перед записью спячки у подавляющего большинства.

Деформации

Деформации на резцах по времени появления можно разделить на три группы: весенние деформации у перезимовавших активных особей, летние – у сеголеток и у перезимовавших, а также и деформации в период спячки осенью и зимой.

Весенние деформации у перезимовавших особей на резцах мы видели в единичных случаях, они возникали в апреле. И до, и после этих деформаций на резце были заметны серии суточных приростов (см. выше). Судя по позиции на резцах,

деформации могут быть результатом повторного впадения в неглубокую спячку.

Летние деформации у сеголетков и перезимовавших (см. соответствующие разделы). У сеголетков деформации появляются в июне, у перезимовавших сусликов — раньше, иногда даже с конца мая. В июне частота деформаций у сеголетков (18%) существенно меньше, чем у взрослых (30%).

У сеголетков из разных поселений различия по частоте появления деформаций соответствуют различиям в накоплении жировых отложений, оцененных по коэффициенту упитанности. Так, в августе 1985 г. у сеголетков, добытых на выпасе (“Карпово”), деформаций было существенно меньше, чем у добытых в то же время в поселении на люцерне (“Большая Долина”). Упитанность сусликов на выпасаемом участке одновременно была значимо ниже, чем на люцерне, соответственно у самцов 10.6 ± 0.7 , $n = 6$ и 13.2 ± 0.4 , $n = 13$. Различия статистически значимы ($t = 3.37 > t_{0.01}$).

Различия в частоте деформаций, обусловленные степенью упитанности, отмечены и в поселениях сусликов, расположенных в 3 км друг от друга. Крапчатые суслики, обитающие на посевах люцерны в поселении “Новая Долина”, были крупнее и накапливали больше жировых резервов, чем суслики, обитающие на выпасе в поселении “Дальник”, расположенном поблизости. Вероятно, поэтому, в 1973 г. перезимовавшие самцы с посевов люцерны уже в июле отлавливались единично, а в конце августа среди отловленных особей не встречались. Коэффициент упитанности трех самцов, добытых 11 июля 1973 г. на поле люцерны, составил 19.1 ± 0.89 , $n = 3$, а этот показатель самцов, отловленных в первой декаде июля на выпасе, расположенном поблизости, составил 14.3 ± 0.48 г/см, $n = 11$.

Появление деформаций на резцах и у сеголетков, и у перезимовавших особей по времени и степени упитанности совпадает с появлением у них возможности наступления, так называемой, летней спячки, установленной наблюдениями за сусликами, живущими в неволе. В лабораторных условиях при температуре $20-22^\circ\text{C}$ перезимовавшие самцы и яловые самки после достижения максимальной массы тела, даже при наличии корма, впадали в оцепенение. Температура их тела лишь на $1-1.5^\circ\text{C}$ превышала температуру в помещении, животные были вялыми, не открывали глаз при манипуляциях, частота вдохов составляла 4–6 в минуту, т.е. у них наблюдалась типичная спячка (Лобков, 1999). Эти наблюдения позволяют предположить, что и обитающие в естественных условиях суслики также впадают в подобную спячку, так как доля перезимовавших самцов и самок среди отлавливаемых в середине лета особей, снижается (Лобков,

1999). Спячка при высоких температурах окружающей среды получила название летней. Она известна не только у сусликов, но и у других видов млекопитающих (Калабухов, 1985).

Коэффициент упитанности взрослых самцов, отловленных 11 июля 1973 г. в поселении “Новая Долина” составил 19.1 ± 0.89 г/см, $n = 3$, а КУ взрослых самцов, зимовавших 2–3 раза, отловленных в том же поселении “Новая Долина” сразу после пробуждения в феврале следующего 1974 г., составил 10.95 ± 0.32 г/см, $n = 15$. Потери упитанности за период с 11 июля 1973 г. по февраль 1974 г. составили в среднем 8.15 ± 0.95 г/см.

Самцы-сеголетки, отловленные в том же поселении “Новая Долина” в первой декаде июля 1973 г., имели КУ 9.2 ± 0.15 г/см, $n = 52$, а отловленные 21–25 августа 1973 г. имели КУ 15.75 ± 0.42 г/см, $n = 36$. В 1973 г. они перестали встречаться на поверхности земли в начале сентября. В феврале 1974 г. сразу после пробуждения коэффициент упитанности молодых самцов составил 9.5 ± 0.26 г/см, $n = 31$. За период спячки с сентября по январь они израсходовали 6.25 ± 0.49 г/см. Логично предположить, что перезимовавшие взрослые самцы из этого же поселения за то же время спячки израсходовали те же 6.25 ± 0.49 г/см. Таким образом, разность между расходом ими жировых отложений с начала июля до февраля (8.15 ± 0.95 г/см) и расходом в течение спячки в сентябре — январе (6.25 ± 0.49 г/см) соответствует потерям упитанности перезимовавших взрослых самцов с 11 июля по 25 августа 1973 г. в 1.9 г/см. В пересчете на среднюю длину тела этих самцов (21.7 см) потеря в массе тела в этот летний период 41 г за 45 суток.

Содержавшиеся в неволе в июле — августе 1989 г. в подвальном помещении при температуре $20-22^\circ\text{C}$ взрослые самцы, достигшие большой упитанности, были лишены корма. Так мы имитировали прекращение питания, связанное с отсутствием выходов на поверхность. Как указано выше, среди отловленных в июле сусликов доля взрослых самцов невелика, что позволяет предположить снижение их кормовой активности и продолжительное пребывание в гнездах глубоко под землей (Лобков, 1977). Некоторые подопытные особи оставались активными, а другие залегли в спячку, продолжавшуюся до полутора месяцев. Расход массы тела у разных самцов, ввавших в спячку в лаборатории, за 30–40 дней у разных особей колебался от 34 до 73 г (Лобков 1999). Расход массы тела самцов, которые не впали в спячку, находились рядом и не получали корм, в этот же период колебался от 53 до 66 г, а потери их упитанности составили 2.7 г/см. Следовательно, в природных условиях в июле — августе 1973 г. перезимовавшие

самцы вполне могли не питаться, находясь в мало активном состоянии или в спячке. Деформации на резцах в этот период могут отражать подобное состояние организма. Это дает основание связать образование деформаций с прекращением кормовой активности вплоть до впадения в неглубокую спячку либо временное голодание. По-видимому, к таким особям и относятся те суслики, у которых мы обнаруживаем деформации.

Частота деформаций у сеголеток достигает пика во второй половине июля (см. табл. 1). Та же закономерность наблюдается и у взрослых сусликов. Примечательно, что большинство, содержащихся в неволе взрослых сусликов, достигают предельной массы тела в первой половине июля (табл. 6).

Эта особенность может подтверждать связь появления деформаций с достижением максимальной упитанности. После этого масса сусликов в лаборатории начинает снижаться, несмотря на то, что они потребляют корм, хотя и в небольшом количестве (Лобков, 1999). Вероятно, в это время начинается подготовка организма к осенне-зимней спячке и переключение его на питание накопленными жировыми запасами, которое может осуществляться как при голодании, так и в состоянии неглубокой спячки. Этот процесс обуславливает снижение скорости роста резца и, как следствие, образование деформаций его поверхности. Примечательно, что перед зоной осенне-зимней спячки нередко располагаются очень узкие и четкие приросты, похожие на приросты сразу после весеннего пробуждения. После выхода на поверхность весной, вероятно, продолжается расходование жировых запасов, оставшихся после спячки. В Северо-Западном Причерноморье суслики обычно начинают пробуждаться в ранние сроки (иногда в конце января-феврале, имея достаточные запасы жира для продолжения спячки. Это позволяет проснувшимся особям сохранять активность в случае возврата холодной погоды, задерживающей начало вегетации растительности, иногда на месяц и более. В 1974 г. средний коэффициент упитанности у пробуждающихся самцов составил 10.95 ± 0.32 г/см, $n = 15$. Минимальная упитанность сусликов, которые спали в неволе, после пробуждения

выжили и восстановили массу тела, составляет 5 г/см., а расход массы тела в период летнего голодания подопытных сусликов колебался от 53 до 66 г за 30–40 дней. Разность между упитанностью пробуждающихся сусликов и минимальной упитанностью составила 5.95 г/см, или 129 г. То есть с такими остатками жировых запасов самцы могут не питаться до 2 месяцев, поэтому в затяжные весны с недостатком корма запасы жира, накопленного летом, позволяют сусликам сохранять наземную активность в том числе, связанную с размножением. Эндогенное питание организма, вероятно, отражается на приростах, делая их узкими и четкими, а также обуславливает межгодовую изменчивость ширины приростов.

Деформации, сформированные в летнее время, отделены от записи спячки в осенне-зимний период серий приростов и обнаружены далеко не у всех сусликов. Видимо, только у тех особей, которые возобновляли свою активность перед спячкой. У сусликов, у которых летнее снижение активности переходит в осенне-зимнюю спячку без выхода на поверхность, летняя деформация, вероятно, сливается с таковой перед ИГЭ.

Различия по наличию деформаций у разных особей в летний период могут определяться индивидуальными особенностями накопления жировых запасов. Данные, полученные при проведении полевых наблюдений о встречаемости перезимовавших особей среди отловленных сусликов, позволили установить, что возможность и длительность летней спячки, зависят от величины накопленных жировых запасов (Лобков, 1999). Кроме того, влияют и различия в глубине расположения гнездовых камер. Температура в норах в летний период ниже, чем на поверхности земли, что позволяет предполагать залегание некоторых особей в летнюю спячку в природных условиях. В середине жаркого августа 2019 г. в районе г. Одессы температура почвы на глубине 1 м составила 22°C. Глубина расположения гнездовых камер крапчатого суслика в Северо-Западном Причерноморье колеблется от 60 до 175 см (Волянский, 1966; Лозан, 1970). Поэтому разные особи могут пребывать в гнездах в разных температурных условиях.

Таблица 6. Распределение взрослых самцов и яловых самок, достигших максимальной массы тела в условиях лабораторного содержания в летние месяцы 1989 и 1990 гг., в % от общего числа (по: Лобков, 1999)

Пол	Количество		Июнь, декады			Июль, декады			Август, декады		
	экз.	%	1	2	3	1	2	3	1	2	3
Самцы	43	100	—	7.0	4.6	18.6	30.2	7.0	30.2	—	2.3
Самки	48	100	—	5.6	11.2	55.5	11.2	5.6	11.2	—	—

Прочерк — нет данных.

В глубоких норах температура может быть ниже 22°C, что создает возможность для погружения сусликов в спячку, а в неглубоких температура выше 22°C, при этом засыпание невозможно. Мы не наблюдали в лабораторных условиях впадение крапчатых сусликов в летнюю спячку при температуре в помещении выше 22°C.

Деформации, связанные с «зоной спячки» (с ИГЭ) в осенне-зимний период, обнаружены у 80% всех перезимовавших особей (у 110 из 136 экз.). Деформации были видны перед ИГЭ и переходили непосредственно в запись зимней спячки (см. рис. 3). Деформированный участок имел разную длину (например, короткая деформация – ≈ 1.9 мм, длинная сложная – ≈ 8 мм); простые деформации в форме вздутия стенки встречались чаще, чем сложные с чередующимися вздутиями и уплощениями. Если не было деформации, то перед ИГЭ были нечеткие широкие приросты. Не редки случаи, когда деформированный участок был не сплошным, а прерывался небольшой группой обычных приростов.

Мы полагаем, что деформации могут отражать как неглубокую спячку в весенний осенний или летний периоды, так и начальный период глубокой спячки. Как было сказано выше, в лабораторных условиях при температуре 20–22°C крапчатые суслики впадали в оцепенение, в котором находились от нескольких дней до 1.5 мес. (Лобков, 1999). Современные методы имплантации температурных датчиков сусликам в природе дают представление о полном ходе спячки и индивидуальной изменчивости всех ее параметров. Например, приведенные в статье Гюров (Gür, Gür, 2015) термографики 4 экз. *Spermophilus xanthoprymnus*, зимовавших с термодатчиками в Турции, показывают, что период от начала гипотермии до снижения температуры тела ниже 20°C длился у разных особей от примерно полумесяца до двух месяцев. Если мы правы, то форма и размер деформации у крапчатого суслика могут быть связаны с длительностью и глубиной погружения в летнюю спячку.

Возникает, однако, один существенный вопрос. Если деформации, свидетельствующие о росте резца, появляются, когда суслики не активны, то почему при росте резцов не нарушается нормальный прикус, хотя нет их стачивания, поскольку суслик не питается? Если деформированный участок может иметь длину до 8 мм, не слишком ли это большой прирост резца при отсутствии стачивания? По наблюдениям В.А. Лобкова за крапчатыми сусликами в неволе суслики в состоянии неглубокой спячки шевелятся, поджимают лапы, следовательно, могут и двигать челюстями, обеспечивая стачивание резцов друг о друга. Кроме того, суслики могут таким образом стирать беспокоящие

их удлинившиеся резцы в периоды временных пробуждений во время спячки, подобно тому, как это делают другие грызуны. По мнению ряда исследователей, скорость роста резцов грызунов зависит скорее от стачивания резцов, которое происходит в результате трения нижнего резца о верхний резец специально для их затачивания, нежели от питания жесткими кормами (Taylor, Butcher, 1951; Ness, 1964; Burn-Murdoch, 1993, 1999). Вероятно, такое незначительное стачивание резцов трением на протяжении спячки может компенсировать прирост резца за этот период. Ранее мы писали, что витальное мечение резца тетрациклином у крапчатого суслика, зимовавшего в неволе, показало, что за 66 суток глубокой спячки с конца сентября до начала декабря нижний резец прорезался на 2 мм (Клевезаль и др., 2021). Следовательно, рост резца до 8 мм в период неглубокой спячки не кажется невозможным.

Механизм образования деформаций не ясен. В эксперименте на крысах было показано, что длительное изменение нагрузки на резец привело к изменению формы резца (Steigman et al., 1989), а также к изменению формы и размеров резцовой альвеолы (Brin et al., 1990). Нагрузка на резцы существенно уменьшается как при неглубокой, так и при глубокой спячке, поскольку организм сусликов переключается на эндогенное питание жировыми запасами. Поверхность резца изменяется по-разному, возможно поэтому, активность ростовых процессов в эти периоды различна. Пока нельзя считать доказанным, что деформация – запись неглубокой спячки. Однако нам это объяснение кажется наиболее вероятным.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Классическая картина приростов на поверхности резца взрослой особи, добытой в конце весны, в направлении, от апикальной части резца к его базальной части такова. За приростами варьирующей ширины и степени четкости идут приросты убывающей ширины и увеличивающейся четкости, иногда прерываемые участками с деформированной стенкой, далее, базальнее, наблюдаются деформация и «зона спячки» (с ИГЭ и изменением контура), затем узкие приросты, сформированные после выхода из спячки. После этих узких приростов могут следовать приросты увеличивающейся ширины. Классическая картина встречается с разной частотой в разных выборках.

Активное питание с нечетким ритмом активности (широкие нечеткие приросты) сменяется, по мере накопления жира, менее активным с более четким дневным ритмом (ширина приростов уменьшается, их четкость увеличивается). При накоплении

достаточных жировых запасов может иметь место летняя спячка, иногда (в зависимости от величины жировых запасов) переходящая в осенне-зимнюю спячку, с деформациями поверхности резца. Далее после зимней спячки следует период перехода от эндогенного питания жировыми запасами и ограниченного питания после пробуждения (узкие приросты после “зоны спячки”), сменяющийся периодом интенсивного питания с началом жиронакопления (ширина приростов увеличивается). Большая индивидуальная изменчивость доли каждой категории приростов в общей длине резца определяется как индивидуальными особенностями конкретной особи, так и большими различиями во времени весеннего пробуждения и в кормовых условиях в разные годы и на разных участках обитания.

Сезонные явления жизнедеятельности крапчатых сусликов Северо-Западного Причерноморья отличаются от таковых в северных частях ареала сроками, их продолжительностью и особенностями протекания. В окрестностях г. Одессы в теплые зимы пробуждение начинается в январе, а в более суровые с глубоким промерзанием почвы — только в конце марта. Весеннее пробуждение всех сусликов зависит от погоды и в отдельные годы с ранним началом пробуждения может быть растянуто на 2 месяца. Продолжительны и сроки залегания в спячку. В один и тот же год в разных поселениях они также существенно различаются (Лобков, 1999). Весь период активности сусликов в регионе более растянутый во времени, сравнительно с северными популяциями, чем обеспечивает раннее накопление избыточных жировых отложений и возможность, вследствие этого, прекращение кормовой активности или впадение их в спячку летом и весной. Экологией южных популяций, вероятно, объясняется высокая индивидуальная изменчивость характера приростов на поверхности резцов у исследованных нами крапчатых сусликов,

Обнаруженные особенности приростов на поверхности резцов крапчатого суслика иллюстрируют изменения физиологического состояния организма не только в период осенне-зимней спячки, но и в течение активного периода жизни. Наличие этих приростов позволяет подтвердить предположение о том, что впадение в спячку весной и летом, является причиной снижения дневной активности некоторых особей (Лобков, 1999).

Если дальнейшие исследования подтвердят связь ширины приростов с интенсивностью питания, а наличие деформаций на поверхности резца — с неглубокой спячкой, то это даст возможность по особенностям регистрации жизнедеятельности рецентных и ископаемых сусликов ретроспективно определять климатические условия в прошлом, отсутствие спячки или ее эволюцию и другие аспекты.

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы глубоко признательны Г.А. Клевезаль за измерения и описание приростов, консультации при обработке материала и обсуждение результатов, без которых подготовка статьи была бы невозможной.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование проведено на средства и в порядке личной инициативы авторов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

При проведении исследований не использованы живые животные. Обрабатывался только музейный краниологический материал.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Волянський Ю.О., 1966. Крапчастий ховрах південно-західної частини Одеської області // Екологія та історія хребетних України. Київ: Вид-во Київського ун-ту. С. 40–46.
- Клевезаль Г.А., Ануфриев А.И., 2013. Изменчивость приростов и “зоны спячки” на поверхности резцов сурков (род *Marmota*) // Зоологический журнал. Т. 92. № 11. С. 1333–1348.
- Клевезаль Г.А., 2001. Использование регистрирующих структур для оценки событий жизни и состояния в момент гибели мышей рода *Apodemus* // Зоологический журнал. Т. 80. Вып. 5. С. 599–606.
- Клевезаль Г.А., Лобков В.А., 2008. Суточные приросты и «зона спячки» на поверхности резцов сусликов рода *Spermophilus* // Зоологический журнал. Т. 87. № 12. С. 1495–1503.
- Клевезаль Г.А., 2010. Динамика роста резцов и суточные приросты на их поверхности у трех видов мелких грызунов // Зоологический журнал. Т. 89. № 3. С. 360–370.
- Клевезаль Г.А., Щепоткин Д.В., 2017. Суточные приросты на поверхности резцов грызунов. Внутри- и межвидовая изменчивость // Зоологический журнал. Т. 96. № 7. С. 838–849.
- Клевезаль Г.А., Лобков В.А., Щепоткин Д.В., 2021. Запись зимней спячки на поверхности резцов грызунов: внутривидовая изменчивость и межвидовые различия // Зоологический журнал. Т. 100. № 5. С. 524–529.
- Лакін Г.Ф., 1990. Биометрия. 4-е изд., перераб. и доп. М.: Высшая школа. 352 с.

- Лисицин А.А., Карпушев А.М., 1954. Вторичная спячка у малых сусликов // Третья экологическая конф. Киев: Изд-во КГУ. Ч. 3. С. 95–97.
- Лобков В.А., 1977. О сезонных изменениях активности крапчатого суслика (*Citellus suslicus*) // Зоологический журнал. Т. 56. № 12. С. 1900–1904.
- Лобков В.А., 1978. О хронографической изменчивости крапчатого суслика (*Citellus suslicus*) // Зоологический журнал. Т. 57. № 12. С. 1897–1899.
- Лобков В.А., 1991. Изменения численности и половой структуры поселений крапчатого суслика (*Citellus suslicus*) в весенний период // Зоологический журнал. 1991. Т. 70. Вып. 10. С. 114–122.
- Лобков В.А., 1999. Крапчатый суслик Северо-Западного Причерноморья: биология, функционирование популяций. Одесса: Астропринт. 272 с.
- Лозан М.Н., 1970. Грызуны Молдавии. Кишинев: АН МССР. Т. 1. 168 с.
- Петровский Ю.Т., 1961. Особенности экологии крапчатого суслика в Белоруссии // Зоологический журнал. Т. 40. № 5. С. 136–148.
- Трунова Ю.Е., 2000. Регистрация спячки и репродуктивного периода дентином резцов грызунов. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН. 20 с.
- Трунова Ю.Е., Лобков В.А., 1997. Регистрация особенностей спячки дентином резцов крапчатого суслика *Spermophilus suslicus* (Sciuridae, Rodentia) // Зоологический журнал. Т. 76. Вып. 8. С. 940–947.
- Batavia M., Nguyen G., Zucker I., 2013. The effects of day length, hibernation, and ambient temperature on incisor dentin in the Turkish hamster (*Mesocricetus brandti*) // Journal of Comparative Physiology. P. B. V. 183. P. 557–566.
- Burn-Murdoch R.A., 1993. The effect of the consistency of the diet on eruption rates and lengths of incisor teeth in rats // Archives of Oral Biology. V. 38. P. 699–706.
- Burn-Murdoch R.A., 1999. The length and eruption rates of incisor teeth in rats after one or more of them had been unimpeded // European Journal of Orthodontics. V. 21. P. 49–56.
- Chiba M., Tashiro T., Tsuruta M., Eto K., 1976. Acceleration and circadian rhythm of eruption rates in the rat incisor // Archives of Oral Biology. V. 21. P. 269–271.
- Goodwin H.T., Michener G.R., Gonzalez D., Rinaldi C.E., 2005. Hibernation is recorded in lower incisors of recent and fossil ground squirrels (*Spermophilus*) // Journal of Mammalogy. V. 86. P. 323–332.
- Gür K., Gür H., 2015. Age and sex differences in hibernation patterns in free-living Anatolian round squirrels // Mammalian Biology. V. 80. I. 4/ P. 265–272.
- Michaeli Y., Weinreb M.M., 1968. Role of attrition in the physiology of the rat incisor. III. revention of attrition and occlusal contact in the non articulating incisor // Journal of Dental Research. V. 47. P. 633–640.
- Ness A.R., 1964. Movement and forces in tooth eruption // Adv Oral Biol. 1. P. 33–75.
- Rinaldi C., 1995. A new technique for assessing the incremental growth of rodent incisors // Proc. 10th International Symposium on Dental Morphology. Berlin: “M” Marketing_Services. P. 190–194.
- Rinaldi C., 1999. A record of hibernation in the incisor teeth of recent and fossil marmots (*Marmota flaviventris*) // Proc. 11th International Symposium on Dental Morphology. Oulu, Finland: Oulu University Press. P. 112–119.
- Steigman S., Michaeli Y., Yitzhaki M., Weinreb M., 1989. A three-dimensional evaluation of the effects of functional occlusal forces on the morphology of dental and periodontal tissues of the rat incisor // Journal of Dental Research. V. 68. P. 1269–1274.
- Taylor A.C., Butcher E.O., 1951. The regulation of eruption rate in the incisor teeth of the white rat // J. Exp. Zool. 27. P. 165–168.
- Trunova Y.E., Lobkov V.A., Klevezal G.A., 1999. The record of the reproductive cycle in the incisor dentine of spotted souslic *Spermophilus suslicus* // Acta Theriologica. V. 44 (2). P. 161–171.

**RECORDING THE PECULIARITIES OF LIFE ACTIVITIES FIXED
ON THE SURFACE OF THE INCISORS
OF THE SPOTTED GROUND SQUIRREL
(*SPERMOPHILUS SUSLICUS*, RODENTIA, SCIURIDAE)**

V. A. Lobkov^{1,*}, D. V. Schepotkin^{2,}**

¹ *I. I. Mechnikov Odessa National University, Odessa, 65058 Ukraine*

² *N. K. Koltsov Institute of Developmental Biology, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119991 Russia*

**e-mail: zoomuz2017@gmail.com*

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

The increments on the surface of the incisors of young spotted ground squirrels are wide, of medium definition. They probably reflect intensive nutrition and growth of the body. Starting with the third month of life, growth slows down, the width of the growths is decreased, and they become narrower and more distinct. Deformations appear in the form of swellings of the incisor wall. The frequency of occurrence of the deformations in underyearlings reaches a peak in the second half of July. The same pattern is observed in adult ground squirrels. By this time, gophers reach their maximum body weight. The majority of adult ground squirrels kept in captivity also reach the maximum body weight in the first half of July, this indirectly indicating the relationship between the appearance of deformations and the achievement of maximum fatness. Under laboratory conditions, at a temperature not exceeding 22°C, overwintered males and dry females after reaching their maximum body weight, even in the presence of food, fall into a stupor resembling a state of hibernation. Their body temperature is only 1–1.5°C higher than the room temperature, the animals are lethargic, they do not open their eyes during manipulations, and the frequency of breaths is 4–6 per minute. These observations suggest that ground squirrels living in natural conditions also fall into a similar hibernation, since the proportion of overwintered males and females among the individuals caught in the middle of summer is decreased. The appearance of deformations at this time seems to be associated with a violation of the normal growth of the incisors during physiological changes in the body, these being caused by the onset of a transition from the active nutrition of plant food to endogenous consumption of fat reserves characteristic of the state of hibernation. The record of autumn-winter hibernation is characterized by very narrow increments or deformations, a change in the enamel boundary, as well as a change in the contour of the incisor surface. After spring awakening, growths are at first narrow and distinct, 150–160 µm each, subsequently increasing in width, which is probably due to a gradual transition from endogenous nutrition of the body with fat deposits during hibernation to intensive nutrition of green vegetation. Lactation of females usually does not affect daily gains.

Keywords: daily incisor growth, incisor surface deformations, summer hibernation

ЖУКИ-ЛИСТОЕДЫ (COLEOPTERA, CHRYSOMELIDAE, EUMOLPINAE) РОДОВ *AULACIA* BALY 1867 И *COLASPOIDES* LAPORTE 1833 ИЗ ИНДОНЕЗИИ, МАЛАЙЗИИ И ФИЛИППИН И ОПИСАНИЕ НОВОГО РОДА *AULACIOIDES* GEN. N.

© 2024 г. П.В. Романцов*

Русское энтомологическое общество,
ул. Краснопутиловская, 105–9, С.-Петербург, 196240 Россия

*e-mail: pawelr@mail.ru

Поступила в редакцию 16.02.2024 г.

После доработки 12.03.2024 г.

Принята к публикации 11.04.2024 г.

Описаны новый род жуков-листоедов *Aulacioides* gen. n. и новый вид *Aulacioides spiridonovi* sp. n.; *Aulacia laeta* L. Medvedev 2004 перенесен в род *Aulacioides*, comb. n. В роде *Aulacia* Baly 1867 описаны четыре новых вида: *A. guskovae* sp. n., *A. limbipennis* sp. n., *A. longicostata* sp. n. и *A. moseykoi* sp. n. С острова Ява описаны три вида рода *Colaspoides*: *C. filimonovi* sp. n., *C. fuscoenoides* sp. n. и *C. pangrangensis* sp. n. Перенесены в род *Aulacia* три вида, описанных ранее в роде *Colaspoides* Laporte 1833: *C. bicoloricollis* L. Medvedev et Romantsov 2014, *C. cyaneipennis* L. Medvedev 2004 и *C. minuta* L. Medvedev 2006, все comb. n. Составлены определительные таблицы для большинства видов рода *Aulacia* и всех видов рода *Aulacioides* gen. n., а также для видов рода *Colaspoides*, известных с Явы. В составе рода *Aulacia* выделены группы видов со сходными признаками: группа *femorata* для видов с узким лбом и килем на пигидии с Борнео (*A. femorata* Baly 1867, *A. fulviceps* Baly 1867 и *A. longicostata* sp. n.); группа *cyaneipennis* для борнейских видов с широкими лбом и боковой каймой надкрылий, усеченным на вершине эдеагусом с зубчиком посередине и без кия на пигидии (*A. cyaneipennis*, *A. limbipennis* sp. n. и *A. moseykoi* sp. n.). Три малоизученных и похожих друг на друга вида рода *Aulacia* с Малакки и Суматры (*A. diversa* Baly 1867, *A. flavifrons* Jacoby 1896 и *A. fulvicollis* Jacoby 1899) с полностью или частично черной верхней стороной тела и несколькими киями на боках надкрылий у самок предложено объединить в видовую группу *diversa*, также обсуждается их таксономический статус. *Aulacia brunnea* Jacoby 1894 впервые указан с Суматры. Практически для всех вышеперечисленных и близкородственных видов приведены фотографии как габитуса имаго сверху, так и гениталий. Предложено новое название *Colaspoides alexei* nom. n. для *Colaspoides aeneoviridis* Romantsov et Moseyko 2023, который является младшим омонимом *Colasposoma aeneoviride* Clark 1865, последний вид впоследствии стал синонимом *Colaspoides cuprea* Baly 1867.

Ключевые слова: таксономия, группы видов, новые виды, новые комбинации, ключ, классификация

DOI: 10.31857/S0044513424060043, **EDN:** ujbgbqk

Род *Aulacia* очень близок к огромному, широко распространенному (исключение составляют Африка и Антарктида) роду *Colaspoides* Laporte 1833. На это указывали многие авторы, включая описавшего этот род Бейли (Baly, 1867), который писал, что *Aulacia* по большинству признаков сходен с *Colaspoides*, но внешним видом и размером похож на *Nodina* Motschulsky 1858. Медведев (L. Medvedev, 2004a) в ревизии континентальных представителей рода *Colaspoides* дал определительную таблицу

близких к нему родов, из которой следует, что эти два рода обладают выпуклыми передними краями боковых ветвей переднегруди (проплювры в старых публикациях), а также продольной бороздкой на пигидии. В качестве признаков, отличающих эти рода, он привел маленький размер сужающегося к вершинам тела (так что вершины надкрылий выглядят треугольными) и обычно наличие выпуклых килей по краям надкрылий у *Aulacia*. Немного позднее в ревизии рода *Aulacia* автор (L. Medvedev, 2004b)

упоминает, что выпуклые кили по бокам надкрылий свойственны только самкам и, возможно, по этой причине многие виды рода *Aulacia* были описаны в роде *Colaspoides*. В этой же работе он указывает, что главным признаком, отличающим эти рода, является наличие глубоких борозд на лбу по краям верхнего и внутреннего краев глаз.

Материал, собранный и полученный мной за последнее десятилетие, позволил обнаружить несколько новых для науки видов и решить ряд таксономических вопросов. Изложению этих результатов посвящена предлагаемая статья.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работа основана на результатах изучения сборов автора, сделанных в Малайзии в 2012–2014 гг. и Индонезии в 2017, 2018, 2020 гг., и сборов Р.В. Филимонова на о-ве Ява в 2014 г.; использован также материал (включая типовой) из нескольких музейных коллекций.

Для мест хранения материала использованы следующие обозначения:

MSNG – Музей естественной истории, Базель;

NHM – Музей естественной истории (Лондон, Великобритания). У этого места есть еще одна аббревиатура, часто используемая на этикетках, – BMNH (Британский музей естественной истории);

NMNH – Национальный музей естественной истории, Вашингтон (Смитсоновский институт);

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

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

Все измерения проводились с использованием окулярной сетки, установленной на стереомикроскопе МБС-20. При описании новых видов пропорции члеников антенн даны в условных единицах (1 – 0.025 мм). Большинство фотографий изготовлены автором данной статьи. Фотографии габитуса жуков были сделаны цифровой камерой Canon EOS80D с комбинацией объектива Canon EF 70-200mm f/4.0L IS USM и инвертированных объективов: Olympus Zuiko Digital 35mm f/3.5 Macro для большинства *Aulacia*; Minolta MC Rokkor-PF 50mm f/1.7 для крупных *Aulacia* и *Aulacinoidea* или Olympus OM-System Zuiko Auto-T 100mm f/2.8 для *Colaspoides*. Фотографии эдеагуса были изготовлены цифровой камерой Canon EOS80D с сочетанием объектива Canon EF 70-200mm f/4.0L IS USM и инвертированного объектива Canon EF-S24mm F/2.8 STM; для эдеагусов очень мелких видов и сперматек в дополнение к вышеперечисленному оборудованию использован Canon Extender EF 1.4 X II. Все фотографии сделаны послойным методом; изображения, выполненные

в разных фокальных плоскостях, объединены с использованием программного обеспечения Zerene Stacker Professional 1.04. Фотографии типовых экземпляров, хранящихся в NHM, изготовлены Киета Матсумото (Keita Matsumoto) при посредничестве М. Гейзера (M. Geiser). Фотографии типовых экземпляров *Colaspoides parvula* Baly 1867 и *C. javana* Weise 1924 сделаны А.Г. Мосейко и приведены здесь с его разрешения.

ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

В результате изучения многих видов *Colaspoides* и *Aulacia* я могу утверждать, что ни один из признаков, предложенных для дискриминации этих родов, не достаточен. У отдельных представителей большого и довольно гетерогенного рода *Colaspoides* могут проявляться признаки, свойственные другим родам. Например, *C. montana* Jacoby 1900 имеет прямые передние края боковых ветвей переднегруди, что характерно для другой группы родов. У *C. balyana* L. Medvedev 2007 и *C. laevicollis* Lefèvre 1887 имеются четкие бороздки на лбу по краям верхнего и внутреннего краев глаз, что характерно для *Aulacia*, при этом все остальные признаки соответствуют признакам рода *Colaspoides*. Кроме того, *A. laeta* L. Medvedev 2004 обладает рядом уникальных признаков и для него и еще одного близкого вида, описываемого ниже, предложен новый род *Aulacioides*.

Изучение большого количества представителей обоих родов позволило уточнить признаки ранее описанных видов (в том числе дать изображения эдеагуса для некоторых видов, у которых самцы были неизвестны), описать 8 видов и один род, новых для науки, и составить новую определительную таблицу для большинства упомянутых в данной статье видов рода *Aulacia*, а также определительные таблицы для всех видов рода *Aulacioides* и представителей рода *Colaspoides* с Явы.

В настоящей работе я предлагаю следующий ключ для различения этих близких родов, в котором наряду со старыми используются и новые признаки.

Определительная таблица для идентификации родов, близких к роду *Colaspoides*

1 (2) Эпиплевры широкие (как на рис. 8D), слабо и равномерно сужаются к вершинам (при осмотре снизу видны до самых вершин); расположены почти горизонтально, при осмотре сбоку не видны (у самцов) или едва заметны под плечами (у самок). Усики с увеличенными апикальными (начиная с седьмого) члениками: у самцов в 1.6–1.63, у самок примерно в 1.5 раза длиннее ширины. Лоб очень слабо выпуклый или умеренно выпуклый. Окологлазные бороздки видны или у заднего края и до середины бокового края глаза (рис. 11D), или только около заднего края глаза. Переднеспинка умеренно широкая,

примерно в 1.9 раз шире длины. Тело широкое с наибольшей шириной примерно посередине, длина надкрылий примерно равна их общей ширине. Передние края боковых ветвей переднегруди четко дугообразно выпуклые в проксимальной половине (как на рис. 11B). Боковые края пятого или четвертого и пятого вентритов зазубрены. Жуки с выраженным половым диморфизмом: у самцов глаза более или менее треугольные, без выемки, первый членик передних и средних лапок сильно расширен, боковой край надкрылья в передней половине распластан с наибольшей шириной под плечами, с очень слабо развитыми плечевыми бугорками (которые едва выступают над общей поверхностью надкрылий), без килей по бокам; у самок глаза овальные со слабой выемкой на внутреннем крае, надкрылья с четким и высоким плечевым килем, их боковой край менее распластан, плечевой бугорок четкий, наибольшая ширина надкрылий на уровне передней трети. Эдеагус очень длинный и узкий, в 8–10 раз длиннее своей ширины. Размер тела 2.9–3.6 мм. Полуостров Малакка.

.....*Aulacioides* gen. n.

2 (1) Эпиплевры обычно уже, расположены наклонно, при осмотре сбоку хорошо видны на почти всем своем протяжении или хотя бы в передней половине. Глаза у обоих полов овальные или бобовидные. Усики нитевидные или со сравнительно слабо увеличенными (в два или более раз длиннее ширины) апикальными члениками. Надкрылья обычно длиннее их общей ширины, редко (у некоторых *Aulacia*) равной длины и ширины. Боковые стороны апикальных вентритов могут быть зазубрены или нет.

3 (4) Лоб более выпуклый с четкими бороздками по краям глаз (как на рис. 11E). Тело обычно мельче, наиболее широкое в передней трети надкрылий, сильно сужается к вершине (надкрылья на вершине часто выглядят треугольно заостренными). Переднеспинка более широкая (обычно более чем в 2 раза шире длины). Длина надкрылий равна их общей ширине или в 1.25 раза длиннее ее. Надкрылья на боках у самок с килевидно выступающими промежутками, развитыми в различной степени, обычно невысокими. Передние края боковых ветвей переднегруди обычно прямые (как на рис. 11A) (кроме *A. longicostata* Romantsov sp. n., у которого они заметно выпуклые (рис. 11C), но всегда с загнутым вниз проксимальным краем). Межтазиковые отростки передне- и среднегруди широко-прямоугольные (как на рис. 4D, 6B), обычно значительно шире, чем ширина тазиковых впадин (особенно это характерно для отростков среднегруди). Эдеагус у большинства видов сравнительно длинный и узкий, обычно не менее чем в 4.5 раза длиннее своей ширины (часто в 8–9 раз).

Полуостров Малакка, Большие Зондские острова, Филиппины.

.....*Aulacia*

4 (3) Тело обычно крупнее, более или менее параллельностороннее или слабо расширяющееся в апикальной трети (реже надкрылья округленные на боках с максимальной шириной посередине). Лоб не выпуклый (или очень слабо выпуклый), без четких бороздок по краям глаз (рис. 11F). Переднеспинка уже (обычно менее чем в два раза шире длины). Надкрылья обычно в 1.2–1.4 раза длиннее их общей ширины. Боковые промежутки на надкрыльях у самок иногда с бугорками, без килевидно выступающих промежутков (в редких случаях на боках бывают слабо выступающие килевидные промежутки, но в этом случае форма тела и эдеагуса типичные для *Colaspoides*). Передние края боковых ветвей переднегруди более сильно выпуклые (как на рис. 9B, 9D, 10C). Межтазиковые отростки передне- и среднегруди обычно квадратные или узко-прямоугольные (редко широко-прямоугольные), часто заметно уже, чем ширина тазиковых впадин (особенно это характерно для отростков среднегруди). Эдеагус более широкий, обычно не более чем в 5 раз длиннее своей ширины (часто менее). Встречаются почти повсеместно (кроме Африки и Антарктиды).

.....*Colaspoides*

Как я уже упоминал, ни один из диагностических признаков не имеет решающего значения, они могут использоваться для определения родов только в совокупности, по принципу большинства. Подавляющее большинство видов рода *Colaspoides* из континентальной части Юго-Восточной Азии — довольно крупные жуки, обычно более 4 мм и имеют характерную продолговатую форму тела. Но ряд некрупных видов из Сундаленда и Филиппин (3.6–4.0 мм) имеют выраженные кили на боках надкрылий, однако все остальные их признаки (параллельностороннее тело, форма лба и эдеагуса) характерны для рода *Colaspoides*. *A. cechovskyi* по размеру тела сходен с *Colaspoides* (3.5–4.7 мм), но во всем остальном соответствует роду *Aulacia*. Описанный ниже *A. longicostata* Romantsov sp. n. имеет не только большие размеры тела, но и выпуклые передние края боковых ветвей переднегруди, тогда как все остальные признаки (особенно его габитуальное сходство с *A. femorata* Baly 1867 и *A. fulvipes* Baly 1867) свидетельствуют о принадлежности этого вида к роду *Aulacia*. И, наконец, оба вида из описанного здесь *Aulacioides* gen. n. имеют признаки, промежуточные между *Aulacia* и *Colaspoides*. Отдельно следует упомянуть высокие и довольно острые подплечевые кили на боках надкрылий у самок. Этот сравнительно редкий признак имеется у *A. cechovskyi* и *Aulacioides*

laeta с Малакки, а также у *A. moseykoi* Romantsov sp. n., т.е. у внешне мало похожих друг на друга жуков из разных регионов Сундаленда. Можно предположить, что все эти три рода обособились сравнительно недавно и сохранили общие гомологические ряды изменчивости.

Род *Aulacia* Baly 1867

Род *Aulacia* был описан Бейли (Baly, 1867) по четырем видам, позднее Джекоби (Jacoby, 1894, 1896, 1899) описал еще четыре вида, из которых *A. fulvicollis* Jacoby 1899 был описан в роде *Nodina* и перенесен в род *Aulacia* Брайантом (Bryant, 1937). После этого в течение долгого времени систематика рода не развивалась, лишь Кимото (Kimoto, 1985) привел в каталоге список известных на тот момент видов *Aulacia*. Ревизия этого рода была опубликована сравнительно недавно Медведевым (L. Medvedev, 2004a), и в ней были описаны три новых вида; *A. flavifrons* Jacoby 1896 сведен в синонимы к *A. diversa* Baly 1867; приведены определительный ключ почти для всех известных на тот момент видов рода (кроме *A. fulvicollis*), а для большинства видов — рисунки эдеагусов и сперматек. Двумя годами позднее Медведев (L. Medvedev, 2006) перенес *Colaspoides nigella* Weise 1922 в род *Aulacia*, а в другой своей работе (L. Medvedev, 2016) описал *A. cechovskyi* L. Medvedev 2016. Наконец, Такизава (Takizawa, 2017) описал еще один вид, *A. montana* Takizawa 2017. Таким образом, к моменту написания этой статьи известно тринадцать валидных видов *Aulacia*. В данной работе в *Aulacia* включены еще три вида из рода *Colaspoides*, а один вид *Aulacia* отнесен к описанному здесь роду *Aulacioides*, и описано четыре новых для науки вида. Таким образом, число видов этого рода достигло девятнадцати.

Aulacia bicoloricollis

(L. Medvedev, Romantsov 2014) comb. n.

Материал. Голотип ♂, Малайзия, штат Сабах, “MALAYSIA, N Borneo, Sabah, Keningau dist., Trus Madi Mt., h~1250m, N 05°26'35", E 116°27'5" at light 17–27.III.2012 P. Romantsov leg” (ZIN). Паратипы: 1 ♀, данные как у голотипа (PR); 1 ♂, 1 ♀, те же данные, но “20–22.III.2012” (PR); 7 ♂♂, те же данные, но “24–26.III.2012” (PR); 3 ♂♂, те же данные, но “27.III.2012” (PR). Дополнительный материал: 2 ♀♀, “Borneo, Sabah, Tibow, 45 km NE of Sapulut 600–900 m 7–15 Apr 2000, Bolm lgt (ZIN)”; 1 ♀, данные как у голотипа (PR); 4 ♀♀, те же данные, но “17–26.III.2012” (PR); 1 ♀, те же данные, но “20–22.III.2012” (PR); 2 ♂♂, 1 ♀ те же данные, но “25.III.2012” (PR); 1 ♂ те же данные, но “5.IV.2013” (PR); 3 ♂♂, 3 ♀♀, те же данные, но “8.IV.2013” (PR); 1 ♀, те же данные, но “1230 m, N 05°25'39.4", E 116°25'43.2" 09.IV.2013” (PR); 1 ♂, 1 ♀, данные как у голотипа, но “10.IV.2013” (PR);

1 ♀, данные как у голотипа, но “11.IV.2013” (PR); 1 ♀, там же, но “h~1160 m, N 05°25'58", E 116°26'22", 13.IV.2013”; 2 ♀♀, там же, но “N 05°26'35", E 116°27'5"—N 05°27'37", E 116°26'52" h~1250–830 m 26.II.2014” (PR); 1 ♂ там же, но “h~1160 m, N 05°25'58", E 116°26'22" 28.IV.2014”; 1 ♂, данные как у голотипа, но “28.IV.2014” (PR); 1 ♂, 1 ♀, “MALAYSIA, S Borneo, Sabah, Nabawan dist., ~7 km N Pensiangan vill, 530 m, N 04°35'16", E 116°19'27" 5.III.2014” (PR).

Дифференциальный диагноз. *Aulacia bicoloricollis* был описан в составе рода *Colaspoides*, однако имеет все признаки рода *Aulacia* и на основании этого переносится в него. Этот вид более всего похож на представителей видовой группы *femorata*, особенно на *A. fulvipes* Baly 1867, который тоже имеет сильно искривленный перед вершиной (при взгляде в профиль) эдеагус (рис. 14L–14N). Но при взгляде сверху вершина эдеагуса у *A. bicoloricollis* широко усечена (рис. 14A–14B), а у *A. fulvipes* она округлена (у обоих видов вершина с небольшим зубчиком посередине). *Aulacia bicoloricollis* имеет строение лба, промежуточное между видами группы *femorata* и прочими видами рода с Борнео. У видов группы *femorata* лоб очень узкий (примерно в 3.3 раза уже ширины головы с глазами). У других борнейских *Aulacia* лоб значительно шире (не более чем в 2.3 раза уже ширины головы с глазами). Эта пропорция у *A. bicoloricollis* составляет примерно 2.3–2.5 раза у самок, а у самцов 2.7 раза. Окраска верхней стороны тела у этого вида бывает двух типов: обычно голова и переднеспинка коричневые (последняя чаще всего с частично затемненным задним краем), а надкрылья черные (рис. 1A); значительно реже (чаще у самок) тело полностью коричневое (рис. 1B).

Распространение — Борнео (Сабах).

Aulacia bipustulata Baly 1867

Материал. Малайзия, штат Саравак, голотип 1 ♀, с шестью этикетками: “TYPE”, “Baly Coll.”, “*Aulacia bipustulata* Baly Sarawak”, “*Aulacia bipustulata* Baly Borneo”, “Sarawak”, “type” [первые две печатные, остальные рукописные] (NHM). 1 ♀, “*Aulacia bipustulata* Baly Borneo” [первая рукописная (по черк как на этикетке голотипа), вторая печатная] (ZIN). Штат Сабах, штат Сабах, 1 ♀, “E. MALAYSIA, Borneo, Sabah, Kanabalu Mt., 1500m 06°00' N, 54", 116°33' E, 27–31.VII.2009 O. Gorbunov leg” (ZIN).

Дифференциальный диагноз. От всех других видов рода отличается выемчатыми перед вершинами средними голениями и характерными красно-коричневыми пятнами на черных надкрыльях (рис. 1C). Один из изученных экземпляров имеет почти полностью светло-коричневое тело с несколько более темными краями надкрылий.

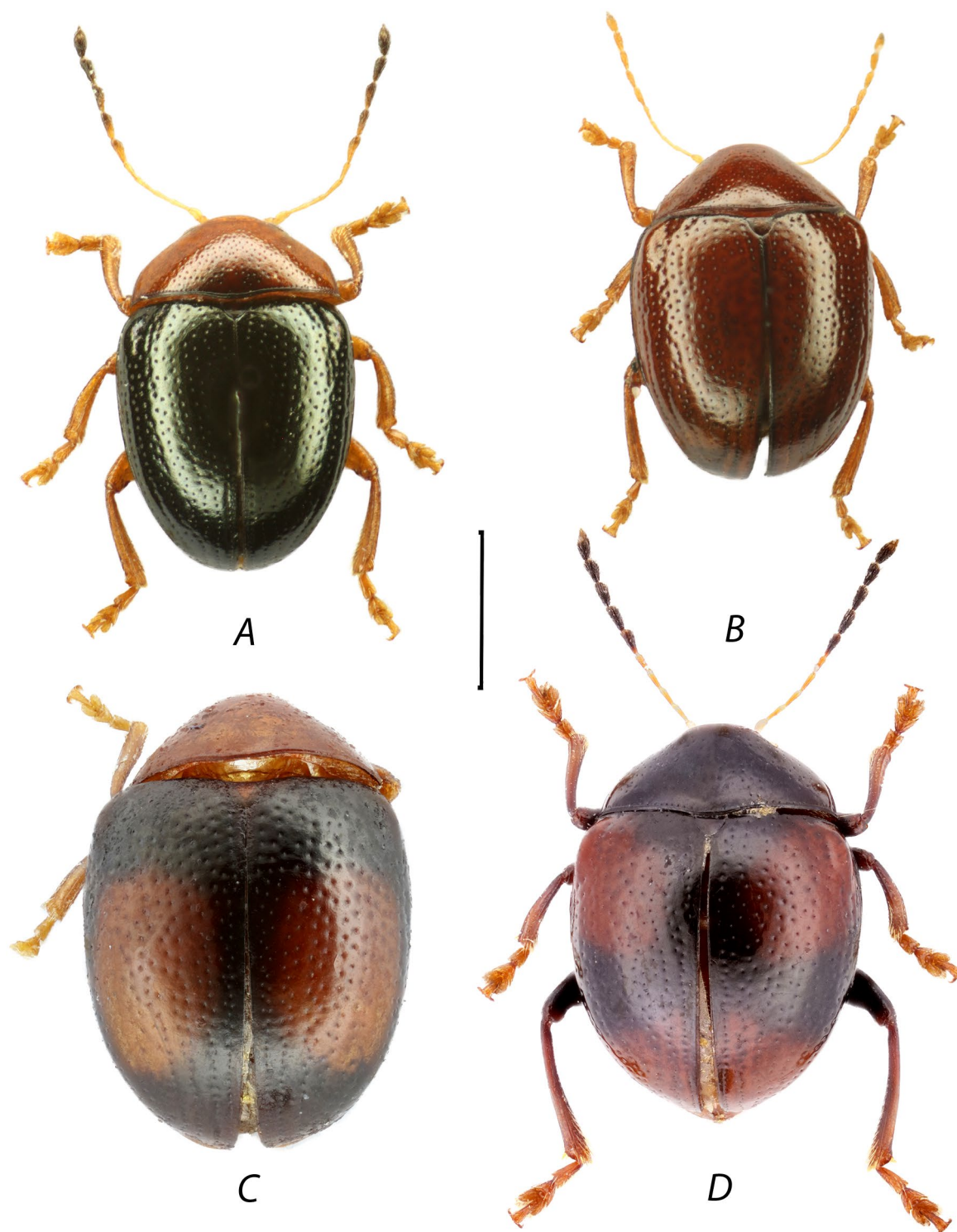


Рис. 1. *Aulacia*, внешний вид: *A–B – A. bicoloricollis* (L. Medvedev Romantsov 2014) (*A* – самец, голотип, *B* – самка, паратип); *C – A. bipustulata* Baly 1867; *D – A. brunnea* Jacoby 1894 (самец с Суматры). Масштаб 1.0 мм.

Распространение — Малайзия, Сабах, Саравак.

Примечание. Голотип изучен дистанционно. Фотографии голотипа (рис. 13A–13C), помещенные в этой статье, любезно предоставлены М. Гайзером. Кроме того, фотографии голотипа есть в свободном доступе: <https://wallace.biodiversity.org/species/A-Arth-Hexa-Coleoptera-000070>

Aulacia brunnea Jacoby 1894

Материал. Малайзия, штат Перак, синтип 1 ♀, с тремя этикетками: “Perak”, “Type 17309”, “*Aulacia brunnea* Jac” [первые две этикетки печатные, последняя рукописная] (NMNH); штат Паханг, 1 ♂, “MALAYSIA, Pahang, Kuala Lampat N. P. 27 August 1992 leg. D. G. Furth” (ZIN), 2 ♂♂, “MALAYSIA, Pahang, Fraser’s Hill (Bukit Fraser), h~1320 m, N 03°43’2”, E 101°45’8” 21.II.2014 P. Romantsov leg” (PR); 1 ♀, те же данные, но “22.II.2014” (PR); штат Пенанг, 2 ♂♂, “MALAYSIA FEDERATION MALACCA Perak, Doherty” (NMNH); 2 ♂♂, “MALAYSIA, NW N Penang Island, near Teluk Bahang vill., National Park, h~160 m, N 05°27’29”, E 100°11’36” 18. II.2014 P. Romantsov leg.” (PR); Индонезия, Суматра, 2 ♂♂, 2 ♀♀, “Indonesien, Sumatra, Aceh Prov, Bukit Lawang Vill. h~190–240 m, N 03°32’52”, E 098°07’27” N 03°33’16”, E 098°06’21” 27.I.2018 P. Romantsov leg.” (PR); 2 ♂♂, те же данные, но “28.I.2018” (PR); 2 ♂♂, 2 ♀♀, “Indonesien, Sumatra, Aceh Prov, Bukit Lawang Vill. h~190–240 m, N 03°32’52”, E 098°07’27” N 03°33’16”, E 098°06’21” 27.I.2018 P. Romantsov leg.” (PR); 2 ♂♂, те же данные, но “28.I.2018” (PR); 3 ♂♂, 3 ♀♀, те же данные, но “29.I.2018” (PR); 2 ♂♂, 2 ♀♀, те же данные, но “30.I.2018” (PR); Сингапур, 1 ♀, “Singapore Coll. Baker” (NMNH).

Дифференциальный диагноз. Отличается от большинства видов с Малакки заметно увеличенными апикальными члениками усиков, рассеянной пунктировкой надкрылий, не увеличенным первым члеником передних лапок (или очень слабо увеличенным у самцов) и эдеагусом с узко треугольной вершиной, с небольшим, слабо обособленным зубчиком.

Изменчивость. Окраска верхней стороны тела (рис. 1D, 2A) очень вариабельна. У большинства самцов из изученного материала вершина эдеагуса примерно одинакового строения: с маленьким, острым, не сильно оттянутым кончиком, в профиль слегка загнутым вверх (рис. 14C–14E). Но у экземпляров с Фразер Хиллс (Fraser Hills) кончик эдеагуса при взгляде сверху более заострен и оттянут, а в профиль значительно сильнее загнут вверх. Однако прочие признаки не позволяют рассматривать экземпляры с Фразер Хиллс в качестве отдельного таксона.

Распространение — Малакка, Суматра (новое указание).

Примечание. В ревизии рода *Aulacia* (L. Medvedev, 2004a) этот вид был ошибочно интерпретирован как на тот момент еще не описанный *A. cechovskyi* L. Medvedev 2016. Синтип изучен по фотографиям, имеющимся в свободном доступе: https://mczbase.mcz.harvard.edu/media/findMedia.cfm?execute=true&method=getMedia&related_cataloged_item=MCZ:Ent:1730.

Aulacia cechovskyi L. Medvedev 2016

Материал. Малайзия, штат Паханг, 3 ♀♀, “MALAYSIA, Pahang, Pulau Tioman, trail between Juara and Tekek lowland rainforest, swept and beaten, 10–17.III.1995, № 9, O. Merld” (ZIN); 2 ♂♂, 3 ♀♀, “Malaysia, Tioman, 400 m, Kampong Tekek- K. Juara, 9.III.1998, 2,48 N, 104,11 E, Dembiký & Pacholádsko leg.” (ZIN).

Дифференциальный диагноз. Крупный (3.5–4.7 мм) вид, примерно как виды рода *Colaspoides*. У самок боковая поверхность надкрылий (рис. 2C) с тремя высокими косо расположенными короткими киями в передней трети надкрылий и плоскими междурядьями на их остальной поверхности. У самок остальных видов *Aulacia* выпуклые междурядья на боковой поверхности надкрылий более длинные, менее килевидные и лучше заметные в средней и апикальной частях надкрылий, лишь у *A. moseykoi* Romantsov sp. n. надкрылья с двумя, а у *Aulacioides laeta* — с одним подобным килем. По всем остальным признакам (нитевидные усики, прямые передние края боковых ветвей переднегруди, сильно суженное к вершинам тело, выпуклый лоб с четкими окологлазничными бороздками и косо расположенные и не доходящие до вершин эпиплевры) *A. cechovskyi* соответствует диагнозу *Aulacia*.

Распространение — Малакка.

Примечание. Этот вид был описан по одной самке, самцы до настоящего момента были неизвестны. Изученный мною материал включал самок, полностью соответствующих описанию голотипа. Самцы, собранные в одном локалитете с самками, имеют сходные с ними признаки (кроме килей на боках надкрылий). Поэтому возникла необходимость привести фотографии внешнего вида самцов этого вида (рис. 2B) и их эдеагуса (рис. 14F–14H). В ревизии рода *Aulacia* (L. Medvedev, 2004a) этот вид, на тот момент еще не описанный, был ошибочно приведен как *A. brunnea* Jacoby 1894.

Aulacia cyaneipennis (L. Medvedev 2010) comb. n.

Материал. Голотип ♂ (ZIN), Малайзия, штат Сабах, “Borneo, Sabah, Tibow, 45 km NE of Sapulut, 600–900 m, 7–15.IV.2000, leg. Bolm”. 1 ♂, “MALAYSIA, S Borneo, Sabah, Nabawan dist., ~7 km N

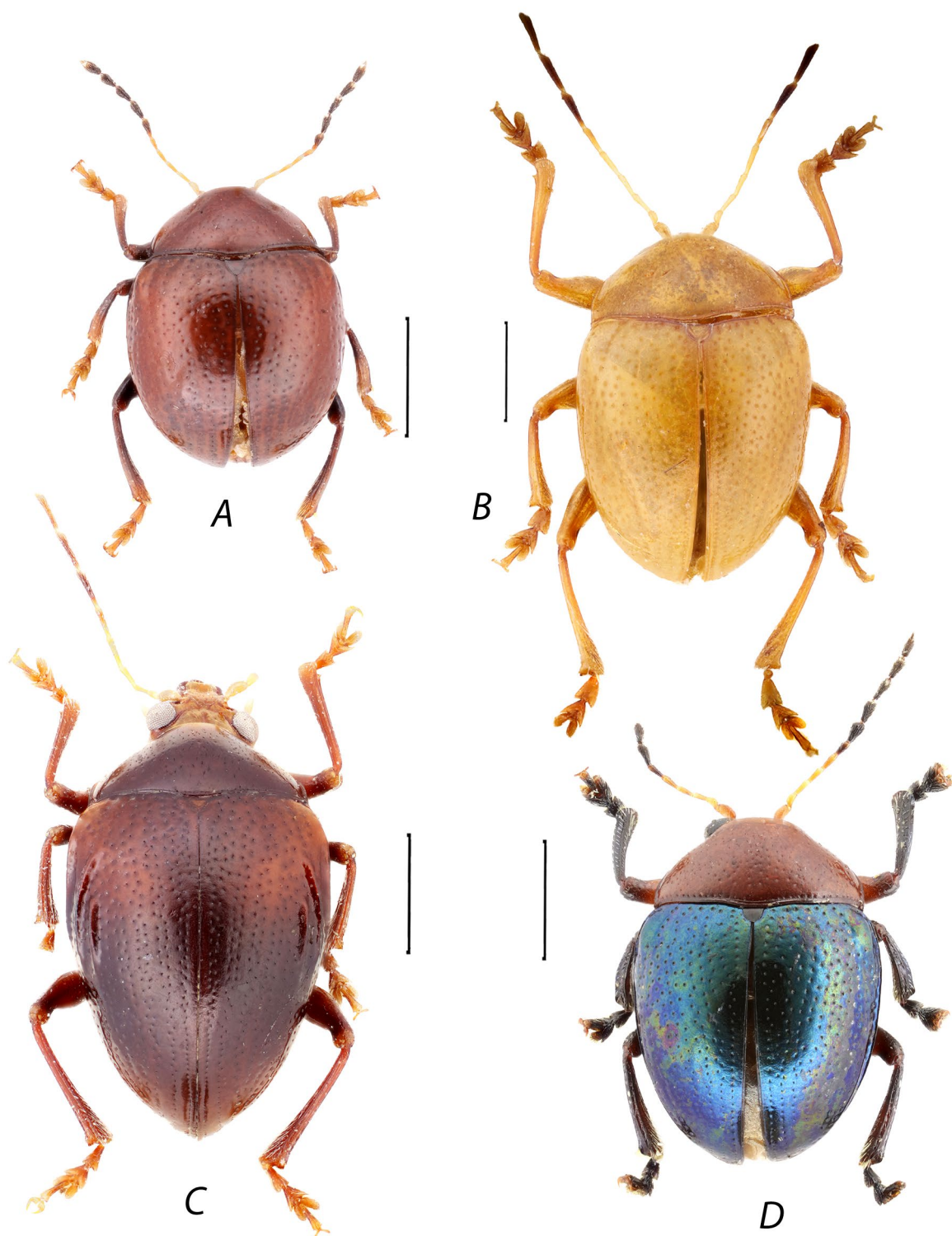


Рис. 2. *Aulacia*, внешний вид сверху: A – *A. brunnea* Jacoby 1894 (самец, светлая форма с Суматры); B–C – *A. czechoskyi* L. Medvedev 2016 (B – самец, C – самка); D – *A. cyaneipennis* (L. Medvedev 2010). Масштаб 1.0 мм.

Pensiangan vill., h~370–530 m N 04°34'54", E 116°20'11" N 04°35'16", E 116°19'27" 4.III.2014 P. Romantsov leg", (PR).

Дифференциальный диагноз. Наиболее сходен с *A. limbipennis* Romantsov sp. n. и *A. moykoi* Romantsov sp. n., вместе с которыми образует одну видовую группу. Представители этой группы (далее группа *cyaneipennis*) — сравнительно крупные (более 3 мм) *Aulacia* с Борнео, с довольно короткими усиками с увеличенными пятью апикальными члениками (особенно это заметно на 7-м и 8-м члениках, которые сильно расширены на вершине и выглядят самыми крупными); широко отогнутым боковым краем надкрылий; сильно увеличенным и глубоко расщепленным вторым члеником всех лапок (он в 1.1–1.15 раз шире третьего членика, который на 1/2–2/3 своей длины скрыт между его лопастями), а также усеченной вершиной эдеагуса с четким острым зубчиком посередине. От других видов группы *A. cyaneipennis* Romantsov sp. n. отличается окраской (рис. 2D) и деталями строения головы и эдеагуса (рис. 16A–16C).

Распространение. Борнео, Сабах. Пока этот вид известен по двум экземплярам: голотип и приведенный здесь экземпляр собраны в районе Набавана (Nabawan) в локалитетах, находящихся сравнительно недалеко друг от друга.

Примечание. *Aulacia cyaneipennis* был описан по одному самцу в роде *Colaspoides* и был помещен Медведевым (2010) в группу 3, в которую входят виды с не полностью металлически окрашенной верхней стороной тела. Однако этот вид имеет большинство признаков, характерных для *Aulacia* (лоб с четкими бороздками по краям глаз, широкую переднеспинку и сравнительно короткие сужающиеся к вершинам надкрылья, прямые передние края боковых ветвей переднегруди с загнутым вниз проксимальным краем, широкие межтазиковые отростки передне- и среднегруди) и на основании этого переносится в этот род.

Aulacia diversa Baly 1867

Материал. Сингапур, голотип 1 ♀, с шестью этикетками: "TYPE", "Baly Coll.", "*Aulacia diversa* Baly Singapore", "*Aulacia diversa* Baly Singapore", "Singapore", "type" [первые две печатные, остальные рукописные] (NHM).

Дифференциальный диагноз. Известен только по одной самке, которая сверху полностью черная с четырьмя четко выраженными киями на боках надкрылий. В ревизии рода Медведев (L. Medvedev, 2004b), изучив типовой материал обоих видов, синонимизировал *A. diversa* с *A. flavifrons* и представил рисунок эдеагуса самца (изготовленный на основании одного из синтипов *A. flavifrons*). Однако для обоснования синонимии было проведено

сравнение самки одного вида с самцами другого. Поскольку кили на боках надкрылий у *Aulacia* имеются обычно у самок (и являются довольно надежным диагностическим признаком для них), но отсутствуют у самцов, результат такого сравнения может быть не корректным. Вывод об их конспецифичности основан главным образом на сходстве в окраске. Однако окраска тоже не надежный признак для идентификации видов *Aulacia* и *Colaspoides*, так как может сильно варьировать. Кроме того, *A. fulvicollis* Jacoby 1899, который был пропущен в ревизии Медведева, так же обладает выраженными киями на боках надкрылий самок. Но, в отличие от упомянутых выше видов, переднеспинка у *A. fulvicollis* не черная, а коричневая. В моем распоряжении есть несколько экземпляров из Сингапура, принадлежащих к двум разным видам. Все эти экземпляры сходны и с *A. diversa* и с *A. fulvicollis*. Экземпляры, относящиеся к одному виду представлены только самками, а экземпляры другого вида и самками и самцами. Однако у этих самцов (рис. 3B), форма эдеагуса (рис. 15S–15T) совершенно не соответствует рисунку эдеагуса *A. diversa* из ревизии Медведева. Необходимо изучение типового материала *A. fulvicollis*, а также материала обоих полов из типовых местонахождений всех трех видов для выяснения их таксономического статуса.

Распространение — Малакка.

Примечание. Голотип изучен дистанционно — по фотографиям, имеющимся в свободном доступе: <https://wallace.biodiversityonline/species/A-Arth-Hexa-Coleoptera-000072>.

Aulacia femorata Baly 1867

Материал. Малайзия, штат Саравак, Голотип 1 ♀, с тремя этикетками: "TYPE"; "*Aulacia femorata* Baly Sarawak"; "Sar. 8^L9" (NHM). Штат Сабах, 8 ♂♂, 12 ♀♀, "Sandakan, Borneo, Baker" (NMNH); 1 ♂, "MALAYSIA, S Borneo, Sabah, Nabawan dist., ~7 km N Pensiangan vill, h~370–530 m N 04°34'54", E 116°20'11"—N 04°35'16", E 116°19'27" 4.III.2014" (PR).

Дифференциальный диагноз. Этот вид наиболее сходен с *A. fulvipes* Baly 1867 и *A. longicostata* Romantsov sp. n., с которыми образует одну видовую группу. Члены этой группы (далее группа *femorata*) обладают узким лбом (примерно в 3–3.3 раза уже головы с глазами); черным, иногда с сильным металлическим блеском, телом, желтым лбом; длинным и высоким килем в срединной бороздке пигидия (киль лишь немного не доходит до вершины бороздки, а его самая высокая часть почти доходит до уровня боковых краев бороздки), пигидий у них треугольный, широкий в основании, сильно сужается к вершине (как на рис. 12G). От других видов группы *A. femorata* отличается наличием достаточно высоких четырех боковых килей на боках надкрылий у самок,

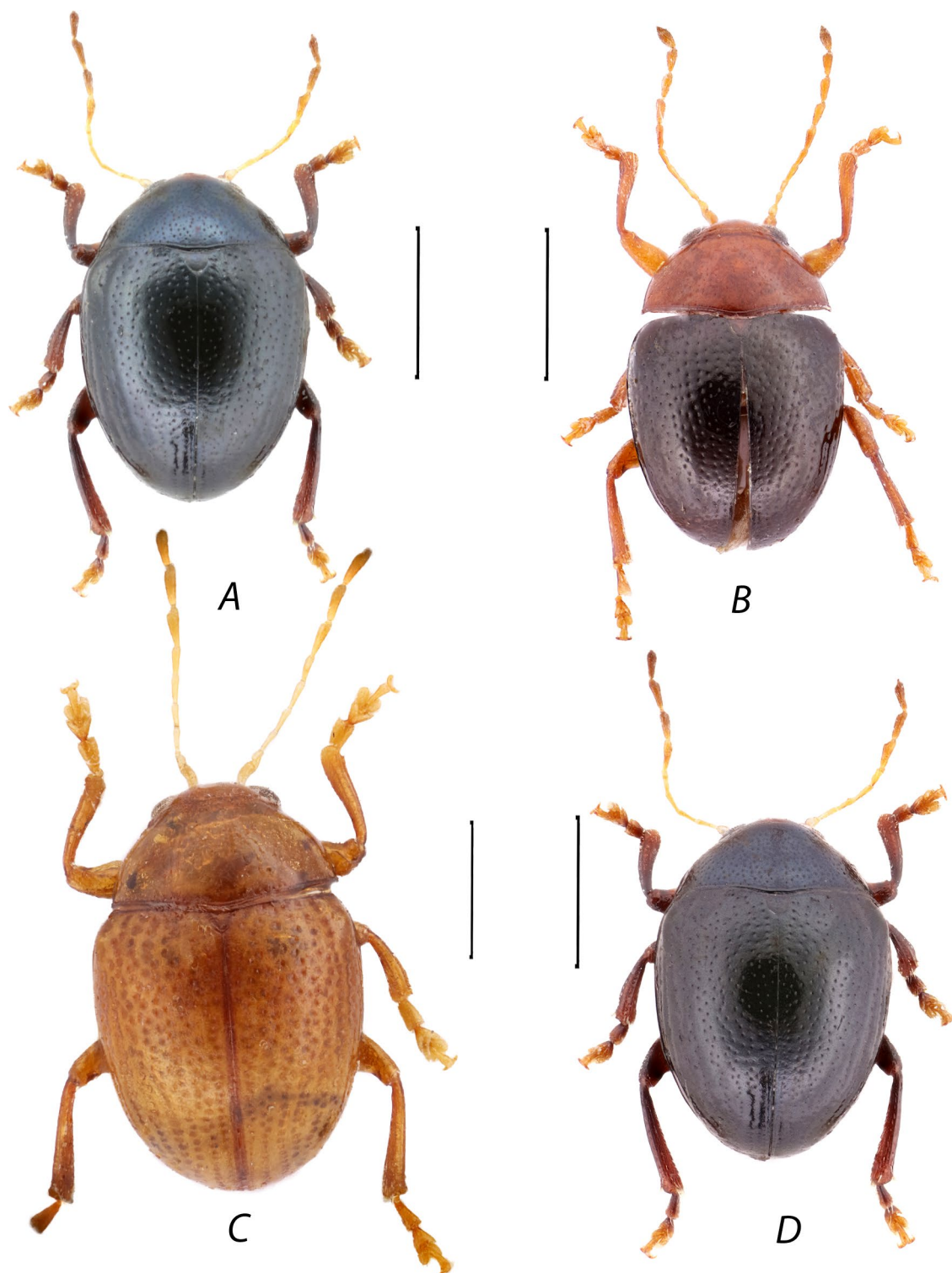


Рис. 3. *Aulacia*, внешний вид сверху: *A* – *A. femorata* Baly 1867 (самец из Пенсиангана); *B* – *Aulacia* sp. (самец из Сингапура); *C* – *A. fulva* L. Medvedev 2004 (самец, голотип); *D* – *A. fulvipes* Baly 1867 (самец из Пенсиангана). Масштаб 1.0 мм.

которые, при взгляде сверху, видны примерно от середины надкрылий почти до их вершин (рис. 13D), а киль, идущий вдоль бокового края надкрылий, при взгляде сбоку в передней трети надкрылий почти полностью сглажен (рис. 13E). Эдеагус самцов этого вида с широкой очень слабо округленной на боках вершиной с маленьким острым зубчиком посередине, при взгляде сбоку плавно изогнут (рис. 14I–14K). У самок *A. fulvipes* боковые кили на надкрыльях слабо выраженные, при взгляде сверху у самок видны только два самых краевых кили в апикальной трети; у самцов эдеагус с более резко усеченной вершиной, при взгляде сбоку резко изогнут перед вершиной. Третий вид группы, *A. longicostata*, отличается от *A. femorata* и *A. fulvipes* металлической верхней стороной тела, более крупными размерами и более длинными боковыми киями на надкрыльях у самок (рис. 5C), а также сперматекой с хорошо развитым рамусом. К этой группе близок *A. bicoloricollis*, который, однако, имеет более широкий лоб и рассматривается отдельно.

Распространение — Борнео (Сабах, Саравак).

Примечание. Голотип изучен дистанционно — по фотографиям, приведенным ниже (рис. 13D–13F).

Aulacia flavifrons Jacoby 1896

Материал — не изучен.

Дифференциальный диагноз. Этот описанный из Суматры вид имеет полностью черную верхнюю сторону тела. В ревизии рода *Aulacia* Медведев (L. Medvedev, 2004a) синонимизировал его с *A. diversa*. Поскольку сравниваемые виды были представлены и самками, и самцами, необходимо изучение дополнительного материала обоих полов из типовых местонахождений этих видов, а также сходного с ними *A. fulvicollis*.

Распространение — Суматра.

Aulacia fulva L. Medvedev 2004

Материал. Малайзия, штат Перак, голотип 1 ♂, “Perak”.

Дифференциальный диагноз. Легко отличается от всех других видов полностью желтым телом (рис. 3C) с грубой и густой пунктировкой надкрылий и двузубчатым эдеагусом с глубокой узкой выемкой на вершине (рис. 15C–15D). Самка неизвестна. Длина тела 2.8 мм. Смотрите также видовой ключ.

Распространение — Малакка.

Aulacia fulvicollis Jacoby 1899

Материал — не изучен.

Дифференциальный диагноз. Этот, описанный с Суматры, вид имеет черную верхнюю сторону тела с коричневыми головой и переднеспинкой, а также выраженные кили на боках надкрылий. В моем распоряжении есть несколько экземпляров с Сингапура (рис. 3B), которые могли бы соответствовать как этому виду, так и *A. diversa*. Эдеагус их самцов в профиль в вершинной части плавно изогнут, его вершина округлена с очень маленьким зубчиком (рис. 15S–15R). У самок на боках надкрылий выпуклые междуядья образуют четыре продольных кили. Последний вентрит у обоих полов с полукруглой выемкой на вершине (примерно на 1/5 глубины вентрита у самцов и на 1/3 у самок). Длина тела каждого из этих экземпляров 2–2.5 мм. Они очень похожи на *A. diversa*, а разница в окраске верхней стороны тела могла бы быть объяснена высокой изменчивостью этого признака у *Aulacia*. При этом у одного экземпляра с Сингапура переднеспинка настолько затемнена, что выглядит почти черной. Разница в форме эдеагуса у «моих» экземпляров и эдеагуса *A. diversa* на рисунке в ревизии Медведева (L. Medvedev, 2004a), возможно, связана с тем, что этот рисунок был сделан на основании самцов *A. flavifrons*, которого Медведев считал синонимом *A. diversa*.

Распространение — Суматра.

Aulacia fulvipes Baly 1867

Материал. Малайзия, штат Саравак, голотип ♀, с тремя этикетками: “TYPE”; “*Aulacia fulvipes* Baly Sarawak”; “Sar. 8th 9” (NHM). Штат Сабах, 1 ♀, “MALAYSIA, N Borneo, Sabah, Keningau dist., Trus Madi Mt., N 05°27'37”, E 116°26'52” 830 m 27.II.2014 P. Romantsov leg” (PR); 1 ♀, 1 ♂, “MALAYSIA, S Borneo, Sabah, Nabawan dist., ~7 km N Pensiangan vill, h~370–530 m N 04°34'54”, E 116°20'11”–N 04°35'16”, E 116°19'27” 3.III.2014 (PR); 1 ♀, 1 ♂, там же, но “4.III.2014” (PR).

Дифференциальный диагноз. Относится к группе *femorata*, от видов которой отличается слабо выраженными боковыми киями на надкрыльях у самок (рис. 13H), при взгляде сверху видны только два самых краевых кили в апикальной трети (рис. 13G); у самцов (рис. 3D) эдеагус с широко усеченной вершиной с четким зубчиком посередине, при взгляде сбоку эдеагус резко изогнут перед вершиной (рис. 14L–14N).

Распространение. Борнео (Сабах, Саравак).

Примечание. Голотип изучен по фотографиям, приведенным ниже (рис. 13G–13I).

Aulacia guskovae Romantsov sp. n.

Материал. Голотип ♂ (ZIN), Сингапур, "Singapore Coll. Baker". Паратипы: 1 ♂, 1 ♀, этикетка как у голотипа (PR, ZIN).

Описание. Голотип. Тело слегка удлинненное и округленное на боках, сужено к вершинам, примерно в 1.46 раза длиннее ширины. Верхняя сторона тела, усики и ноги полностью коричневые, нижняя сторона коричневая, средне- и заднегрудь несколько более темные. Внешний вид как на рис. 4А.

Голова блестящая, гладкая; лоб шагреневый, густо пунктирован мелкими точками, фронтотрохитус покрыт редкими и значительно более крупными точками с выпуклыми блестящими промежутками. Верхняя губа слегка поперечная, с почти прямым передним краем, ее поверхность блестящая с почти незаметной микроскульптурой; мандибулы среднего размера. Лоб выпуклый с глубокими и узкими окологлазничными бороздками, заканчивающимися около верхних наружных углов лобных бугорков; лоб соединен с фронтотрохитусом очень широкой перемычкой. Лобные бугорки маленькие, вытянутые, слабо выпуклые, сильно блестящие, не четко ограничены от поверхности фронтотрохитуса и лба. Дистальный край фронтотрохитуса с очень слабой и неглубокой, широкой выемкой посередине. Глаза умеренно выпуклые, среднего размера, овальные, примерно в 1.2 раза длиннее ширины, со слабой выемкой на их внутреннем крае. Лоб между глазами довольно широкий, в 2.12 раза уже ширины головы с глазами. Нижнечелюстные щупики умеренно длинные, их вершинный членик расширен и немного уплощен, с треугольной вершиной. Усики довольно длинные (примерно в 1.26 раза короче длины тела), покрыты редкими щетинками, членики, начиная с 7-го, также опушены, слегка сжаты с боков и заметно расширяются от основания до вершины (особенно 7-й и 8-й членики). Соотношение размеров члеников: длина — 7 : 4 : 5 : 7 : 7 : 7 : 9 : 9 : 9 : 8 : 9, ширина — 3 : 2.5 : 2 : 2 : 2.5 : 2.5 : 3 : 3.3 : 3.5 : 3.3 : 3.3.

Переднеспинка примерно в 1.9 раза шире своей длины, наиболее широкая в базальной трети. Диск переднеспинки покрыт микроскульптурой и мелкими редкими точками. Бока переднеспинки в базальной трети почти параллельные, далее округлены, сужаются к передним углам. Боковое окаймление узкое, почти по всей длине примерно в 4 раза уже, чем длина второго членика усиков, лишь слегка сужено у самых передних углов. Наружные края бокового окаймления слегка отогнуты вверх в виде узкого канта, который соединяется впереди с окаймлением переднего края. Передние щетинконосные поры находятся на окаймлении переднего края прямо на небольших, прямоугольных, не выступающих вперед передних углах переднеспинки. Нотостернальные

швы упираются в передние углы переднегруды, гипомеры лишь углом соприкасаются с передним краем переднегруды. Передний край боковых ветвей переднегруды прямой, но с загнутым вниз проксимальным краем. Гипомеры без точек, гладкие. Межтазиковые отростки передне- и среднегруды очень широкие, значительно шире передних тазиков, их поверхность покрыта редкими точками и отдельными мелкими волосками. Задние углы переднеспинки несколько больше 90°, не точащие. Бока средне- и заднегруды, а также их эпистерны и эпимеры со слабо заметной микроскульптурой, местами с редкими точками и разреженными, мелкими волосками. Заднегрудь сравнительно длинная, заметно длиннее отростка среднегруды. Брюшко с мелкой микроскульптурой и довольно густыми и длинными, почти торчащими вниз волосками на середине первых трех вентритов.

Щиток треугольный, блестящий, слегка шагреневый, без точек.

Длина надкрылий примерно в 1.14 длиннее их общей ширины и в 2.42 раза длиннее переднеспинки. Надкрылья слабо выпуклые с довольно круто спадающими боковыми скатами, боковой край надкрылий узкий, при осмотре сверху заметен на всем протяжении, но в виде очень тонкого кантика. Пунктировка не густая, заметно крупнее, чем на переднеспинке, собрана в неправильные ряды, более четкие на боках и в апикальной половине. Плечевые бугорки слабо выраженные, пологие. Базальная выпуклость не развита. Точечные промежутки шагреневые, на большей части диска почти плоские, лишь на боках под плечевыми бугорками слабо выпуклые. Эпиплевры довольно широкие в основании, далее равномерно сужаются и исчезают, немного не доходя до вершин. Их поверхность не пунктированная, с тонкой микроскульптурой, отделена от надкрылий по всей длине четким бортиком и узко окаймлена.

Ноги умеренно длинные со слегка утолщенными бедрами (передние и задние несколько толще средних, с более выпуклой нижней стороной); все бедра невооруженные. Все голени очень слабо расширяются к вершине с низкими, слабо выраженными продольными килями. Первый членик передних и средних лапок несколько расширен и уплощен (примерно в 1.6 раза длиннее ширины), его края слабо расходятся к вершине. Задние лапки — первый членик длинный, в форме треугольника с длинными сторонами; второй членик маленький; третий членик самый широкий.

Пятый вентрит брюшка с почти прямой апикальной стороной; его боковые стороны не зазубрены. Пигидий без перегиба или вершинной площадки, с неглубокой, сравнительно узкой срединной бороздкой, почти не расширяющейся в основании и слегка сужающейся к вершине. Дно этой бороздки почти гладкое. Края срединной

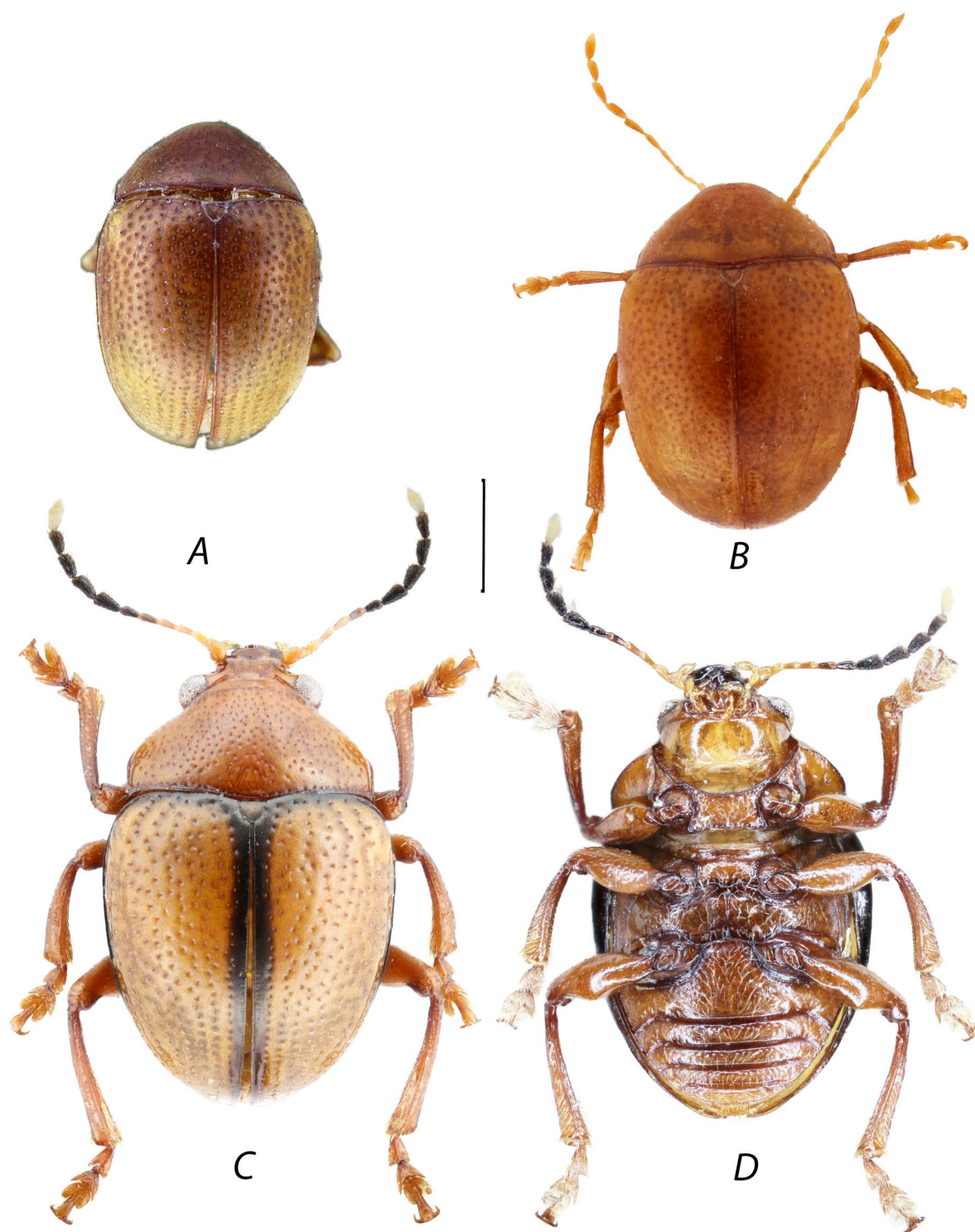


Рис. 4. *Aulacia*, внешний вид (A–C – вид сверху, D – вид снизу): A–B – *A. guskovae* Romantsov sp. n. (A – самец, голотип; B – самка, паратип); C–D – *A. limbipennis* Romantsov sp. n. самец, голотип. Масштаб 1.0 мм.

бороздки четко очерчены с боков (особенно в апикальной половине), в базальной части окаймление сильно сглаженное, почти стертое, на вершине она не окаймлена совсем.

Эдеагус (рис. 14O–14Q) сравнительно короткий. В профиль эдеагус сильно изогнут в базальной части, боковые края склеротизованной части почти параллельные, вершина треугольная с острым, четко обособленным зубчиком. Нижняя сторона эдеагуса гладкая, без вдавлений. Длина эдеагуса 0.95 мм, ширина 0.2 мм.

Длина тела 2.55 мм, ширина 1.75 мм.

Половой диморфизм. Самка похожа на самцов (рис. 4B), но заметно крупнее; ее надкрылья без боковых килей и брюшко без торчащих волосков; пятый вентрит посередине с почти прямым, отогнутым книзу апикальным краем, из-за чего при осмотре сверху кажется слегка вогнутым. Длина тела 2.9 мм.

Дифференциальный диагноз. Этот новый вид наиболее похож на *A. brunnea*, но отличается более плотной пунктировкой надкрылий; более длинными усиками с менее увеличенными апикальными члениками; несколько более расширенным первым члеником передних лапок самца и вершиной эдеагуса с более крупным, хорошо обособленным зубчиком (рис. 14O–14Q). Кроме того, верхняя сторона тела *A. brunnea* редко бывает полностью коричневой. Смотри также дифференциальный диагноз для *A. brunnea* и видовой ключ.

Примечание. Размером и окраской тела новый вид напоминает мало известные *Colaspoides parvula* Baly 1867 и *C. picea* Baly 1867 из группы 3, предложенной Медведевым (L. Medvedev, 2004). Вполне вероятно, что один из них или оба на самом деле относятся к роду *Aulacia*. Их типовые экземпляры не были изучены Медведевым при ревизии рода *Colaspoides* (L. Medvedev, 2004), и для них не приведены рисунки эдеагусов. На фотографиях типовых экземпляров, сделанных и любезно предоставленных А.Г. Мосейко, видно, что вершина эдеагуса у обоих видов имеет другое строение: вершина остротреугольная с неясно обособленным зубчиком у *C. parvula* (рис. 15A–15B) и тупо-треугольная с маленьким и тупым зубчиком у *C. picea*. Эдеагус *A. guskovae* (рис. 14O–14Q) заметно отличается от эдеагуса *C. parvula* и совсем не похож на эдеагус *C. picea*. Однако необходимо дальнейшее изучение типовых экземпляров этих последних двух видов, чтобы определить их родовую принадлежность.

Этимология. Название вида посвящено безвременно умершей Е.В. Гуськовой, специалисту по жукам-листоедам.

Aulacia limbipennis Romantsov sp. n.

Материал. Голотип ♂ (PR), Малайзия, штат Сабах, “MALAYSIA, S Borneo, Sabah, Nabawan dist., ~7 km N Pensiangan vill., h~370–530 m N 04°34'54”, E 116°20'11” N 04°35'16”, E 116°19'27” 3.III.2014 P. Romantsov leg” (PR).

Описание. Голотип. Тело слегка удлинненное, округленное на боках, суженое к вершинам, в 1.56 раза длиннее ширины. Окраска верхней стороны тела коричневая. Узкая окантовка по краям переднеспинки темно-коричневая, надкрылья с довольно широкой черной каймой, которая проходит вдоль основания, шва и боковых краев и не достигает вершин. Нижняя сторона тела и ноги коричневые (рис. 4D). Усики с четырьмя коричневыми базальными члениками, следующие шесть члеников черные, апикальный членик белый. Внешний вид как на рис. 4C.

Голова блестящая, гладкая; лоб пунктирован негусто, фронтоклипеус — более густо. Верхняя губа поперечная, со слегка выемчатым передним краем, ее поверхность блестящая, без точек, со слабо заметной микроскульптурой, с отдельными длинными волосками вдоль переднего края; мандибулы среднего размера. Лоб довольно выпуклый с глубокими и довольно широкими, косо расположенными окологлазничными бороздками, заканчивающимися на уровне верхних углов лобных бугорков; лоб соединен с фронтоклипеусом узкой перемычкой. Лобные бугорки очень крупные, вытянутые, поперечные, неправильной формы, довольно сильно выпуклые, с сильным блеском; ограниченные от поверхности фронтоклипеуса тонкими бороздками, а от лба — окологлазничными бороздками. Дистальный край фронтоклипеуса с узкой и глубокой овальной выемкой посередине. Глаза умеренно выпуклые, среднего размера, овальные, примерно в 1.25 раза длиннее ширины, со слабой выемкой на их внутреннем крае. Лоб между глазами в 1.55 раза уже ширины головы с глазами. Нижнечелюстные щупики умеренно длинные, их последний членик слабо расширен с узкой вершиной. Усики довольно короткие (примерно в 1.8 раза короче длины тела), покрыты редкими щетинками, членики, начиная с 7-го, также опушены, слегка сжаты с боков и заметно расширяются от основания до вершины (особенно 7-й и 8-й членики). Соотношение размеров члеников: длина — 10 : 5 : 8 : 8 : 7 : 6.5 : 9 : 9 : 8 : 8.5 : 12, ширина — 5 : 3.5 : 2.5 : 2.5 : 3 : 3 : 5 : 5.5 : 5 : 4

Переднеспинка в 1.88 раза шире своей длины, наиболее широкая на уровне базальной трети. Большая часть диска переднеспинки более или менее равномерно покрыта умеренно крупной и довольно густой пунктировкой, промежутки между точками неодинаковы (их ширина составляет от 1 до 2.5 диаметра точек), в промежутках расположены

дополнительные многочисленные микроскопические точки. Бока переднеспинки в базальной трети почти параллельносторонние, далее слегка округлены, сужаются к передним углам. Боковое окаймление очень узкое, примерно в 5 раз уже длины второго членика усиков в базальной половине, далее постепенно оно еще более сужается к передним углам. Наружные края бокового окаймления отогнуты вверх в виде узкого канта, который соединяется впереди с окаймлением переднего края. Передние щетинконосные поры находятся на окаймлении переднего края прямо на острых и торчащих немного вбок и вперед передних углах переднеспинки. Нотостеральные швы упираются в передние углы переднегруди, гипомеры лишь углом соприкасаются с передним краем переднегруди. Передний край боковых ветвей переднегруди очень слабо выпуклый. Гипомеры без точек, гладкие. Межтазиковый отросток переднегруди очень широкий, значительно шире передних тазиков, слабо сжат с боков посередине, его базальный край слабо дуговидно вогнутый; поверхность покрыта редкими точками и отдельными мелкими волосками. Задние углы переднеспинки слегка меньше 90° , точащие. Отросток среднегруди широкий (заметно шире средних тазиков), его апикальный край извилистый, образует округленный выступ посередине; поверхность с точками и отдельными волосками. Бока средне- и заднегруди, а также их эпистерны и эпимеры гладкие, местами с редкими точками и отдельными мелкими волосками. Заднегрудь сравнительно длинная, заметно длиннее отростка среднегруди. Брюшко блестящее, покрыто поперечной микроскульптурой и отдельными мелкими волосками. Вид снизу как на рис. 4D.

Щиток треугольный, блестящий, с редкими микроскопическими точками.

Длина надкрылий примерно в 1.1 раза больше их общей ширины и в 2.32 раза больше длины переднеспинки. Надкрылья слабо выпуклые с умеренно пологими боковыми скатами, боковой край надкрылий довольно широкий (примерно в 2 раза уже длины второго членика усиков), при осмотре сверху виден на всем протяжении. Пунктировка умеренно густая и крупная, крупнее, чем на переднеспинке, частично собрана в неправильные ряды, более четкие на вершинах. Плечевые бугорки хорошо развиты, но не выдаются за общий контур тела. Базальная выпуклость не развита. Точечные промежутки блестящие, слегка выпуклые, особенно на боках и на вершинах. Эпиплеры довольно широкие в основании, далее равномерно сужаются и исчезают, не доходя до вершин. Их поверхность ровная, не пунктированная, отделена от надкрылий по всей длине четким бортиком и узко окаймлена.

Ноги умеренно длинные со слегка утолщенными бедрами; все бедра без зубчика, но задние бедра с сильно треугольно выпуклой нижней стороной. Все голени заметно расширяются к вершине с низкими, слабо выраженными продольными килями. Первый членик всех лапок расширен, в форме треугольника; второй членик в форме треугольника, самый широкий (в 1.1–1.15 раза шире третьего членика), глубоко расщепленный с острыми вершинами боковых лопастей; третий членик сердцевидный, примерно на половину своей длины скрыт между лопастями предыдущего членика. Первый членик передних лапок в 1.15 раза длиннее ширины, несколько уже (в 1.17 раза) третьего членика; первый членик средних лапок в 1.25 раза длиннее ширины, примерно в 1.14 раза уже третьего; первый членик задних лапок примерно в 1.5 раза длиннее ширины и в 1.12 раза уже третьего.

Брюшко без вторичнополовых образований, пятый вентрит с почти прямой вершиной; его боковые стороны не зазубрены. Пигидий (рис. 12F) без перегиба или вершинной площадки, с хорошо развитой неглубокой, сравнительно узкой срединной бороздкой, параллельной на большей части ее длины и слабо расширяющейся в основании. Дно этой бороздки гладкое. Края срединной бороздки четко очерчены с боков, в базальной части окаймление сглаженное, на вершине она не окаймлена совсем.

Эдеагус (рис. 16D–16F) сравнительно короткий, его длина примерно в 4.5 раза больше максимальной ширины. Склеротизованная часть эдеагуса слегка расширяется к усеченной широкой вершине, несущей хорошо заметный зубец. В профиль эдеагус сильно изогнут. Нижняя сторона эдеагуса гладкая, без вдавлений. Длина эдеагуса 1.4 мм, ширина 0.31 мм.

Длина тела 3.9 мм, ширина 2.5 мм.

Дифференциальный диагноз. Этот вид принадлежит к группе *suaveipennis* — сравнительно крупных (более 3 мм) борнейских *Aulacia* с довольно короткими усиками с увеличенными пятью апикальными члениками (особенно это заметно на 7-м и 8-м члениках, которые сильно расширены на вершине и выглядят самыми крупными); широко отогнутым боковым краем надкрылий; сильно расширенным и глубоко расщепленным вторым члеником всех лапок (он в 1.10–1.15 раза шире третьего членика, который на $\frac{1}{2}$ – $\frac{2}{3}$ своей длины скрыт между его лопастями), а также широкой, усеченной вершиной эдеагуса с четким острым зубчиком посередине. От других видов группы *A. limbipennis* Romantsov sp. n. отличается коричневой окраской без металлического оттенка, более широким лбом и вершиной эдеагуса со сравнительно маленьким зубчиком. У двух других видов группы вся верхняя сторона

тела (у *A. moseykoi* Romantsov sp. n.) или только надкрылья (у *A. cyaneipennis* Romantsov sp. n.) сине-зеленые, а зубец на вершине эдеагуса более крупный (смотри также видовой ключ).

Этимология. Название вида связано с черной каймой на его надкрыльях.

***Aulacia longicostata* Romantsov sp. n.**

Материал. Голотип ♂, **Малайзия, штат Сабах**, “MALAYSIA, N Borneo, Sabah, Keningau dist., Trus Madi Mt., h~1250 m, N 05°26'35", E 116°27'5" at light 28.II.2014 P. Romantsov leg" (PR). Паратипы: 1 ♀, “Sandakan, Borneo, Baker" (NMNH); 2 ♀♀, “Borneo, Sabah, Tibow, 45 km NE of Sapulut 600–900 m 7–15 Apr 2000, Bolm lgt.” (ZIN); 1 ♀, данные как у голотипа, но “20–22.III.2012” (PR); 1 ♂, 1 ♀, те же данные, но “24–26.III.2012” (PR); 1 ♀, те же данные, но “25.III.2012” (PR); 1 ♀, те же данные, но “27.III.2012” (PR); 1 ♀, те же данные, но “5.IV.2013” (PR); 1 ♂, “MALAYSIA, S Borneo, Sabah, Nabawan dist., ~7 km N Pensiangan vill., 530 m N 04°35'16", E 116°19'27" 2.III.2014 P. Romantsov leg" (PR); 1 ♀, там же, но “h~370–530 m N 04°34'54", E 116°20'11"–N 04°35'16", E 116°19'27" 3.III.2014" (PR); 1 ♂, 5 ♀♀ те же данные, но “4.III.2014” (PR); 1 ♂, там же, но “530 m N 04°35'16", E 116°19'27" 5.III.2014" (PR); 1 ♂, “MALAYSIA, N Borneo, Sabah, Keningau dist., Trus Madi Mt., N 05°26'35", E 116°27'5"–N 05°27'37", E 116°26'52" h~1250–830 m 26.II.2014 P. Romantsov leg" (PR); 1 ♀, там же, но “h~830 m, N 05°27'37", E 116°26'52" 27.II.2014" (PR); 2 ♂♂, данные как у голотипа (NMNH, PR).

Описание. Голотип. Тело слегка удлинненное, округленное на боках, суженое к вершинам, в 1.48 раза длиннее ширины. Окраска верхней стороны тела с сильным сине-зеленым блеском, местами с медным оттенком; голова желтая с металлическим затылком. Ноги коричневые с несколько более темными голеньями и лапками. Нижняя сторона тела и эпиплевры с очень легким металлическим блеском. Базальные 6 члеников усиков желтые, 7-й коричневый с зачерненной вершиной, 8-й и 9-й черные с коричневыми сочленениями, апикальные 2 членика полностью черные. Внешний вид как на рис. 5А.

Голова блестящая; фронтоклипеус и лоб почти без точек, темя покрыто удлиненными точками со слегка морщинистыми промежутками; лоб с очень глубокой и довольно широкой продольной бороздкой во всю длину. Верхняя губа поперечная, с почти прямым передним краем и со слегка округленными боковыми сторонами, ее поверхность гладкая и блестящая, без точек, микроскульптуры или волосков; мандибулы маленькие. Лоб выпуклый с глубокими и узкими окологлазничными бороздками, почти соединяющимися около верхних углов лобных бугорков; лоб соединен с фронтоклипеусом

очень узкой перемычкой. Лобные бугорки крупные, треугольные, довольно сильно выпуклые, очень блестящие, отграниченные от поверхности фронтоклипеуса тонкими, но четкими бороздками, а от лба — окологлазничными бороздками. Дистальный край фронтоклипеуса почти прямой. Глаза умеренно выпуклые, крупные, овальные, примерно в 1.38 раза длиннее ширины, без выемки на их внутреннем крае. Лоб между глазами очень узкий, в 3.25 раза уже ширины головы с глазами. Нижнечелюстные щупики умеренно длинные, их вершинный членик расширен и слегка уплощен с узкой острой вершиной. Усики примерно в 1.53 раза короче длины тела, покрыты редкими щетинками, членики, начиная с 7-го, также опушены и слегка расширяются к вершине. Соотношение размеров члеников: длина — 10 : 5 : 9 : 7 : 8 : 6.5 : 10 : 9 : 10 : 10 : 11, ширина — 5 : 3 : 2 : 2 : 2 : 2 : 3 : 3 : 3 : 3.5 : 4.

Переднеспинка в 2.08 раза шире своей длины, наиболее широкая при основании. Диск переднеспинки покрыт довольно густыми и крупными, часто слегка удлиненными точками, промежутки между ними неравномерны (их ширина составляет 0.8–2.0 диаметра точек) с дополнительными мелкими точками. Бока переднеспинки в базальной трети почти прямые, далее слегка округлены, сильно сужаются к передним углам. Боковое окаймление умеренно узкое, почти в 4 раза уже длины второго членика усиков; наиболее узкое в базальной четверти, далее до передних углов слегка расширяется. Наружные края бокового окаймления отогнуты вверх в виде узкого канта, который соединяется впереди с окаймлением переднего края. Передние щетинконосные поры находятся на окаймлении переднего края прямо на треугольных, не выступающих передних углах переднеспинки. Нотостернальные швы упираются в передние углы переднегруди, гипомеры лишь углом соприкасаются с передним краем переднегруди. Боковые ветви переднегруди не блестящие, шагреневые, их передний край довольно выпуклый. Гипомеры гладкие и очень блестящие, почти без точек (лишь с несколькими микроскопическими точками вблизи переднего края). Межтазиковый отросток переднегруди довольно широкий, шире передних тазиков, сжат с боков посередине, его базальный край почти прямой; поверхность мелко гранулированная. Задние углы переднеспинки слегка меньше 90°, торчащие. Отросток среднегруди широкий (значительно шире средних тазиков), его апикальный край слегка извилистый с небольшим округленным выступом посередине; поверхность шагреневая. Бока средне- и заднегруди, а также их эпистерны и эпимеры покрыты микроскульптурой, местами с редкими точками и отдельными мелкими волосками. Заднегрудь сравнительно длинная, заметно длиннее отростка среднегруди, густо пунктирована.

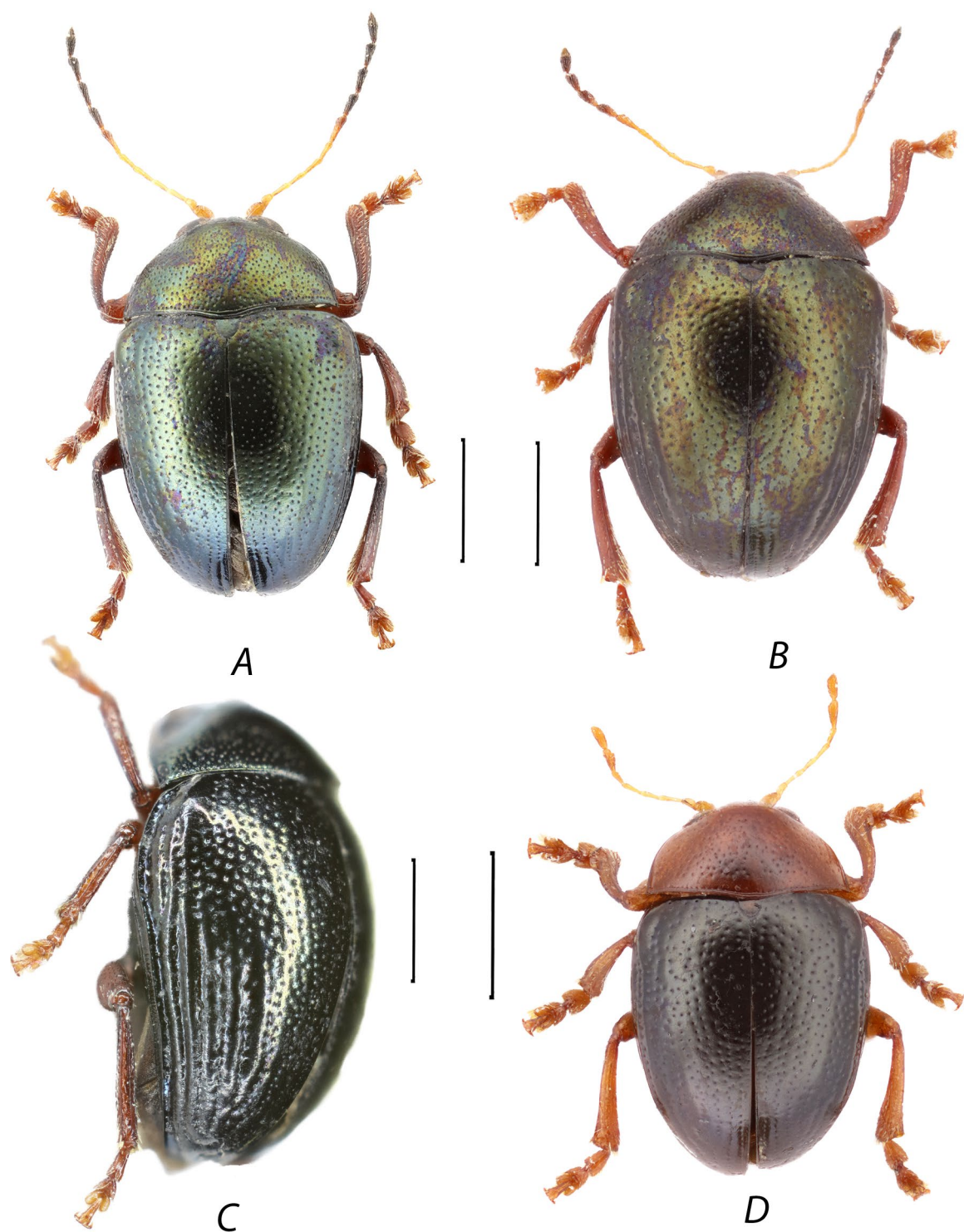


Рис. 5. *Aulacia*, внешний вид (A, B, D – вид сверху; C – вид сбоку): A–C – *A. longicostata* Romantsov sp. n. (A – самец, голотип; B – самка, паратип из Пенсиангана; C – самка, паратип из Трус Мади); D – *A. montana* Takizawa 2017. Масштаб 1.0 мм.

Брюшко блестящее, покрыто довольно густой пунктировкой и отдельными мелкими волосками.

Щиток слегка треугольный с округленной вершиной, блестящий, с редкими микроскопическими точками.

Длина надкрылий примерно в 1.2 раза больше их общей ширины и в 2.85 раза больше длины переднеспинки. Надкрылья выпуклые с довольно круто спадающими боковыми скатами, боковой край надкрылий узкий, но при осмотре сверху виден на всем протяжении. Пунктировка умеренно густая и крупная, заметно крупнее, чем на переднеспинке, частично собрана в неправильные ряды, более четкие на боках и вершинах. Плечевые бугорки хорошо развиты, но не выдаются за общий контур тела. Базальная выпуклость не развита. Промежутки между почти правильными точечными рядами блестящие, на диске почти не выпуклые; на вершинах слегка выпуклые; на боках сильно выпуклые, образующие продольные кили, тянущиеся почти от плечевых бугорков до апикального ската. Эпиплевры не очень широкие в основании, далее равномерно сужаются и исчезают, слегка не доходя до вершин. Их поверхность блестящая, ровная, не пунктированная, отделена от надкрылий по всей длине четким бортиком и узко окаймлена.

Ноги умеренно длинные со слегка утолщенными бедрами; все бедра не вооруженные. Все голени слабо расширяются к вершине с низкими, слабо выраженными продольными килиями, их наружный край слегка выемчатый. Первый членик передних и средних лапок расширен и уплощен. Первый членик передних лапок примерно в 1.3 раза длиннее ширины, несколько уже (в 1.17 раза) третьего членика; первый членик средних лапок в 1.33 раза длиннее ширины, примерно в 1.14 раза уже третьего; первый членик задних лапок примерно в 2 раза длиннее ширины и примерно в 1.5 раза уже третьего.

Брюшко без вторичнополовых структур, пятый вентрит с почти прямой апикальной стороной; его боковые стороны не зазубрены. Пигидий (рис. 12G) без перегиба или вершинной площадки, с хорошо развитой глубокой и сравнительно узкой срединной бороздкой, расширяющейся в основании и далее слегка сужающейся по направлению к вершине. Дно этой бороздки почти во всю длину с выпуклым четким килем, более широким при основании. Края срединной бороздки четко очерчены с боков, в базальной части окаймление сглаженное, на вершине она не окаймлена совсем.

Эдеагус (рис. 15E–15G) длинный и узкий (примерно в 7.4 раза длиннее ширины), параллельносторонний на большей части своей длины, его вершина треугольная с притупленным кончиком. В профиль эдеагус неравномерно изогнут. Нижняя

сторона эдеагуса гладкая, без вдавлений. Длина эдеагуса 1.85 мм, 0.25 мм.

Длина тела 3.4 мм, ширина 2.3 мм.

Изменчивость. Паратипы окраской тела похожи на голотип, но у некоторых апикальных члеников усиков сильнее затемнены; одна самка и один самец с Трус Мадри (Trus Madi) имеют почти черные (с очень слабым металлическим блеском) надкрылья и переднеспинку с синим оттенком; схожую окраску тела, но с коричневыми вершинами надкрылий, имеет также одна самка с Тибова (Tibow); у одной самки с Пенсиангана (Pensiangan) надкрылья на боках и вершинах частично коричневые. Длина тела самцов 3.0–3.4 мм, самок 3.0–3.6 мм.

Половой диморфизм. Самки (рис. 5B) похожи на самцов, но первый членик передних и средних лапок не расширен; кили на боках надкрылий сильнее развиты (рис. 5C), а лоб может быть чуть шире (в 3.0–3.2 раза уже ширины головы с глазами), чем у самцов; пятый вентрит апикально с глубокой несколько трапециевидной выемкой посередине (боковые края ее слегка скошены, основание почти прямое с очень слабой выпуклостью посередине). Сперматека (рис. 18E–18F) крючковидно изогнута, апикальная часть васкулюма расширена, базальная часть с хорошо развитым рамусом, дуктус длинный и завитой. Длина склеротизованной части сперматеки примерно 0.35 мм.

Дифференциальный диагноз. *A. longicostata* sp. n. относится к группе видов с желтым узким лбом (не менее чем в 3 раза уже головы с глазами), черной или металлической верхней стороной тела и с выпуклым килем в срединной бороздке пигидия. От сходных *A. femorata* и *A. fulvipes* новый вид отличается металлической окраской верхней стороны тела, более крупными размерами и более длинными боковыми килиями на надкрыльях у самок, а также сперматекой с хорошо развитым рамусом (рис. 18E–18F). К этой группе также близок *A. bicoloricollis*, самцы которого имеют не широкий лоб (примерно в 2.7 раза уже ширины головы с глазами) и резко изогнутый перед вершиной при взгляде сбоку эдеагус, с широкой усеченной вершиной с маленьким зубиком посередине, напоминающий эдеагус *A. fulvipes*; кроме того, пигидий у обоих полов этого вида тоже с выпуклым продольным килем. Однако я не включаю *A. bicoloricollis* в эту группу, так как он имеет другую окраску и довольно широкий лоб (у самок примерно в 2.5 раза, а у самцов в 2.7 раза меньше ширины головы с глазами), тогда как у самок видов группы *femorata* лоб не менее чем в 3, а у самцов примерно в 3.3 раза уже головы с глазами.

Примечание. Ряд признаков этого вида (достаточно выпуклый передний край боковых ветвей переднегруди и сперматека с развитым рамусом) сближает его с родом *Colaspoides*. Но наличие

глубоких и четких, почти соединяющихся окологлазничных бороздок; тело, сужающееся к вершинам; широкие переднеспинка и отростки передне- и среднегруди; кили на боках надкрылий у самок и длинный узкий эдеагус свидетельствуют о том, что вид должен быть отнесен к роду *Aulacia*.

Распространение — Борнео, Сабах.

Этимология. Название вида связано с длинными киями на боках надкрылий, имеющимися у обоих полов, но особенно хорошо выраженными у самок.

Aulacia minuta (L. Medvedev 1995) comb. n.

Материал. Паратип, 1♂, Филиппины, Палаван, "Philippines, 150 m Palawan: Port Barton, 14–19.Dec.1990, Bolm lgt" (ZIN). 2 ♂♂ 3 ♀♀, данные как у паратипа (ZIN).

Дифференциальный диагноз. *Aulacia minuta* был описан в составе рода *Colaspoides* по трем экземплярам с Филиппин (L. Medvedev, 1995). Однако и он не был включен в ревизию филиппинских представителей рода *Colaspoides* (L. Medvedev, 2006). Другие данные в доступных литературных источниках об этом виде отсутствуют. В коллекции Л.Н. Медведева (сейчас коллекция хранится в ЗИН) были найдены его паратип (самец) и серия экземпляров с этикетками, идентичными этикеткам типового материала. Их изучение показало, что этот вид имеет все признаки рода *Aulacia* и должен быть включен в него.

От других видов рода легко отличается эдеагусом с притупленной вершиной (рис. 15H–15J), кончик которой при взгляде в профиль отогнут книзу.

Распространение — Филиппины (Палаван).

Aulacia montana Takizawa 2017

Материал. Малайзия, штат Сабах, 6 ♂♂, 3 ♀♀, "MALAYSIA, N Borneo, Sabah, ~16 km NW Tambunan, Crocker Range, h~1660 m N 05°48'39", E 116°20'17" 13.IV.2013 P. Romantsov leg" (PR); 8 ♂♂, 10 ♀♀, те же данные, но "14.IV.2013" (PR); 1 ♀, те же данные, но "16.IV.2013" (PR); 8 ♂♂, 12 ♀♀, те же данные, но "14.IV.2013" (PR, NMNH, ZIN); 1 ♀, те же данные, но "16.IV.2013" (PR); 2 ♂♂, 1 ♀, те же данные, но "6.II.2014" (PR); 5 ♀♀, те же данные, но "8.II.2014" (PR); 3 ♀♀, там же, но "h~1660–1950 m N 05°48'47", E 116°20'16" N 05°49'32", E 116°20'27" 9.II.2014" (PR).

Дифференциальный диагноз. От других видов рода с Борнео с широким лбом отличается крепкими, искривленными на внутренней стороне передними голенями, сильно расширенным первым члеником передних и средних лапок у самца и формой эдеагуса, который при взгляде сбоку

изогнут в апикальной трети, с плавно округленной вершиной с маленьким зубчиком посередине (рис. 15K–15M). У самок пятый вентрит с почти прямоугольной глубокой выемкой; боковые кили на надкрыльях при взгляде сбоку видны почти до плечевых бугорков. Окраска верхней стороны тела обычно полностью светло- или темно-коричневая, очень редко надкрылья черные (рис. 5D, 6A).

Распространение — Малайзия, Сабах.

Примечание. Голотип не был изучен, но приведенные выше экземпляры не только полностью соответствуют описанию вида, но и были собраны в том же локалитете, как и часть паратипов.

Aulacia moseykoi Romantsov sp. n.

Материал. Голотип ♂, Малайзия, штат Сабах, "MALAYSIA: Sabah: 1 rm S Kundasang, el. 1530 m, 27. Aug. 1983 G.P. Hevel & W.E. Steiner" (NMNH). Паратип 1 ♀, те же данные (PR).

Описание. Голотип. Тело слегка удлинненное и округленное на боках, суженое к вершинам, в 1.52 раза длиннее ширины. Верхняя сторона тела полностью металлически сине-зеленая (на надкрыльях металлический блеск более переливчатый, местами добавляется золотистый оттенок). Усики черные, нижняя сторона 1-го членика, 2–4-й членики полностью и вершины 5-го и 6-го коричневые. Нижняя сторона тела и ноги (за исключением коричневых коленей) черные. Внешний вид как на рис. 6D.

Голова блестящая, гладкая; лоб шагреневый, густо пунктирован мелкими точками, фронтоклипеус покрыт редкими и значительно более крупными точками с выпуклыми блестящими промежутками. Верхняя губа поперечная, со слегка округленным передним краем, ее поверхность со слабо заметной микроскульптурой и с отдельными длинными волосками; мандибулы среднего размера. Лоб выпуклый с глубокими и узкими окологлазничными бороздками, почти соединяющимися около верхних углов лобных бугорков; лоб соединен с фронтоклипеусом очень узкой перемычкой (рис. 11E). Лобные бугорки очень крупные, поперечные, неправильной формы, вытянутые, довольно сильно выпуклые и блестящие, не отчетливо отграничены от поверхности фронтоклипеуса, а от лба отграничены окологлазничными бороздками. Дистальный край фронтоклипеуса с широкой овальной выемкой посередине. Глаза умеренно выпуклые, среднего размера, овальные, примерно в 1.45 раза длиннее ширины, без выемки на их внутреннем крае. Лоб между глазами в 2.05 раза уже ширины головы с глазами. Нижнечелюстные щупики умеренно длинные, их вершинный членик расширен с треугольной вершиной. Усики не длинные (примерно в 1.52 раза короче длины тела), покрыты редкими щетинками, членики, начиная с 7-го, также опушены, слегка

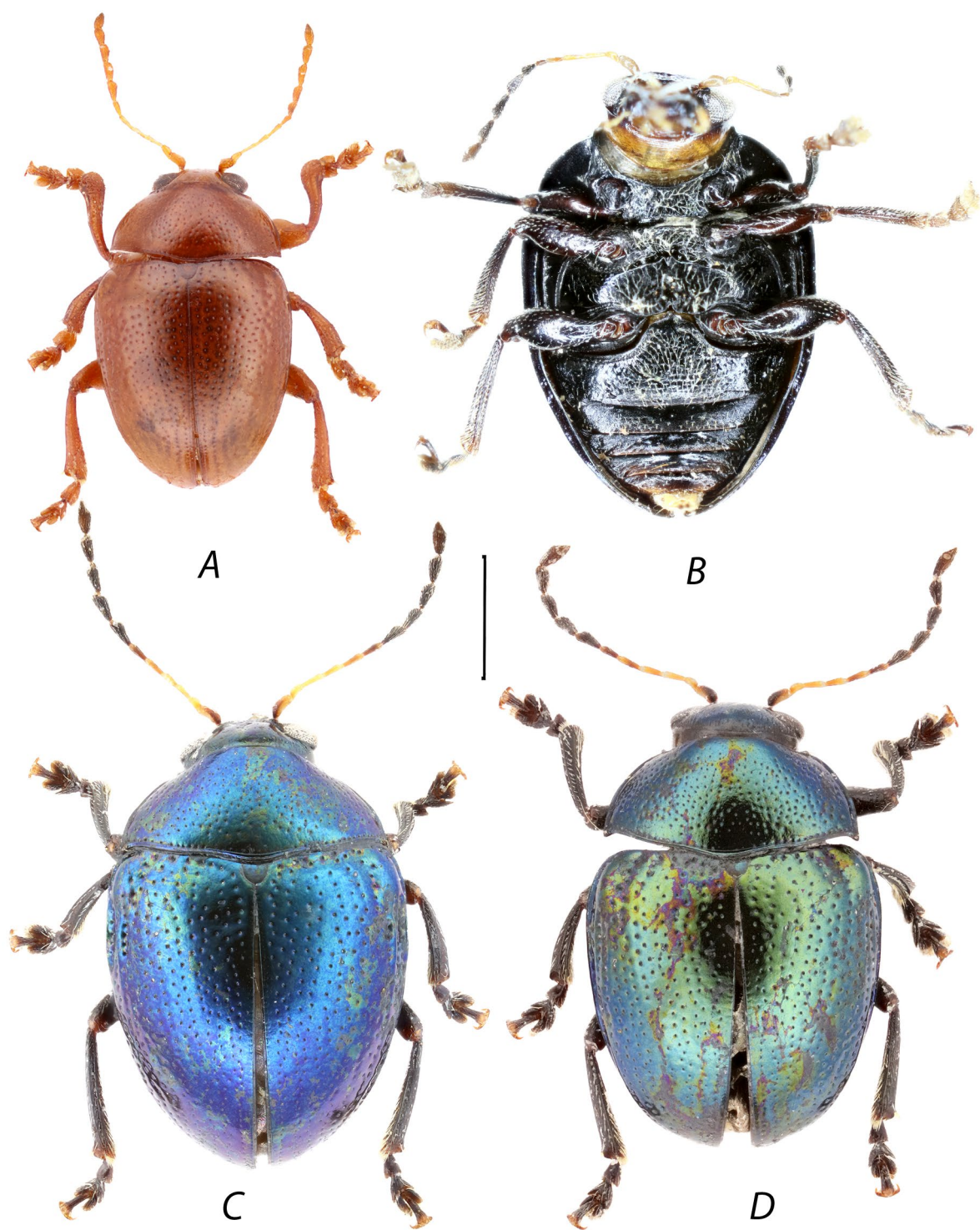


Рис. 6. *Aulacia*, внешний вид (A, C, D – вид сверху; B – вид снизу): A – *A. montana* Takizawa 2017 (самец, светлая форма); B–D – *A. moseyko* Romantsov sp. n. (B–C – самка, паратип; D – самец, голотип). Масштаб 1.0 мм.

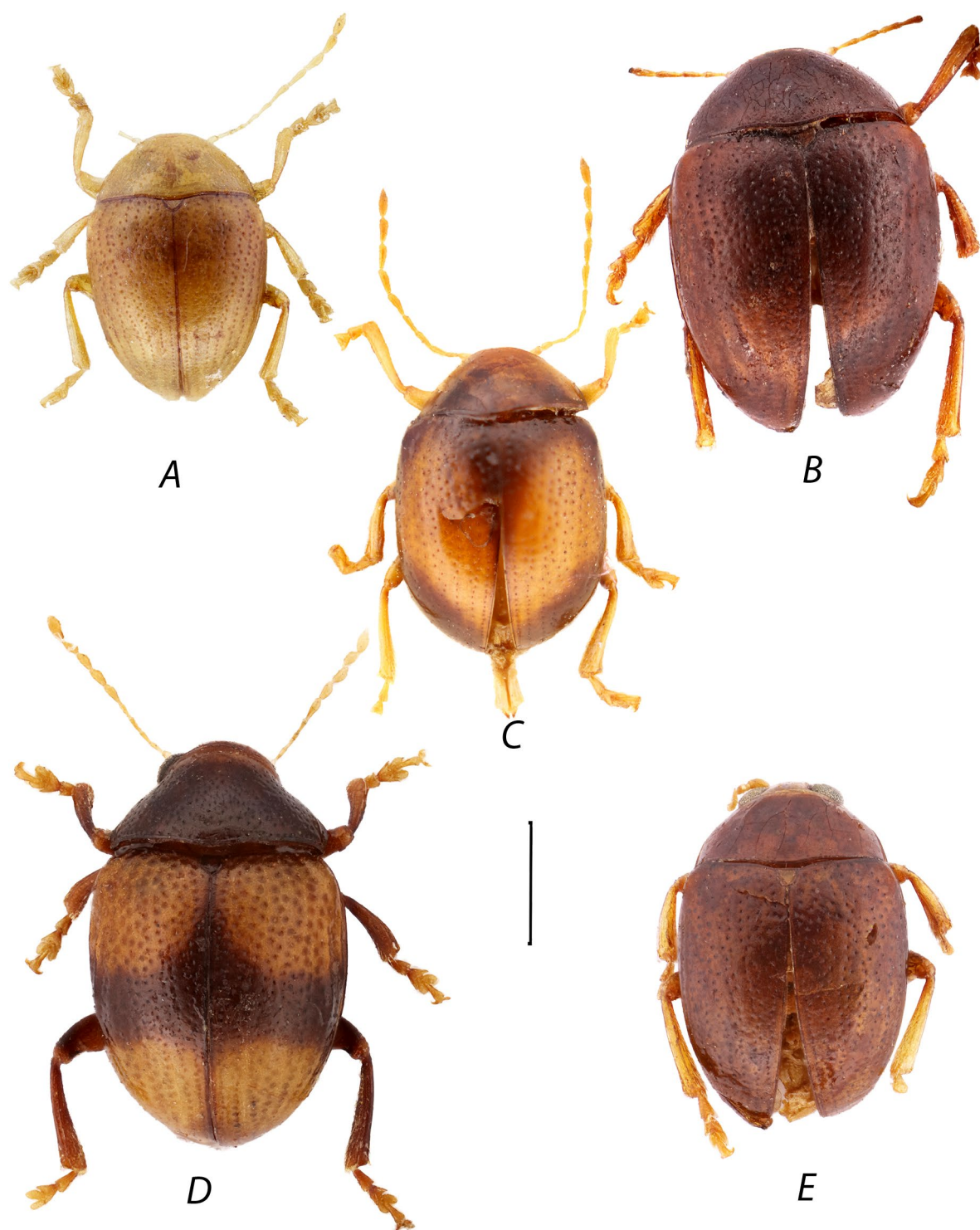


Рис. 7. *Aulacia*, внешний вид сверху: *A* – *A. minuta* (L. Medvedev 1995) (самец, паратип); *B* – *A. nigella* (Weise 1922) (самец); *C* – *A. ornata* Jacoby 1896 (самка, паралектотип); *D* – *A. riedeli* L. Medvedev 2004 (самка, паратип); *E* – *Aulacia* sp. (самец, Лузон). Масштаб 1.0 мм.

сжаты с боков и заметно расширяются от основания до вершины (особенно 7-й и 8-й членики). Соотношение размеров члеников: длины — $9 : 4.5 : 8 : 8 : 7.5 : 6 : 9 : 9 : 9 : 8 : 11$, ширины — $4 : 3 : 2 : 2 : 2.2 : 2.5 : 4.5 : 4.5 : 4 : 5$.

Переднеспинка в 2.45 раза шире своей длины, наиболее широкая у основания. Диск переднеспинки покрыт умеренно крупной и довольно густой пунктировкой (несколько более густой на боках), промежутки между точками с многочисленными дополнительными очень мелкими точками. Бока переднеспинки в базальной трети слабо округленные, далее сильнее округлены, сужаются к передним углам. Боковое окаймление не широкое, почти по всей длине примерно в 3.7 раза уже длины второго членика усиков, лишь слегка сужено у самых передних углов. Наружные края бокового окаймления отогнуты вверх в виде узкого канта, который соединяется впереди с окаймлением переднего края. Передние щетинконосные поры находятся на окаймлении переднего края прямо на небольших, но острых, торчащих немного вбок и вперед передних углах переднеспинки. Нотостернальные швы упираются в передние углы переднегруди, гипомеры лишь углом соприкасаются с передним краем переднегруди. Передний край боковых ветвей переднегруди почти прямой (едва заметно вогнутый), но с загнутым вниз проксимальным краем (рис. 11А). Гипомеры без точек, гладкие. Межтазиковый отросток переднегруди очень широкий, значительно шире передних тазиков, слабо сжат с боков посередине, его базальный край почти прямой; его поверхность покрыта редкими точками и отдельными крупными загнутыми волосками. Задние углы переднеспинки слегка меньше 90° , торчащие. Отросток среднегруди широкий (заметно шире средних тазиков), его апикальный край извилистый, образует треугольный выступ посередине; поверхность с точками и отдельными волосками. Бока средне- и заднегруди, а также их эпистерны и эпимеры с микроскульптурой, местами с редкими точками и разреженными, довольно крупными волосками. Заднегрудь сравнительно длинная, заметно длиннее отростка среднегруди. Брюшко шагреневое, отчетливо покрыто ячеистой микроскульптурой и отдельными мелкими волосками (более густыми и длинными на середине первого вентрита).

Щиток треугольный, блестящий, с несколькими точками в основании.

Длина надкрылий примерно в 1.1 раза больше их общей ширины и в 2.7 раза больше длины переднеспинки. Надкрылья слабо выпуклые с умеренно пологими боковыми скатами, боковой край надкрылий довольно широкий (особенно под плечами, где он примерно в 2.25 раза уже длины второго членика усиков), при осмотре сверху виден на всем протяжении. Пунктировка не густая, заметно крупнее, чем

на переднеспинке, собрана в неправильные ряды, более четкие на боках и в апикальной половине. Плечевые бугорки четкие, но не выдаются за общий контур тела. Базальная выпуклость не развита. Точечные промежутки на большей части поверхности диска надкрылий блестящие, почти плоские, но на боках под плечевыми бугорками они выпуклые, частично соединены в неотчетливые и короткие поперечные гребни; вдоль бокового края заметны следы нескольких невысоких, продольных, притупленных на вершине и частично стертых килей. Эпиплевры довольно широкие в основании, далее равномерно сужаются и исчезают, немного не доходя до вершин. Их поверхность ровная, не пунктированная, отделена от надкрылий по всей длине четким бортиком и узко окаймлена.

Ноги умеренно длинные со слегка утолщенными бедрами (особенно передними и задними); все бедра без зубчика, но передние и задние бедра с сильно выпуклой нижней стороной. Все голени слегка расширяются к вершине с низкими, слабо выраженными продольными киями. Первый членик всех лапок расширен, в форме треугольника; второй членик в форме треугольника, самый широкий (в 1.10–1.15 раза шире третьего членика), глубоко расщепленный с острыми вершинами боковых лопастей; третий членик сердцевидный, примерно на половину своей длины скрыт между лопастями предыдущего членика. Первый членик передних лапок примерно равной длины и ширины, заметно (в 1.27 раза) уже третьего членика; первый членик средних лапок в 1.14 раза длиннее ширины, примерно в 1.12 раза уже третьего; первый членик задних лапок примерно в 2.3 раза длиннее ширины, в 1.3 раза уже третьего.

Брюшко без вторичнополовых образований, пятый вентрит с почти прямой вершиной; его боковые стороны не зазубрены. Пигидий (рис. 12Н) без перегиба или вершинной площадки, с неглубокой, сравнительно узкой срединной бороздкой, почти не расширяющейся в основании и слегка сужающейся к вершинам. Дно этой бороздки почти гладкое. Край срединной бороздки четко очерчен с боков (особенно в апикальной половине), в базальной части окаймление сильно сглаженное, почти стертое, на вершине эта бороздка не окаймлена совсем.

Эдеагус (рис. 16Г–16И) сравнительно короткий. Его склеротизованная часть сужена посередине, сильно расширяется к усеченной широкой вершине, несущей крупный зубец. В профиль эдеагус умеренно и равномерно изогнут. Нижняя сторона эдеагуса гладкая, без вдавлений. Длина склеротизованной части (несклеротизованная утеряна при монтировке) эдеагуса 1.05 мм; ширина в самой

узкой части (примерно на середине длины) 0.175 мм, в самой широкой части (вблизи вершины) 0.275 мм.

Длина тела 3.5 мм, ширина 2.3 мм.

Половой диморфизм. Самка похожа на самцов, но окраска надкрылий менее переливчатая, почти без золотистого тона (рис. 6С); срединная бороздка пигидия у нее слегка уже; надкрылья с двумя короткими узкими боковыми килями под плечевыми бугорками; пятый вентрит глубоко поперечно вдавлен посередине с почти прямым, но слегка отогнутым книзу апикальным краем (рис. 6В). Сперматека (рис. 18Н) крючковидно изогнута, длина ее склеротизованной части 0.425 мм. Длина тела 3.7 мм.

Дифференциальный диагноз. Этот вид относится к группе *cyaneipennis* — сравнительно крупных (более 3 мм) борнейских *Aulacia* с довольно короткими усиками с увеличенными пятью апикальными члениками; широко отогнутым боковым краем надкрылий; сильно расширенным и глубоко расщепленным вторым члеником всех лапок, а также широкой, усеченной вершиной эдеагуса с четким острым зубчиком посередине. От *A. limbipennis* Romantsov sp. n. новый вид отличается окраской верха тела, более узким лбом и вершиной эдеагуса с крупным зубчиком. От *A. cyaneipennis* Romantsov sp. n., имеющего сине-зеленые надкрылья и коричневые голову и переднеспинку, *A. moseykoi* Romantsov sp. n. отличается более продолговатым телом и окраской, сильнее расширенным в апикальной части эдеагусом с более узким зубчиком на вершине (смотри также дифференциальный диагноз для других видов этой группы и видовой ключ).

Примечание. Увеличенными апикальными члениками усиков, металлически блестящим телом и эдеагусом с крупным зубчиком на вершине новый вид сходен с *Colaspoides obscuripes* L. Medvedev 2010 и *C. viridiventris* L. Medvedev 2010 из предложенной Медведевым (L. Medvedev, 2010) группы 7. Но оба эти вида имеют типичное для рода *Colaspoides* вытянутое, более или менее параллельностороннее тело, голову без окологлазных бороздок и выпуклый передний край боковых ветвей переднегруди.

Этимология. Название вида посвящено специалисту по жукам-листоедам А. Г. Мосейко, углубленно занимающемуся подсемейством Eumolpinae.

Aulacia nigella (Weise 1922)

Материал. Синтипы, 2 ♂♂, **Филиппины, Лузон**, “Baguio, Benguet, Baker” (ZIN).

Дифференциальный диагноз. *Aulacia nigella* был описан Вайзе (Weise, 1922) в составе рода *Colaspoides* и позднее был перенесен

Медведевым (L. Medvedev, 2006) в род *Aulacia*. От других филиппинских представителей рода *Aulacia* он отличается сравнительно крупным (2.8–3.0 мм) темно-коричневым телом (рис. 7В) и равномерно изогнутым эдеагусом (рис. 15N–15P). При взгляде в профиль можно заметить, что эдеагус имеет не отогнутый книзу кончик, вершина которого треугольная с маленьким зубчиком посередине.

Распространение — Филиппины (Лузон, Миндоро).

Aulacia ornata Jacoby 1896

Материал. **Индонезия, Суматра**, паралектотипы, 1 ♀, с четырьмя этикетками: “SUMATRA, PANGHERANG PISANG, X.1890”, “Cotipo”, “*Aulacia ornata* Jac. Jacoby det”, “F. Monros Collection 1959” [первые три рукописные, последняя печатная, предпоследняя красная] (NMNH); 2 (пол не установлен), “SUMATRA, PANGHERANG PISANG, X. 90 e III. 91 E. Modigliani” (NMNH).

Дифференциальный диагноз. Отличается от всех других видов комплексом перечисленных ниже признаков. Усики сравнительно длинные; пунктировка надкрылий рассеянная, местами сгруппирована в более-менее заметные ряды. Окраска верхней стороны тела: переднеспинка коричневая; надкрылья желтые или красно-желтые с широким черным окаймлением (иногда частично редуцированным).

Распространение — Индонезия, Суматра.

Примечание. Лектотип был обозначен Медведевым (L. Medvedev, 2004b) в MSNG. Из доступного мне материала один паралектотип изучен по экземпляру жука, его фотографии приведены в статье (рис. 7С, 12С). Два других паралектотипа изучены по фотографиям, имеющимся в свободном доступе: <https://mczbase.mcz.harvard.edu/name/Aulacia%20ornata>.

Aulacia riedeli L. Medvedev 2004

Материал. Паратип 1 ♀ (ZIN), **Малайзия, штат Сабах**, “BORNEO, SABAH, Kinabalu N.P., Sayap, 1000 m, 28.IX.1996, leg. D. Grimm”.

Дифференциальный диагноз. Увеличенными апикальными члениками усиков этот вид отличается от других борнейских представителей рода и сходен с видами группы *cyaneipennis*, от которых отличается окраской верхней стороны тела (рис. 7D), мелкими размерами, узким боковым краем надкрылий, наличием тонкого кия в срединной бороздке пигидия и округленной вершиной эдеагуса с маленьким острым зубчиком. Смотри также видовой ключ.

Распространение — Борнео (Сабах).

Примечание. Голотип (самец) не был изучен, данные о его эдеагусе приведены на основании рисунка из статьи Медведева (L. Medvedev, 2004b).

Определительные таблицы видов рода *Aulacia* по регионам

Виды с полуострова Малакка и Суматры

1 (2) Тело крупнее (3.5–4.7 мм). Усики нитевидные, длинные, лишь в 1.05 раза короче длины тела, с не увеличенными апикальными члениками. Переднеспинка примерно в 2 раза шире своей длины, ее поверхность очень мелко и редко пунктирована, передние углы острые, торчащие вбок и вперед. Надкрылья в крупной пунктировке, сгруппированной в нечеткие ряды. Ноги довольно длинные, стройнее, чем у других видов рода. У самцов первый членик каждой лапки (особенно средних и задних лапок) расширен и заметно уплощен; эдеагус с острой треугольной вершиной. У самок надкрылья на боках в передней трети с тремя высокими косо расположенными короткими киями, междурядья на остальной поверхности надкрылий почти полностью плоские. Окраска очень изменчива: тело полностью светлое или темно-коричневое; переднеспинка затемнена, надкрылья коричневые; переднеспинка коричневая, надкрылья светло-коричневые с размытым темным рисунком; переднеспинка металлически зеленая, надкрылья желтые с металлически зеленым швом и боковыми краями (рис. 2B–2C). Эдеагус как на рис. 14F–14H, сперматека как на рис. 18B.

.....*A. cechovskyi*

2 (1) Тело мельче, обычно около 2–3 мм. Усики короче (в 1.25–1.5 короче длины тела), часто с увеличенными апикальными члениками. Передние углы переднеспинки треугольные, не торчащие. Ноги более короткие и крепкие. Боковая сторона надкрылий у самок обычно с развитыми в той или иной степени выпуклыми междурядьями, образующими длинные пологие кили, наиболее высокие в средней и апикальной половине надкрылий.

3 (4) Эдеагус с глубокой узкой выемкой на вершине, выглядит двузубчатым (рис. 15C–15D). Усики несколько длиннее (примерно в 1.2 раза короче тела), апикальные членики в 3.5–4.0 раза длиннее ширины. Пунктировка надкрылий более грубая и густая, только в апикальной половине сгруппирована в неотчетливые ряды. Тело полностью желтое (рис. 3C). Самка неизвестна. Длина тела 2.8 мм.

.....*A. fulva*

4 (3) Эдеагус не двузубчатый (у *A. ornata* самец неизвестен). Усики в 1.25–1.50 короче длины тела.

5 (6) Усики короче (примерно в 1.5 раза короче тела), пять их апикальных члеников заметно увеличены (примерно в 2 раза длиннее своей ширины). Пунктировка надкрылий более рассеянная. Первый членик передних лапок самцов слабо расширен, уже третьего. Эдеагус с узко-треугольной вершиной, с небольшим, слабо обособленным зубчиком (рис. 14C–14E). Длина тела 2.3–3.3 мм.

.....*A. brunnea*

6 (5) Усики в 1.25–1.3 раза короче тела, с менее увеличенными апикальными члениками.

7 (8) Усики нитевидные, апикальные членики в 3.0–3.5 раза длиннее ширины. Пунктировка надкрылий рассеянная, сгруппирована в достаточно хорошо заметные ряды. Надкрылья желтые или красно-желтые с широким черным окаймлением (рис. 7C), иногда частично редуцированным (черными остаются только прищитковое пятно, боковые края и вершина). Пятый вентрит у самок со слабой, но четкой арковидной выемкой (рис. 12C). Самец неизвестен. Длина тела 2.4–3.1 мм.

.....*A. ornata*

8 (7) Пять апикальных члеников усиков слегка увеличены (в 2.35–2.50 раза длиннее ширины). Пунктировка надкрылий более плотная.

9 (10) Верхняя сторона тела полностью коричневая (рис. 4A–4B). Пятый вентрит у самок с почти прямой апикальной стороной (рис. 12B). Усики примерно в 1.25 раза короче тела, пять апикальных члеников усиков слабо увеличены (в 2.35–2.50 раза длиннее ширины). Первый членик передних лапок расширен, не уже третьего. Эдеагус с широко треугольной вершиной, с крупным, хорошо обособленным зубчиком (рис. 14O–14Q). Бока надкрылий у обоих полов без килей. Длина тела 2.5–2.8 мм.

.....*A. guskovae* Romantsov sp. n.

10 (9) Хотя бы надкрылья черные (иногда со слегка осветленными вершинами). Усики примерно в 1.3 раза короче тела. Апикальная сторона пятого вентрита у обоих полов с широкой дугообразной выемкой посередине. У самок на боках надкрылий выпуклые междурядья образуют четыре продольных кия. Группа недостаточно изученных видов, в которую входят *A. diversa*, *A. flavifrons* и *A. fulvicollis*. Эти виды не включены в определительную таблицу (смотри их дифференциальный диагноз).

..... группа видов *diversa*

Виды с Борнео

1 (8) Пять апикальных члеников сильнее увеличены (в 2.0–2.5 раза длиннее ширины). Лоб довольно широкий (в 1.5–2.1 раза уже головы с

глазами). Пигидий без кия в срединной бороздке или с тонким килем.

2 (3) Мельче (самец 2.5 мм, самка 3 мм). 7-й и 8-й членики усиков слабо расширены на вершине. Боковые скаты надкрылий более круто спадающие, боковой край надкрылий узкий, примерно в 3 раза уже длины первого членика усиков. Голова коричневая, переднеспинка темно-коричневая с несколько более светлым передним краем; надкрылья коричневые, посередине с темной поперечной перевязью, расширяющейся вдоль шва (рис. 7D), или надкрылья темно-коричневые с двумя большими светло-коричневыми пятнами. Нижняя сторона темно-коричневая, ноги коричневые, лапки и усики желтые. Второй членик всех лапок примерно равен по ширине третьему членику, который лишь своим основанием заходит между его лопастями. Вершина эдеагуса округлая с маленьким острым зубчиком. Пигидий с тонким килем в срединной бороздке. Длина тела 2.5–3.1 мм.

..... *A. riedeli*

3 (2) Крупнее (более 3 мм). 7-й и 8-й членики усиков сильно треугольно расширены на вершине. Боковые скаты надкрылий более плавно спадают, боковой край надкрылий более широко отогнут, в 1.6–2.0 раза уже длины первого членика усиков. Второй членик всех лапок расширен и глубоко расщеплен (в 1.1–1.15 раза шире третьего членика, который на $\frac{1}{2}$ – $\frac{2}{3}$ своей длины спрятан между его лопастями). Вершина эдеагуса в той или иной степени усеченная с довольно крупным острым зубчиком посередине. Пигидий без четко выраженного кия (как на рис. 12F) в срединной бороздке (видовая группа *cyaneipennis*).

4 (5) Верхняя сторона тела коричневая. Узкая окантовка по краям переднеспинки темно-коричневая, надкрылья вдоль основания, шва и боковых краев имеют довольно широкую черную кайму, не доходящую до вершин надкрылий (рис. 4C). Ноги коричневые. Усики с четырьмя коричневыми базальными члениками, следующие шесть члеников черные, апикальный членик белый. Дистальный край фронтоклипеуса с узкой и глубокой овальной выемкой посередине. Лоб более широкий (в 1.55 раза уже головы с глазами) с довольно широкими, глубокими окологлазничными бороздками и крупными лобными бугорками. Вершина эдеагуса со сравнительно небольшим зубчиком посередине (рис. 16D–16F). Самка неизвестна. Длина тела 3.8 мм.

..... *A. limbipennis* Romantsov sp. n.

5 (4) Хотя бы надкрылья металлические. Вершина эдеагуса с крупным зубцом посередине. Дистальный край фронтоклипеуса с очень слабо выраженной, неглубокой и широкой выемкой. Лоб более узкий (примерно в 2 раза уже головы с глазами)

с узкими и менее глубокими окологлазничными бороздками и сравнительно небольшими лобными бугорками.

6 (7) Переднеспинка коричневая (с очень узким черным окаймлением по краям), надкрылья металлически сине-зеленые (рис. 2D). Усики черные с коричневыми пятью базальными члениками, ноги черные, бедра (за исключением самых вершин) коричневые. Нижняя сторона тела коричневая, средне-, заднегрудь и брюшко черно-коричневые. Тело несколько более короткое и округленное, надкрылья в длину равны их ширине. Эдеагус слабее расширен перед вершиной с несколько более крупным зубчиком (рис. 16A–16C). Самка неизвестна. Длина тела 2.8–3.1 мм.

..... *A. cyaneipennis*

7 (6) Верхняя сторона тела полностью металлически сине-зеленая (рис. 6C–6D). Усики черные, нижняя сторона 1-го членика, 2–4 членики полностью и вершины 5-го и 6-го коричневые. Нижняя сторона тела и ноги (за исключением коричневых коленей) черные (рис. 6B). Тело несколько более удлиненное, надкрылья в 1.1 раза длиннее их ширины. Эдеагус сильнее расширен перед вершиной с несколько меньшим зубчиком (рис. 16G–16I). Надкрылья самки с двумя короткими и узкими боковыми киями под плечевыми бугорками. Длина тела 3.5–3.7 мм.

..... *A. moseykoi* Romantsov sp. n.

8 (1) Пять апикальных члеников усиков слабо увеличены (в 3 или более раза длиннее ширины). Боковой край надкрылий узко отогнут, в 2.5–4.5 раза уже длины первого членика усиков. Длина тела обычно менее 3 мм, если больше, то лоб узкий (не менее чем в 3 раза уже ширины головы с глазами). Второй членик всех лапок примерно равен по ширине третьему членику, который лишь основанием заходит между его лопастями. Пигидий имеет выпуклый киль в срединной бороздке или хотя бы следы его.

9 (14) Лоб узкий (примерно в 3 раза уже ширины головы с глазами). Тело черное, иногда с сильным металлическим блеском, лоб желтый. Киль в срединной бороздке пигидия (как на рис. 12G) длинный (лишь немного не доходит до вершины бороздки) и высокий (его самая высокая часть почти доходит до уровня боковых краев бороздки), треугольный, широкий в основании, сильно суживающийся к вершине (группа видов *femorata*).

10 (11) Крупнее. Верхняя сторона тела с сильным металлическим блеском (рис. 5A). Боковые кили на надкрыльях более высокие, хорошо видны у самок при взгляде сверху на большей части базальной половины надкрылий, при взгляде сбоку киль, идущий вдоль бокового края, четко виден почти до плечевых бугорков (рис. 5B–5C). Эдеагус

как на рис. 15E–15G. Сперматека с развитым раму-сом (рис. 18E–18F). Длина тела 2.9–3.5 мм.

.....*A. longicostata* Romantsov sp. n.

11 (10) Длина тела менее 3 мм. Верхняя сторона тела черная, металлический блеск если присутствует, то очень слабый. Боковые кили на надкрыльях менее высокие. Сперматека без рамуса.

12 (13) Боковые кили на надкрыльях несколько выше, при взгляде сверху у самок видны примерно от середины надкрылий почти до вершин; при взгляде сбоку видны четыре кили, идущий вдоль бокового края киль в передней третьей почти полностью сглажен (рис. 13D–13E). Эдеагус (рис. 14I–14K) при взгляде сбоку плавно изогнут. Длина тела 2.1–2.6 мм.

.....*A. femorata*

13 (12) Боковые кили на надкрыльях слабо выраженные, при взгляде сверху у самок видны только два самых краевых кили в апикальной трети надкрылий; при взгляде сбоку кили частично стерты достаточно отчетливо видны только два кили (рис. 13G–13H). Эдеагус (вид сбоку) резко изогнут перед вершиной (рис. 14L–14N). Длина тела 2.2–2.4 мм.

.....*A. fulvipes*

14 (9) Лоб более широкий (примерно в 2.3–2.7 раза уже головы с глазами). Верхняя сторона тела не полностью черная. Киль в срединной бороздке пигидия в разной степени развитый.

15 (16) Средние голени слегка, но четко выемчатые перед вершинами. Переднеспинка красно-коричневая, надкрылья черные, каждое с большим красно-коричневым пятном в апикальной трети (рис. 1C). Усики и ноги светло-коричневые. У светлоокрашенных экземпляров надкрылья коричневые с едва заметными более светлыми пятнами. У самок пятый вентрит с неглубокой арковидной выемкой на апикальном крае, края двух апикальных вентритов зазубрены; пигидий с тонким, длинным и узким продольным килем; на надкрыльях кили отсутствуют. Самец неизвестен. Длина тела 2.8–2.9 мм.

.....*A. bipustulata*

16 (15) Голени не выемчатые перед вершинами. Надкрылья у самок имеют боковые кили, развитые в той или иной степени, но всегда явственные.

17 (18) Ноги у самца крепкие, с искривленными на внутренней стороне передними голеними, первый членик передних и средних лапок короткий и сильно расширен (не уже или слегка шире третьего). Эдеагус (рис. 15K–15M) при взгляде сбоку изогнут в апикальной трети, его вершина плавно округлена с маленьким зубчиком посередине. Лоб шире (у обоих полов не более чем в 2.3 раза уже ширины головы с глазами). У самок пятый вентрит

с почти прямоугольной глубокой выемкой; на надкрыльях при взгляде сбоку боковые кили видны почти до плечевых бугорков. Окраска верхней стороны тела обычно полностью светло- или темно-коричневая (рис. 6A), очень редко надкрылья бывают черными (рис. 5D). Ноги и усики коричневые. Киль в срединной бороздке пигидия менее развитый, чем у следующего вида (слегка короче и с несколько более сглаженным верхним краем). Длина тела 2.4–2.9 мм.

.....*A. montana*

18 (17) Ноги у самца стройные, голени не искривленные, первый членик передних и средних лапок слабо расширен (заметно уже третьего). Лоб уже (у самок примерно в 2.3 раза, а у самцов в 2.7 раз уже ширины головы с глазами). Эдеагус при взгляде сбоку резко изогнут перед вершиной; при взгляде сверху его вершина широко усечена с очень маленьким зубчиком посередине (рис. 14A–14B). У самок выемка на апикальном крае пятого вентрита с более или менее округленными боковыми краями; боковые кили на надкрыльях у самок выражены слабее, не доходят до плечевых бугорков. Голова и переднеспинка коричневые (последняя иногда с частично затемненным задним краем), надкрылья обычно черные (рис. 1A); иногда у самок тело полностью коричневое (рис. 1B). Нижняя сторона коричневая с затемненными в разной степени средне-, заднегрудью и брюшком. Ноги и усики коричневые, 3–4 апикальных членика обычно слегка затемнены. Пигидий с длинным продольным килем (похожим на киль у группы *femorata*). Длина тела 2.0–2.5 мм.

.....*A. bicoloricollis*

Виды с Филиппин

1 (2) Крупнее. Тело темно-коричневое, усики и ноги коричневые (рис. 7B). Эдеагус с широко треугольной вершиной, несущей маленький зубчик посередине, в профиль равномерно изогнут, его кончик не отогнут к низу (рис. 15N–15P). Длина тела 2.8–3 мм.

.....*A. nigella*

2 (1) Мельче. Вершина эдеагуса или усеченная, или притупленная.

3 (4) Вершина эдеагуса притупленная, его кончик отогнут книзу (рис. 15H–15J). Тело коричневое или темно-коричневое с более светлыми головой и передним краем переднеспинки (рис. 7A). Надкрылья у самок с четырьмя четко выраженными килими на боках. Длина тела 2.0–2.6 мм.

.....*A. minuta*

4 (3) Вершина эдеагуса почти усеченная с маленьким зубчиком посередине (рис. 15Q–15R).

Тело темно-коричневое с более светлыми ногами и усиками (рис. 7E). Длина тела 2.3 мм.

.....*Aulacia* sp.

Род *Aulacioides* Romantsov subgen. n.

Типовой вид *Aulacioides laeta* (L. Medvedev, 2004).

О п и с а н и е. Лоб очень слабо выпуклый или умеренно выпуклый. Окологлазничные бороздки видны или от заднего края и до середины бокового края глаза, или только около заднего края глаза (рис. 11D). Усики с увеличенными апикальными (начиная с седьмого) члениками: у самцов в 1.60–1.63 раза, у самок примерно в 1.50 раза длиннее ширины. Переднеспинка умеренно широкая, примерно в 1.9 раза шире длины. Тело широкое с наибольшей шириной примерно посередине, длина надкрылий примерно равна их общей ширине. Передние края боковых ветвей переднегруди довольно сильно дугобразно выпуклые в проксимальной половине (рис. 11B). Эпиплевры широкие, слабо и равномерно сужаются к вершинам (при осмотре снизу видны до самых вершин); расположены почти горизонтально (рис. 8D), при осмотре сбоку едва заметны под плечами у самок, а у самцов не видны совсем. Боковые края пятого или четвертого и пятого вентритов зазубрены. Жуки с выраженным половым диморфизмом: у самцов первый членик передних и средних лапок сильно расширен, боковой край надкрылья в передней половине распластан с наибольшей шириной под плечами с очень слабо развитыми плечевыми бугорками (которые едва выступают над общей поверхностью надкрылий), без килей по бокам, глаза с широким наружным и узким внутренним краями, имеют форму треугольника с закругленными углами; у самок края надкрылий менее распластаны с четким плечевым бугорком, наиболее широкие на уровне передней трети с четким и высоким плечевым килем, глаза более или менее овальные со слабой выемкой на их внутреннем крае. Размер тела 2.9–3.6 мм. Эдеагус длинный и узкий, в 8–10 раз длиннее своей ширины.

Д и ф ф е р е н ц и а л ь н ы й д и а г н о з. Этот род занимает промежуточное положение между *Aulacia* и *Colaspoides*. Выпуклый передний край боковых ветвей переднегруди сближает его с *Colaspoides*. Но широкие переднеспинка и отросток переднегруди, наличие килья на боках надкрылий самок, а также узкий длинный эдеагус соответствуют признакам рода *Aulacia*. Строение головы варьирует в пределах *Aulacioides*: у *Aulacioides laeta* лоб слабо выпуклый, без следов бороздок вдоль передней части глаза (как у *Colaspoides*), но вдоль задних краев глаза видны глубокие четкие бороздки, свойственные *Aulacia*. У второго вида рода (*Aulacioides spiridonovi* Romantsov sp. n.) лоб заметно выпуклый с четкими окологлазничными бороздками вдоль внутреннего и заднего краев глаза, то есть

почти типичного для *Aulacia* строения. Ряд признаков надежно отличает *Aulacioides* от близких родов: широко округленное на боках и слабо сужающееся к вершине тело; очень широкие эпиплевры, расположенные почти горизонтально, так что в профиль они не видны или видны только под плечами (у самок); сильно увеличенные апикальные членики усиков. Расширенные апикальные членики усиков изредка бывают у *Colaspoides* (например, из группы *C. ruficollis*) и *Aulacia* (например, у *A. brunnea*). Но и у этих видов они менее широкие (даже у самок они обычно в 2 или более раза длиннее ширины). Отдельного упоминания заслуживает довольно сильный половой диморфизм, обычно не свойственный рассматриваемой группе родов. У *Aulacia* и *Colaspoides* различия между самцами и самками менее значительны и обычно проявляются в пунктировке надкрылий, форме переднего членика передних лапок, строении последнего вентрита брюшка и ширине срединной бороздки пигидия. У *Aulacioides* половой диморфизм (см. также примечание к *Aulacioides laeta*) выражается, кроме того, в форме глаз и надкрылий. Глаза самцов более или менее треугольной формы, без выемки на внутреннем крае. Боковой край надкрылий самцов в передней половине распластан, плечевые бугорки едва выступают над общей поверхностью надкрылий, на боках без килей, эпиплевры не видны при осмотре сбоку. Глаза самок овальные, со слабой выемкой на их внутренней стороне; боковой край надкрылий не распластан, плечевые бугорки четкие, эпиплевры при осмотре сбоку видны под плечами. Наконец, следует упомянуть высокий короткий киль на надкрыльях самок, начинающийся немного ниже плечевого бугорка и направленный косо к боковому краю. Большинство самок *Aulacia* имеет выпуклые междурядные промежутки на боках надкрылий, которые иногда довольно сильно возвышаются над поверхностью надкрылий, но с более или менее закругленной и сравнительно широкой верхней поверхностью. Кроме того, эти выпуклые междурядья у большинства *Aulacia* довольно длинные и наиболее высокие в средней и апикальной половине надкрылий, тогда как у *Aulacioides* высокий и короткий косой киль расположен в передней трети надкрылий. Из представителей рода *Aulacia* сходную скульптуру боковой поверхности надкрылий имеют только самки *A. cechovskyi* и *A. moseyko* Romantsov sp. n., у которых в передней трети надкрылий тоже имеются два-три косо расположенных коротких высоких килей, причем у обоих видов плечевой киль очень похож на киль у *Aulacioides laeta*. Однако все остальные признаки этих видов свидетельствуют о принадлежности их к роду *Aulacia*.

Р а с п р о с т р а н е н и е — полуостров Малакка.

Aulacioides laeta (L. Medvedev 2004) comb. n.

Материал. Паратипы: **Малайзия, провинция Пахан**, 1 ♀ (ZIN), “MALAYSIA, Pahang, Cameron Highlands, 2 km S Tanah Rata, on Tapah Road, roadside vegetation, swept and beaten, № 69, 27.III.1995, O. Merld”; 3 ♀♀ (ZIN), “MALAYSIA, W Pahang, 30 km E of IPOH, 15000 m, Cameron Highlands, TANAH RATA, 14–17.III.1998, P. Čechovský leg”. Дополнительный материал. **Провинция Перак**, 1 ♂ (ZIN) “Malaysia, W Perak, 25 km NE of IPOH, 2100 m, Banjaran Titi Wangsa Mts, Korbu Mt., 4–13.III.1998, P. Čechovský leg.”; **провинция Пахан**, 1 ♀ (ZIN), “MALAYSIA, W Pahang, 30 km E of IPOH, 15000 m, Cameron Highlands, TANAH RATA, 22–26.I.1999, P. Čechovský leg”; 2 ♀♀ (ZIN), “MALAYSIA, Pahang, Cameron Highlands, Tanah Rata, 4–9.II.2001, P. Pacholádsko leg.”.

Систематическое положение. По строению надкрылий (широкие, почти горизонтально расположенные эпиплевры у обоих полов, очень слабо развитые плечевые бугорки у самца, высокий плечевой киль на боках надкрылий у самок), антенн (расширенные апикальные членики) и эдеагуса (рис. 8A–8B) этот вид, описанный как *Aulacia*, принадлежит к роду *Aulacioides*.

Дифференциальный диагноз. От близкого вида *Aulacioides spiridonovi* Romantsov sp. n. отличается более изогнутыми голеньями передних ног, слабо выпуклым лбом с окологлазничными бороздками только у заднего края глаз, деталями строения эдеагуса (рис. 16J–16L) и последних брюшных вентритов (рис. 12D).

Примечание. *Aulacioides laeta* был описан по одному самцу и нескольким самкам, при этом Медведев отметил, что он не уверен в принадлежности самцов и самок к одному виду (вероятно, из-за указанных выше различий между полами). В моем распоряжении есть только паратипы самки с окраской верхней стороны тела, как у голотипа. Кроме того, изучен самец, собранный недалеко от типового местонахождения этого вида. Несмотря на то, что его окраска (верхняя сторона тела полностью коричневая) отличается от окраски жуков из типовой серии, расположенные горизонтально эпиплевры, расширенные вершинные членики усиков и форма эдеагуса соответствуют этим признакам в первоописании. У видов *Aulacia* и *Colaspoides* окраска верхней стороны тела очень изменчива и может рассматриваться только в качестве вспомогательного признака, вероятно, это присуще и представителям описываемого рода.

Aulacioides spiridonovi Romantsov sp. n.

Материал. Голотип ♂, “MALAYSIA, Pahang, Fraser’s Hill (Bukit Fraser) h~1320 m, N 03°43’3”,

E 101°45’7”, at light, 21.II.2014, P. Romantsov leg” (PR).

Описание. Голотип. Тело слегка удлинненное, округленное на боках, в 1.35 раза длиннее ширины. Окраска верхней стороны тела коричневая (переднеспинка слегка темнее); верхняя губа и щупики коричневые; мандибулы темно-коричневые. Нижняя сторона и ноги коричневые. Усики коричневые, вершины четырех апикальных члеников слегка затемнены. Внешний вид как на рис. 8C.

Голова слабо блестящая, покрыта сетчатой микроскульптурой; лоб пунктирован негусто, фронтотемпалы — несколько более мелко и густо. Верхняя губа сильно поперечная, с очень слабо выемчатой передним краем, ее поверхность на большей части ровная, покрыта четкой микроскульптурой, в дистальной четверти гладкая, скошена по направлению к ротовым органам, с отдельными длинными волосками вдоль переднего и боковых краев; мандибулы маленькие. Лоб довольно выпуклый с узкими, но отчетливыми окологлазничными бороздками, заканчивающимися на уровне верхних углов лобных бугорков; лоб соединен с фронтотемпалом широкой перемычкой (рис. 11D). Лобные бугорки треугольные, вытянутые, умеренно выпуклые, покрыты тонкой микроскульптурой, без четких вдавлений или бороздок, ограничивающих их от поверхности фронтотемпала. Дистальный край фронтотемпала арковидно выемчатый посередине. Глаза умеренно выпуклые, среднего размера, примерно в 1.2 раза длиннее ширины, их внутренний край равномерно сужается, благодаря чему глаз имеет характерную форму треугольника. Выемка на внутреннем крае глаза отсутствует. Лоб между глазами довольно узкий, в 1.85 раза уже ширины головы с глазами. Нижнечелюстные щупики умеренно длинные, их вершинный членик заметно расширен, с треугольной вершиной. Усики довольно короткие (примерно в 1.6 раза короче длины тела), покрыты редкими щетинками, членики, начиная с 7-го, также опушены, слегка сжаты с боков и заметно расширяются от основания до вершины. Соотношение размеров члеников: длина — 9 : 4 : 6.5 : 7 : 8 : 7 : 9 : 8 : 8 : 9 : 12, ширина — 5 : 4 : 3 : 3 : 3 : 4 : 4 : 4.5 : 5 : 5.5 : 6.

Переднеспинка в 1.9 раза шире своей длины, наиболее широкая на границе базальной трети. Большая часть диска переднеспинки более или менее равномерно покрыта не крупной и довольно густой пунктировкой, промежутки между точками неравномерны (их ширина составляют от 1 до 2.5 диаметра точек) местами с дополнительными микроскопическими точками; боковые стороны гладкие, почти без точек. Бока переднеспинки округлены, боковое окаймление довольно узкое, в базальной половине примерно в 4 раза уже

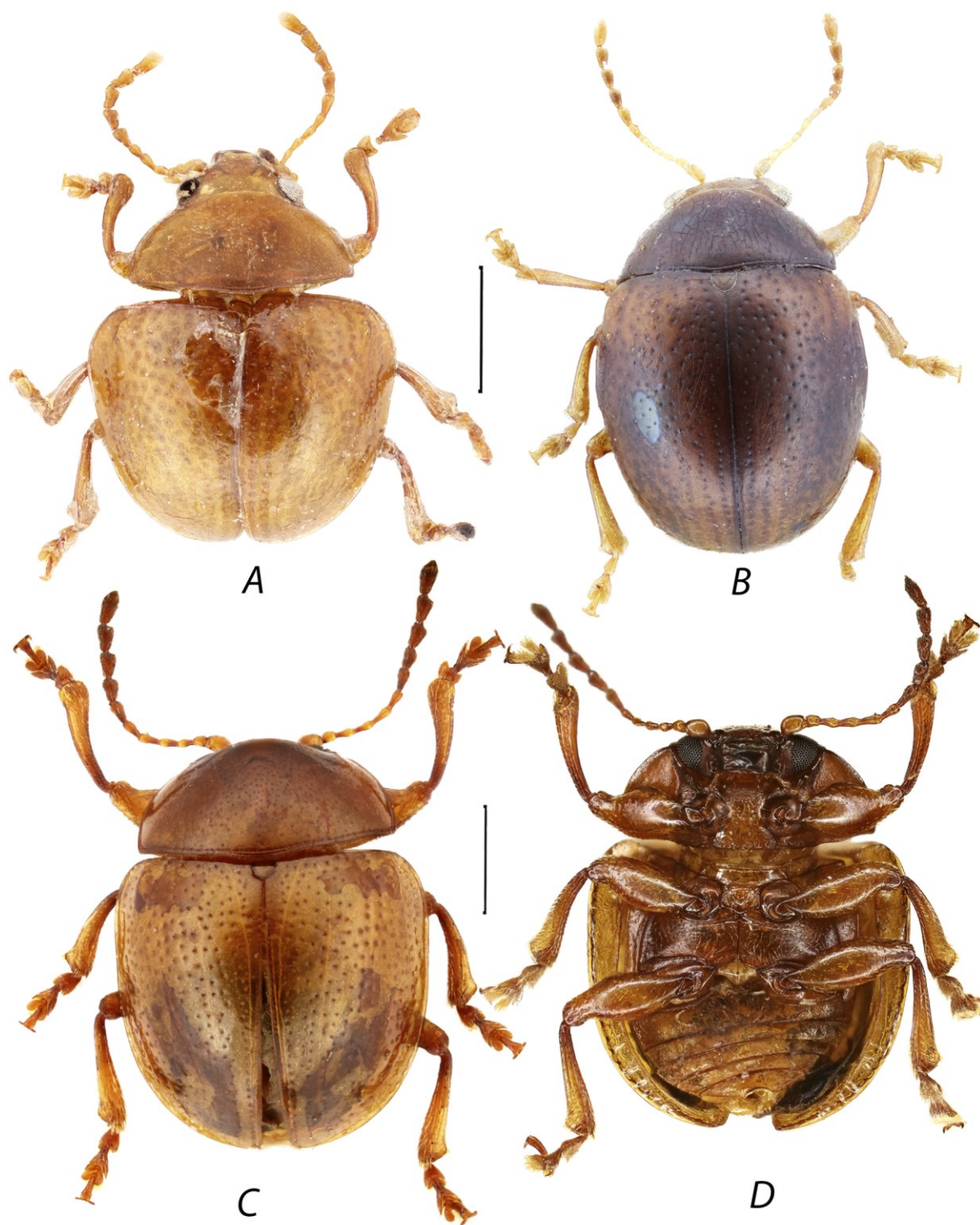


Рис. 8. *Aulacioides*, внешний вид (*A–C* – вид сверху, *D* – вид снизу): *A–B* – *A. laeta* (L. Medvedev 2004) (*A* – самец; *B* – самка, паратип); *C–D* – *A. spiridonovi* Romantsov sp. n., самец, голотип. Масштаб 1.0 мм.

длины второго членика усиков и далее постепенно еще более сужается к передним углам. Наружные края бокового окаймления отогнуты кверху в виде узкого канта, который соединяется впереди с окаймлением переднего края. Передние щетинконосные поры находятся на окаймлении переднего края вблизи слегка округленных передних углов переднеспинки. Нотостернальные швы упираются в передние углы переднегруди, гипомеры лишь углом соприкасаются с передним краем переднегруди. Передний край боковых ветвей переднегруди сильно дугообразно выпуклый в проксимальной половине (рис. 11*B*). Гипомеры без точек, но покрыты густой микроскульптурой. Межтазиковый отросток переднегруди довольно широкий, в передней части не уже передних тазиков, покрыт редкими точками и отдельными мелкими волосками. Задние углы переднеспинки заметно больше 90°. Отросток среднегруди довольно широкий (примерно равен ширине средних тазиков), пятиугольный с точками и отдельными волосками. Бока средне- и заднегруди, а также их эпистерны и эпимеры покрыты поперечной микроскульптурой, местами с редкими точками и отдельными мелкими волосками. Заднегрудь сравнительно длинная, заметно длиннее отростка среднегруди. Брюшко блестящее, покрыто поперечной микроскульптурой и отдельными мелкими волосками, апикальная половина последнего вентрита гладкая и блестящая. Вид снизу как на рис. 8*D*.

Щиток треугольный, блестящий, с редкими микроскопическими точками.

Длина надкрылий примерно равна их общей ширине и в 2.27 раза длиннее переднеспинки. Надкрылья слабо выпуклые с очень пологими боковыми скатами, слегка распластаны на краях, боковой край надкрылий при осмотре сверху широко виден на всем протяжении. Пунктировка умеренно густая и крупная, значительно крупнее, чем на переднеспинке, частично собрана в неправильные ряды, более четкие на вершинах. Плечевые бугорки очень слабо развиты, едва выступают над общей поверхностью надкрылий. Базальная выпуклость не развита. Точечные промежутки блестящие, слабо выпуклые, в том числе на вершинах. Эпиплевры широкие, блестящие, слабо и равномерно сужаются к вершинам (при осмотре снизу видны до самых вершин); расположены почти горизонтально, при осмотре сбоку не видны. Их поверхность слегка вогнутая (особенно в базальной половине), не пунктированная, отделена от надкрылий по всей длине четким бортиком и узко окаймлена.

Ноги не длинные, со слегка утолщенными бедрами; передние бедра без зубчика, но с сильно выпуклой нижней стороной с тонким килем по всей ее длине; остальные бедра обычные, не вооружены.

Все голени заметно расширяются к вершине; поверхность голеней с низкими, слабо выраженными продольными киями. Наружный край верхней стороны средних и задних голеней расширен сильнее, чем внутренний, и образует небольшую лопасть на вершине, так что голени кажутся слегка выемчатыми перед вершинами. Первый членик всех лапок расширен в виде треугольника. Первый членик передних лапок в 1.12 раза длиннее ширины, примерно равен по ширине третьему членику; первый членик средних лапок в 1.14 раза длиннее ширины, примерно в 1.14 раза уже третьего; первый членик задних лапок в 1.29 раза длиннее ширины, примерно в 1.14 раза уже третьего.

Брюшко без вторичнополовых образований, пятый вентрит с дуговидно вогнутой апикальной стороной; его боковые стороны четко зазубрены (рис. 12*E*). Пигидий (рис. 12*I*) без перегиба или вершинной площадки, с хорошо развитой неглубокой, широкой срединной бороздкой, слабо расширяющейся в основании. Дно этой бороздки гладкое с нечетким слабо выраженным продольным килем посередине. Края срединной бороздки четко очерчены с боков, где они имеют вид бортиков с отвесными краями, в базальной части окаймление более слаженное, на вершине эта бороздка не окаймлена совсем.

Эдеагус (рис. 16*M*–16*O*) длинный и узкий (в средней части уже, чем при основании и перед вершиной), примерно в 11 раз длиннее ширины (в самой широкой ее части). В профиль эдеагус равномерно изогнут. Нижняя сторона эдеагуса гладкая, без вдавлений. Длина эдеагуса 1.65 мм, 0.15 мм.

Длина тела 3.5 мм, ширина 2.6 мм.

Дифференциальный диагноз. Этот вид имеет надкрылья с широкими почти горизонтально расположенными эпиплеврами (не видимыми при взгляде сбоку) и очень слабо развитыми плечевыми бугорками; расширенные апикальные членики усиков; тонкий длинный эдеагус; и должен относиться к описанному в этой статье роду *Aulacioides*. От близкого к нему *A. laeta* отличается менее изогнутыми голеньями передних ног, выпуклым лбом с четкими окологлазничными бороздками, деталями строения эдеагуса и последних брюшных вентритов (смотри видовой ключ ниже).

Этимология. Вид назван в честь Дмитрия Спиридонова, который был моим компаньоном в экспедиции в Малайзию в 2014 году.

Определительная таблица видов рода *Aulacioides*

1 (2) Лоб заметно выпуклый. Окологлазничные бороздки четкие от заднего до середины бокового края глаза (рис. 11*D*), фронтклипеус спереди с довольно

глубокой округлой выемкой. Переднеспинка более густо и четко пунктирована. Боковые края пятого вентрита зазубрены (рис. 12E). У самца передние голени слабо изогнуты. Длина тела 3.6 мм. Эдеагус (рис. 16M–16O) длинный и узкий, в 11 раз длиннее своей ширины; сильнее сужен в средней части при взгляде сверху; сильно изогнут при взгляде в профиль. Верхняя сторона тела как на рис. 8C.

..... *Aulacioides spiridonovi* Romantsov sp. n.

2 (1) Лоб очень слабо выпуклый. Окологлазничные бороздки слабые, видны только у заднего края глаза, фронтклипеус спереди слабо равномерно вогнут. Переднеспинка с очень мелкой и редкой пунктировкой. Боковые края четвертого и пятого вентрита зазубрены (рис. 12D). У самцов передние голени сильнее изогнуты. У самок надкрылья с четким и высоким плечевым килем. Размер тела 2.9–3 мм. Эдеагус (рис. 16J–16L) короче (примерно в 8 раз длиннее своей ширины); слабее сужен в средней части при взгляде сверху; слабо изогнут при взгляде в профиль. Верхняя сторона тела как на рис. 8A–8B.

..... *Aulacioides laeta* L. Medvedev 2004

Род *Colaspoides* Laporte 1833†

Представителей этого рода из исследуемого региона начали описывать со второй половины XIX в. Из классических работ стоит упомянуть первый обзор малайской фауны Бэйли (Baly, 1867), определитель жуков-листоедов Индокитая (Kimoto, Gressitt, 1982) и каталог жуков-листоедов Малайзии (Mohamedsaid, 2004). В текущем столетии этот род активно изучался российскими энтомологами. Из наиболее важных работ следует отметить ревизии представителей этого рода из континентальной части юго-восточной Азии, Филиппин и Борнео (L. Medvedev, 2004, 2006, 2010) в которых для различения видов этого рода впервые использованы признаки строения гениталий. Наконец, несколько новых видов *Colaspoides* были недавно описаны с острова Борнео Медведевым и Романцовым (L. Medvedev, Romantsov, 2014), а также с острова Борнео и полуострова Малакка Романцовым и Мосейко (2023). Однако фауна других островов из группы Больших и малых Зондских островов остается до сих пор малоизученной и известной в основном по публикациям XIX – начала XX века. Тогда были описаны несколько видов с Суматры и по два вида с островов Ява и Сулавеси. Сравнительно недавно еще два вида этого рода были описаны с Сулавеси (L. Medvedev, 2008) и один – с Бали (L. Medvedev, Takizawa, 2011).

Благодаря материалу, собранному Р.В. Филимоновым на острове Ява, а также любезности А.Г. Мосейко, который предоставил мне возможность

сравнить видовые описания яванских *Colaspoides* с фотографиями типовых экземпляров, сделанных им в Лондоне и Стокгольме, в настоящей работе мною описаны еще три новых для науки вида с этого острова и дан определительный ключ для всех известных на данный момент представителей этого рода с острова Ява.

Colaspoides filimonovi Romantsov sp. n.

Материал. Голотип ♂: **Индонезия, провинция Западная Ява**, “INDONESIA, West Java, Cunung Halimun Salak N.P., Cikaniki “Research Station”, 1019 m 06° 44,682' S 106° 32,258' E, 18.III.2014 Filimonov R. leg.” (PR).

Описание. Голотип. Тело удлиненное, примерно в 1.7 раза длиннее ширины. Окраска верхней стороны тела металлически-зеленая, на надкрыльях с золотистым оттенком; нижняя сторона металлически-зеленая. Верхняя губа, передний край межтазикового отростка переднегруди, эпистерны и эпимеры средне- и заднегруди, дистальный край пятого вентрита, а также голени и лапки темно-коричневые, бедра металлически-зеленые снизу, темно-коричневые сверху. Четыре базальных членика усиков рыжие, пятый имеет переходную окраску, остальные черные. Внешний вид как на рис. 9A.

Голова блестящая, лоб пунктирован негусто, фронтклипеус – более мелко и густо с выпуклыми промежутками. Верхняя губа сильно поперечная, с почти прямым передним краем, ее поверхность неровная: дистальная часть скошена по направлению к ротовым органам, вблизи проксимального края с мелкой микроскульптурой, далее гладкая с длинными щетинками вдоль переднего края и одной отдельной щетинкой посередине поверхности; мандибулы маленькие. Лоб со следами окологлазничных бороздок, соединен с фронтклипеусом довольно узкой перемычкой. Лобные бугорки треугольные, со слегка вытянутыми передними углами, умеренно выпуклые. Их поверхность гладкая и блестящая, от фронтклипеуса отделена тонкими, местами почти исчезающими бороздками. Дистальный край фронтклипеуса с широкой неглубокой выемкой. Глаза выпуклые, довольно крупные, слегка бобовидные, со слабо вогнутым внутренним краем, наиболее широкие в верхней части. Лоб между глазами умеренно широкий (примерно в 2.17 раза уже ширины головы с глазами). Нижнечелюстные щупики длинные, их вершинный членик слегка расширен и уплощен с острой вершиной. Усики в примерно в 1.3 раза короче длины тела, покрыты редкими щетинками, членики, начиная с 6-го, также опушены, слегка расширяются от основания до вершины. Соотношение размеров члеников: длина – 12 : 6 : 11 : 11 : 14 : 15 : 15 : 14 : 15 : 14 : 15, ширина – 6 : 3 : 3 : 3 : 3 : 4 : 4 : 4 : 4 : 4 : 5.

Переднеспинка в 1.74 раза шире своей длины, наиболее широкая на границе базальной трети, покрыта различающимися по размеру точками: более крупные, несколько удлинённые точки в основном находятся на боках диска, промежутки между ними узкие, выпуклые, так что поверхность на боках кажется слегка морщинистой; в центральной части точки несколько более мелкие, широко расставленные, с ещё более мелкими точками между ними. Бока переднеспинки округлены, боковое окаймление умеренно широкое в базальной половине, далее слегка расширяется (в наиболее широком месте оно примерно в 2 раза уже длины второго членика усиков) и довольно резко сужается перед передними углами, так что кажется слегка выемчатым. Наружные края бокового окаймления слегка отогнуты кверху в виде узкого канта, который соединяется впереди с окаймлением переднего края. Передние углы переднеспинки почти прямоугольные, выступающие вперед. Нотостернальные швы упираются в передние углы переднегруди, гипомеры лишь углом соприкасаются с передним краем переднегруди. Передний край боковых ветвей переднегруди равномерно выпуклый. Гипомеры гладкие, не пунктированные. Межтазиковый отросток переднегруди довольно широкий, в передней части не уже передних тазиков, грубо пунктирован. Передний край переднегруди равномерно отогнут вниз, не в виде язычка. Задние углы переднеспинки широкоугольные, больше 90°, задние щетинконосные поры расположены на них, каждая пора с длинной торчащей вверх щетинкой. Отросток среднегруди довольно широкий, но несколько уже средних тазиков, с редкими точками, умеренно крупными морщинками и отдельными короткими волосками; остальная часть среднегруди и заднегрудь гладкие и блестящие, с четкими разреженными точками и отдельными мелкими волосками. Заднегрудь длинная, примерно в 2 раза длиннее отростка среднегруди. Брюшко блестящее, покрыто не густыми точками (более густыми в основании первого вентрита) и отдельными волосками. Вид снизу как на рис. 9B.

Щиток слегка удлинённый с треугольной вершиной, его поверхность гладкая и блестящая.

Надкрылья в 1.31 раза длиннее их общей ширины и в 2.68 раза длиннее переднеспинки; умеренно выпуклые и слегка сжаты с боков, боковой край надкрылий при осмотре сверху виден (в виде очень узкого канта) почти на всем протяжении. Пунктировка густая и крупная, заметно крупнее, чем на переднеспинке, на большей части поверхности спутанная, только на апикальном склоне собрана в неправильные ряды. Плечевые бугорки хорошо развиты, слегка выдаются за общий контур тела. Базальная выпуклость не развита. Точечные

промежутки выпуклые и блестящие, на боках под плечевыми бугорками соединяются в довольно выпуклые поперечные гребни, широкие промежутки между точечными рядами на вершинах слабо продольно выпуклые. Эпиплевры блестящие, с отдельными мелкими точками, отделены от надкрылий по всей длине четким бортиком и узко окаймлены.

Ноги довольно длинные, бедра слегка расширены, передние расширены сильнее других, все бедра не вооружены. Голени слегка расширены к вершинам, с низкими, слабо выраженными продольными киями. Первый членик средних и особенно передних лапок слегка расширен, с почти прямыми боковыми сторонами. Первый членик передних лапок примерно в 1.5 раза длиннее ширины, в 1.33 раза уже третьего членика; первый членик средних лапок в 1.7 раза длиннее ширины, примерно в 1.38 раза уже третьего членика.

Брюшко без вторичнополовых образований, пятый вентрит с широкой треугольной выемкой на апикальной стороне; его боковые стороны четко зазубрены. Пигидий с неглубокой срединной бороздкой, слегка расширяющейся в основании, далее постепенно сужающейся к вершине, дно бороздки без кия.

Эдеагус (рис. 17G–17I) узкий и длинный (в наиболее широкой своей части в 6.78 раза длиннее ширины), в базальный трети его склеротизованной части слегка сжат с боков, вершина вытянута в острый длинный кончик. В профиль эдеагус изогнут перед вершиной, его кончик отогнут кверху. Нижняя сторона эдеагуса гладкая и равномерно выпуклая без следов вдавлений. Длина эдеагуса 2.2 мм, ширина 0.325 мм.

Длина тела 4.4 мм, ширина 2.6 мм.

Д и ф ф е р е н ц и а л ь н ы й д и а г н о з. *Colaspoides filimonovi* Romantsov sp. n. имеет гладкие гипомеры; верхнюю, нижнюю сторону и ноги полностью металлически зеленые; бедра без зубцов и должен относиться к предложенной Медведевым (L. Medvedev, 2004, 2010) группе 5. Из видов, которые входят в эту группу, новый вид похож и может быть сравнен с континентальными *C. chakratongii* (Chûjô 1964) и *C. cupreicollis* Jacoby 1908, а также с *C. nigricornis* Jacoby 1884 с Суматры и полуострова Малакка, с *C. purpurascens* L. Medvedev 2015 с Бали и с *C. malayanus* Jacoby 1894 с Борнео. От континентальных видов *C. filimonovi* Romantsov sp. n. отличается пунктировкой надкрылий со слабо морщинистыми промежутками, слабо расширенным первым члеником передних лапок и частично черными усиками; от *C. purpurascens* зазубренными краями последнего вентрита; от *C. malayanus* полностью спутанной пунктировкой надкрылий, образующей неотчетливые короткие ряды только на самых вершинах и вытянутой острой вершиной эдеагуса.

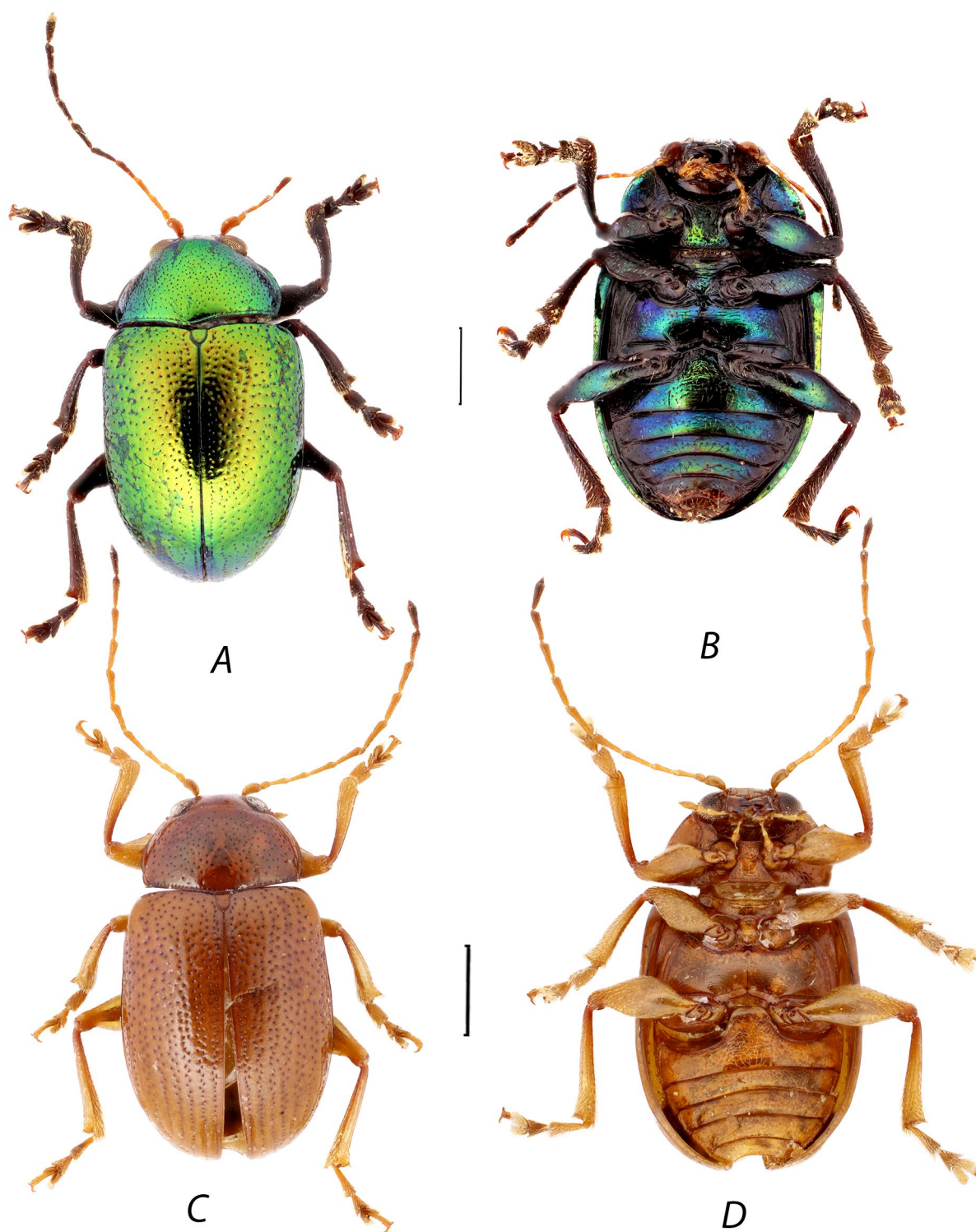


Рис. 9. *Colaspoides*, внешний вид (A, C – вид сверху; B, D – вид снизу): A–B – *C. filimonovi* Romantsov sp. n., самец, голотип; C–D – *C. fuscoenoides* Romantsov sp. n., самец, голотип. Масштаб 1.0 мм.

Более всего *C. filimonovi* sp. n. сходен с *C. nigricornis*, но легко отличается усиками с желтыми базальными члениками, эдеагусом с сильно вытянутым острым кончиком и слабо расширенным первым члеником передних и средних лапок. От других представителей рода *Colaspoides* с острова Ява *C. filimonovi* Romantsov sp. n. отличается по предложенной ниже определительной таблице.

Этимология. Вид назван в честь сборщика, энтомолога Р.В. Филимонова.

***Colaspoides fuscoaenoides* Romantsov sp. n.**

Материал. Голотип ♂: **Индонезия**, провинция Западная Ява, “INDONESIA, West Java, unung Halimun, Salak N.P., Cikaniki Research Station, 1019 m, 06° 44,682' S 106° 32,258' E, 20.III.2014, Filimonov R., leg.» (ZIN). Паратипы: 2 ♂♂, 2 ♀♀, там же, но “19.III.2014” (PR); 1 ♀, этикетка как у голотипа (PR); 1 ♀, там же, но “1019–1174 m, 06° 44,682' S 106° 32,258' E–06° 44,878' S 106° 31,982' E, 21.III.2014” (PR); 1 ♀, там же, но “1019–1089 m, 06° 44,682' S 106° 32,258' E–06° 44,859' S 106° 32,500' E, 23.III.2014” (PR).

Описание. Голотип. Тело удлиненное, в 1.74 раза длиннее ширины. Окраска верхней стороны тела коричневая с очень слабым металлическим блеском. Нижняя сторона и ноги коричневая. Усики светло-коричневые, вершины трех апикальных члеников затемнены. Внешний вид как на рис. 9С.

Голова блестящая, лоб и фронтотрипеус с мелкими редкими точками. Верхняя губа сильно поперечная, с почти прямым передним краем, ее поверхность гладкая с длинными волосками вблизи передних углов; мандибулы маленькие. Лоб со слабыми следами окологлазничных бороздок, соединен с фронтотрипеусом широкой перемычкой. Лобные бугорки треугольные, удлиненные, с длинными вытянутыми передними углами; умеренно выпуклые. Их поверхность гладкая и блестящая, четко отграниченная тонкими бороздками от поверхности фронтотрипеуса. Дистальный край фронтотрипеуса довольно глубоко арковидно выемчатый посередине. Глаза умеренно выпуклые, среднего размера, слегка овальные (в 1.23 раза длиннее ширины), с неглубокой выемкой на их внутреннем крае. Лоб между глазами примерно в 1.9 раза уже ширины головы с глазами. Нижнечелюстные щупики умеренно длинные, их вершинный членик слегка расширен и уплощен с косо срезанной вершиной. Усики в примерно в 1.35 раза короче длины тела, покрыты редкими щетинками, членики, начиная с 6-го, также опушены, слегка расширяются от основания до вершины. Соотношение размеров члеников: длина — 10 : 5 : 10 : 9 :

13 : 14 : 13 : 15 : 13 : 13 : 14, ширина — 5 : 3 : 3 : 3 : 3 : 3.5 : 3.5 : 3 : 3 : 3 : 4.

Переднеспинка в 1.8 раза шире своей длины, наиболее широкая на границе базальной трети, с умеренно крупными точками, немного различающимися по размеру: более крупные точки, в основном находятся на боках диска, в центральной части точки более мелкие, иногда с дополнительными микроскопическими точками между ними. Промежутки между точками неравномерны: их ширина соответствует 1–2.5 диаметра точек. Бока переднеспинки округлены, боковое окаймление несколько более широкое в базальной трети, затем слегка сужается, в 4.0–4.5 раза уже длины второго членика усиков. Наружные края бокового окаймления отогнуты вверх в виде узкого канта, который соединяется впереди с окаймлением переднего края. Передние щетинконосные поры находятся на окаймлении переднего края прямо на треугольных передних углах переднеспинки. Нотостеральные швы почти подходят к передним углам переднегруди (гипомеры очень узко соединены с передним краем переднегруди). Передний край боковых ветвей переднегруди равномерно выпуклый. Гипомеры гладкие, не пунктированные. Межтазиковый отросток переднегруди трапециевидный, не широкий, в передней части заметно уже передних тазиков, пунктирован. Передний край переднегруди равномерно отогнут вниз, не в виде язычка. Задние углы переднеспинки почти прямые, немного больше 90°, задние щетинконосные поры расположены на них. Отросток среднегруди узкий, заметно уже средних тазиков, довольно длинный (заднегрудь примерно в 1.7 раза длиннее этого отростка), его поверхность гладкая, только у дистального края с мелкими морщинками и волосками; остальная часть среднегруди и заднегрудь гладкие и блестящие, местами с редкими точками и отдельными мелкими волосками. Брюшко блестящее, покрыто редкими точками (густыми только в основании 1-го вентрита) и отдельными мелкими волосками. Вид снизу как на рис. 9D.

Щиток удлиненный с острой вершиной, блестящий с редкими микроскопическими точками.

Надкрылья в 1.32 раза длиннее их общей ширины и примерно в 3.1 раза длиннее переднеспинки; умеренно выпуклые и слегка сжаты с боков, боковой край надкрылий при осмотре сверху виден (в виде очень узкого канта) почти на всем протяжении. Пунктировка густая и крупная, незначительно крупнее, чем на переднеспинке, по большей части спутанная, в апикальной трети собрана в неправильные ряды, более упорядоченные на апикальном склоне. Плечевые бугорки хорошо развиты, слегка выдаются за общий контур тела. Базальная выпуклость не развита. Точечные промежутки выпуклые

и блестящие, в передней половине на боках соединяются в слабые поперечные гребни, промежутки между почти правильными точечными рядами на вершинах продольно выпуклые. Эпиплевры блестящие, не пунктированные, отделены от надкрылий по всей длине четким бортиком и узко окаймлены.

Ноги длинные со слегка утолщенными бедрами; передние бедра с маленьким зубчиком, остальные бедра не вооружены. Все голени слегка расширяются к вершине с низкими, слабо выраженными продольными киями; передние голени без вырезов; верхняя сторона передних и средних голени при взгляде сверху слегка углублена; средние голени сверху со слабо выраженной, неглубокой вырезкой перед вершинами. Первый членик средних и особенно передних лапок расширен, с очень слабо закругленными боковыми сторонами. Первый членик передних лапок в 1.50 раза длиннее ширины, примерно равен по ширине третьему членику; первый членик средних лапок в 1.57 раза длиннее ширины, примерно в 1.14 раза уже третьего.

Брюшко без вторичнополовых образований, пятый вентрит с неглубоко и равномерно вогнутой апикальной стороной; его боковые стороны не зазубрены. Пигидий с неглубокой срединной бороздкой (ее детали строения плохо видны из-за неполной склеротизации, полное описание этой бороздки приведено ниже для паратипов).

Эдеагус (рис. 17D–17F) широкий, в 4.5 раза длиннее ширины, с широко усеченной вершиной, несущей маленький зубчик посередине. В профиль вершина эдеагуса слегка отогнута кверху. Нижняя сторона эдеагуса с узкой преапикальной бороздкой, расширяющейся в виде треугольника у самой вершины. Длина эдеагуса 2.15 мм, ширина 0.5 мм.

Длина тела 4 мм, ширина 2.3 мм.

Изменчивость. Паратипы окраской тела похожи на голотип, но у некоторых из них апикальные членики усиков несколько сильнее затемнены. Длина тела самцов 3.6 и 3.8 мм, самок 4.5–5.0 мм.

Половой диморфизм. У единственного самца, пигидий которого достаточно склеротизован, чтобы разглядеть детали, срединная бороздка неглубокая, но хорошо развитая, слегка расширяющаяся в основании и на вершине, с очень тонким продольным килем на дне. Самка похожа на самцов, но срединная бороздка пигидия у нее более узкая, чем у самцов, апикальная сторона пятого вентрита при взгляде сверху с более узкой неглубокой выемкой посередине; при взгляде сбоку середина апикального края слегка отогнута вниз. Сперматека (рис. 18J–18K) крючковидно изогнута, с длинной и широкой базальной частью, которая лишь ненамного короче и уже ее основной части. Длина склеротизованной части сперматеки 0.38 мм.

Дифференциальный диагноз. От других представителей рода с острова Ява *C. fuscoaeoides* Romantsov sp. n. отличается широким эдеагусом с усеченной вершиной с маленьким зубчиком посередине. Более всего новый вид похож на очень обычного на Борнео *C. fuscoaeenea* из предложенной Медведевым (2010) группы 3, представители которой имеют не полностью металлическую верхнюю сторону тела (иногда с легким металлическим блеском). Оба вида имеют сходные габитус и общий план строения эдеагуса и вне сомнения родственны друг к другу, однако у *C. fuscoaeoides* Romantsov sp. n. эдеагус (рис. 17D–17F) слабо расширен на вершине, сперматека с длинной базальной частью (рис. 18J–18K). У *Colaspoides fuscoaeenea* эдеагус (рис. 17A–17C) сильно расширен на вершине, а сперматека с короткой базальной частью (рис. 18L). Кроме того, у *C. fuscoaeenea* первый членик лапок передних и средних ног сильнее увеличен (в 1.2–13.5 раза длиннее ширины), а у описываемого нового вида он в 1.37–1.50 раза длиннее ширины. Хотя окраска тела у представителей рода *Colaspoides* сильно варьирует, следует отметить, что *C. fuscoaeenea* имеет в целом более выраженный и сильный металлический блеск верхней стороны тела.

Этимология. Название этого нового вида образовано добавлением окончания «oides» (похожий) к названию очень сходного с ним *C. fuscoaeenea* Baly 1867.

Colaspoides pangrangensis Romantsov sp. n.

Голотип ♂: Индонезия, провинция Западная Ява, “INDONESIA, West Java, Puncak Pass, Telaga Warna forest reserve, 1450–1549 m, 06° 41,956' S 106° 59,758' E–06° 42,221' S 106° 59,716' E 14.IV.2014, Filimonov R. leg.” (ZIN). Паратипы: 5 ♂♂, 1 ♀, там же (PR).

Описание. Голотип. Тело удлиненное, в 1.96 раза длиннее ширины. Окраска верхней стороны тела коричневая с сильным металлическим блеском, на переднеспинке полностью скрывающем основной фон; верхняя губа и щупики коричневые. Нижняя сторона коричневая; переднегрудь, эпистерны и эпимеры средне- и заднегруды, проксимальные края первых трех вентритов темно-коричневые. Усики светло-коричневые, вершины четырех апикальных члеников слегка затемнены. Ноги светло-коричневые. Внешний вид как на рис. 10D.

Голова блестящая, лоб пунктирован негусто, фронтотклипеус — более мелко и густо. Верхняя губа поперечная, почти прямоугольная с очень слабо вогнутым передним краем, ее поверхность гладкая; мандибулы маленькие. Лоб со слабыми следами окологлазных бороздок, соединен с фронтотклипеусом широкой перемычкой (рис. 11F). Лобные бугорки треугольные, вытянутые,

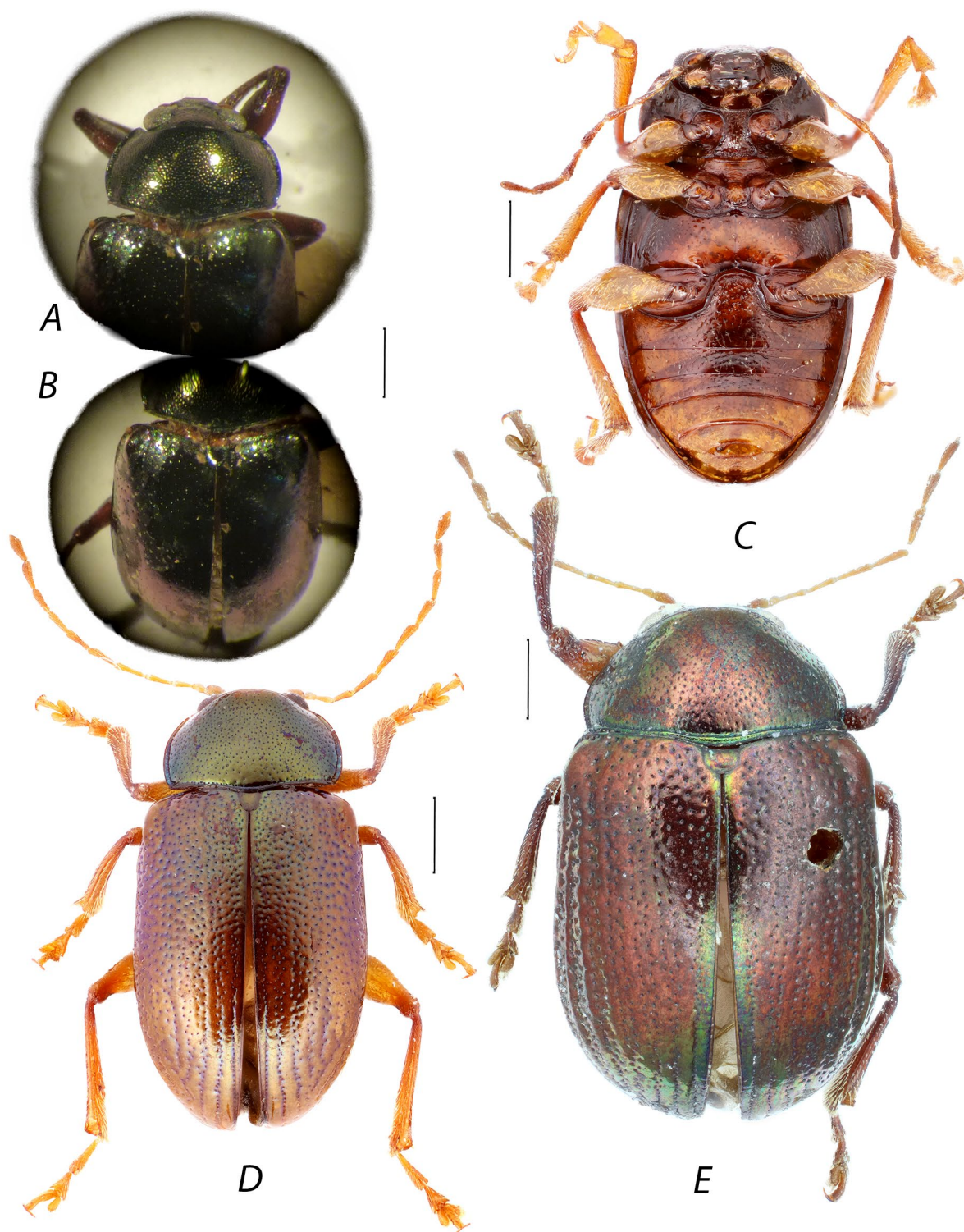


Рис. 10. *Colaspoides*, внешний вид (A–B, D–E – вид сверху; C – вид снизу): A–B – *C. javana* Weise 1924, самец, голотип; C–D – *C. pangrangensis* Romantsov sp. n., самец, голотип; E – *C. varians* Baly 1867. Масштаб 1.0 мм.

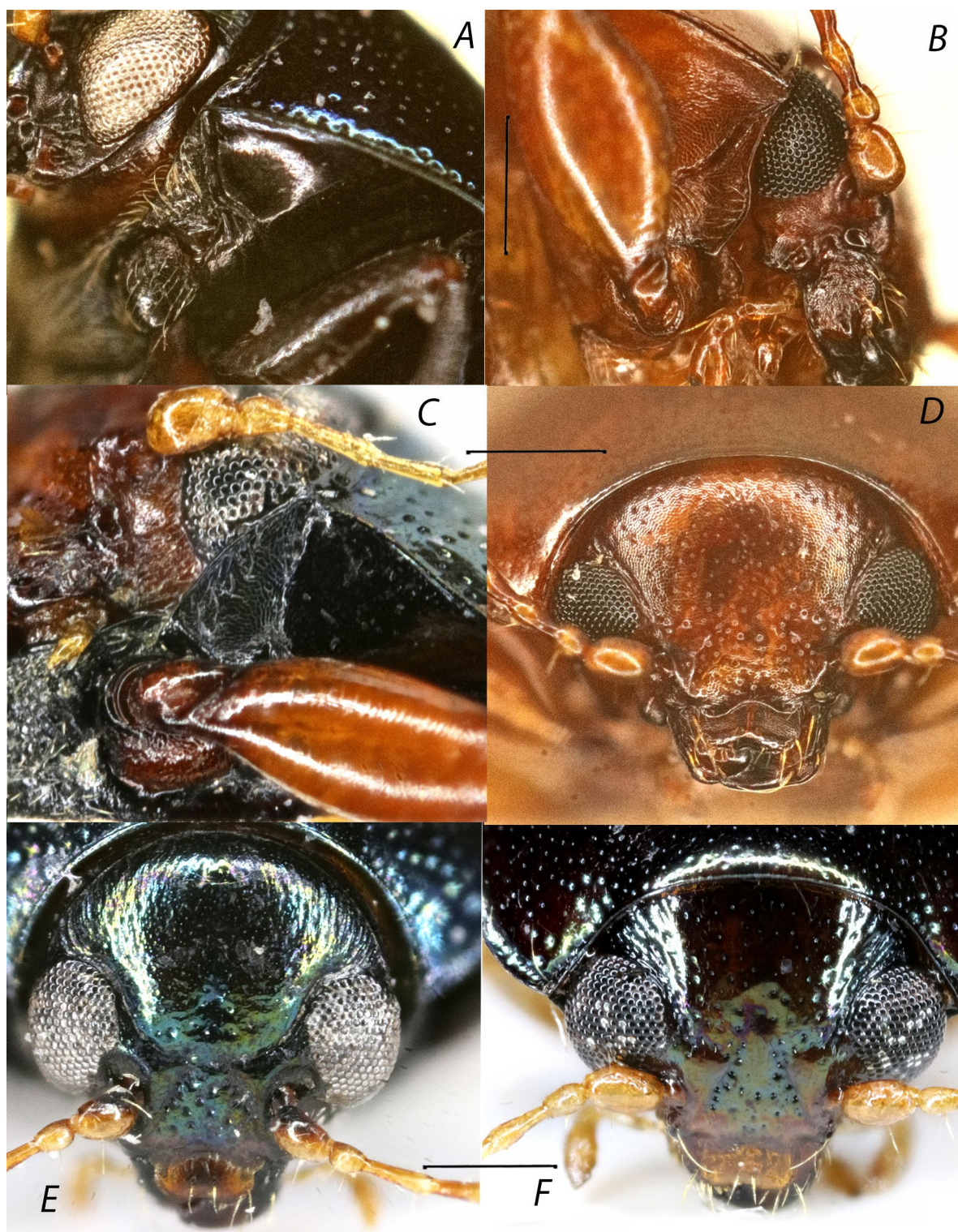


Рис. 11. *Aulacia*, *Aulacioides*, *Colaspoides*, детали строения (A–C – переднегрудь, вид сбоку; D–F – голова, вид спереди): A, E – *Aulacia moseyko* Romantsov sp. n., самец, голотип; B, D – *Aulacioides spiridonovi* Romantsov sp. n., самец, голотип; C – *A. longicostata* Romantsov sp. n., самец, голотип; F – *Colaspoides pangrangensis* Romantsov sp. n., самец, голотип. Масштаб 0.5 мм.

блестящие, умеренно выпуклые, без четких вдавлений или бороздок, ограничивающих их от поверхности фронтоклипеуса. Дистальный край фронтоклипеуса слегка арковидно выемчатый посередине. Глаза выпуклые, большие, овальные (примерно в 1.5 раза длиннее ширины), без выемки на их внутреннем крае. Лоб между глазами умеренно широкий, в 2.18 раза уже ширины головы с глазами. Нижнечелюстные щупики умеренно длинные, их вершинный членик слегка расширен и уплощен, с треугольной вершиной. Усики в 1.44 раза короче длины тела, покрыты редкими щетинками, членики, начиная с 6-го, также опушены, немного сжаты с боков и слегка расширяются от основания до вершины. Соотношение размеров члеников: длина — 10 : 5 : 9 : 11 : 14 : 13 : 13 : 13 : 13 : 12 : 14, ширина — 5 : 3 : 3 : 3 : 3.5 : 4 : 4 : 4 : 4 : 4 : 5.

Переднеспинка в 1.62 раза шире своей длины, наиболее широкая на границе базальной трети, более или менее равномерно покрыта умеренно крупной и довольно густой пунктировкой, промежутки между точками неравномерные (их ширина соответствует 1–2.5 диаметра точек). Бока переднеспинки округлены, боковое окаймление равномерно умеренно широкое по всей длине, примерно в 2.5 раза уже длины второго членика усиков. Наружные края бокового окаймления отогнуты кверху в виде узкого канта, который соединяется впереди с окаймлением переднего края. Передние щетинконосные поры находятся на окаймлении переднего края прямо под острыми передними углами переднеспинки. Нотостернальные швы соединяются с окаймлением переднего края переднегруди на значительном расстоянии от переднего угла переднеспинки (гипомеры широко соединены с передним краем переднегруди). Передний край боковых ветвей переднегруди равномерно слабо-выпуклый. Гипомеры с довольно крупными точками в их передней части и вдоль боковых наружных краев. Межтазиковый отросток переднегруди трапиевидный, умеренно широкий, в передней части не уже передних тазиков, пунктирован. Передний край переднегруди равномерно отогнут вниз, не в виде язычка. Задние углы переднеспинки почти прямые, немного больше 90°, задние щетинконосные поры расположены на них. Отросток среднегруди пятиугольный, узкий, заметно уже средних тазиков, покрыт точками, морщинками и густыми торчащими волосками; остальная часть среднегруди и заднегрудь гладкие и блестящие, местами с редкими точками и отдельными мелкими волосками; заднегрудь сравнительно длинная, заметно длиннее отростка среднегруди. Брюшко блестящее, покрыто редкими точками (густыми только в основании 1-го вентрита) и отдельными мелкими волосками. Вид снизу как на рис. 10С.

Щиток треугольный с острой вершиной, блестящий, с редкими микроскопическими точками.

Надкрылья в 1.47 раза длиннее их общей ширины и в 2.94 раза длиннее переднеспинки; сильно выпуклые и слегка сжатые с боков, так что боковой край надкрылий при осмотре сверху виден только за плечами. Пунктировка очень густая и крупная, незначительно крупнее, чем на переднеспинке, по большей части спутанная, только на вершинах частично собрана в неправильные ряды. Плечевые бугорки хорошо развиты, слегка выдаются за общий контур тела. Базальная выпуклость не развита. Межточечные промежутки выпуклые и блестящие, на боках соединяются в поперечные гребни, промежутки между почти правильными точечными рядами на вершинах продольно выпуклые. Эпиплевры блестящие, не пунктированные, отделены от надкрылий по всей длине четким бортиком и узко окаймлены.

Ноги длинные со слегка утолщенными бедрами; передние бедра с маленьким зубчиком, остальные бедра не вооружены. Все голени слегка расширяются к вершине с низкими, слабо выраженными продольными киями; передние голени без вырезок; верхняя сторона передних и средних голеней в апикальной части между наружным и внутренним краями углублена; средние голени со слабо выраженной, неглубокой вырезкой перед вершинами. Первый членик средних и особенно передних лапок расширен, с очень слабо закругленными боковыми сторонами. Первый членик передних лапок в 1.33 раза длиннее ширины, примерно в 1.2 раза уже третьего членика; первый членик средних лапок в 1.8 раза длиннее ширины, примерно в 1.4 раза уже третьего.

Брюшко без вторичнополовых образований, пятый вентрит с очень слабо вогнутой, почти прямой апикальной стороной; его боковые стороны не зазубрены. Пигидий без перегиба, без вершинной площадки или продольного ребрышка, с хорошо развитой неглубокой срединной бороздкой, сильно расширяющейся в основании. Дно этой бороздки покрыто мелкой микроскульптурой. Края срединной бороздки хорошо очерчены, почти по всей длине имеют вид бортиков с отвесными краями, кроме апикальной части, где они более сглаженные.

Эдеагус (рис. 17J–17L) довольно узкий, в 5.8 раза длиннее ширины. В профиль вершина эдеагуса слегка отогнута кверху. Нижняя сторона эдеагуса с глубоким сравнительно узким продольным вдавлением по всей длине его склеротизованной части. Длина эдеагуса 2.5 мм, ширина 0.43 мм.

Длина тела 4.6 мм, ширина 2.35 мм.

Изменчивость. Паратипы окраской тела похожи на голотип, но у некоторых усики сильнее затемнены: у одного самца постепенно, начиная с

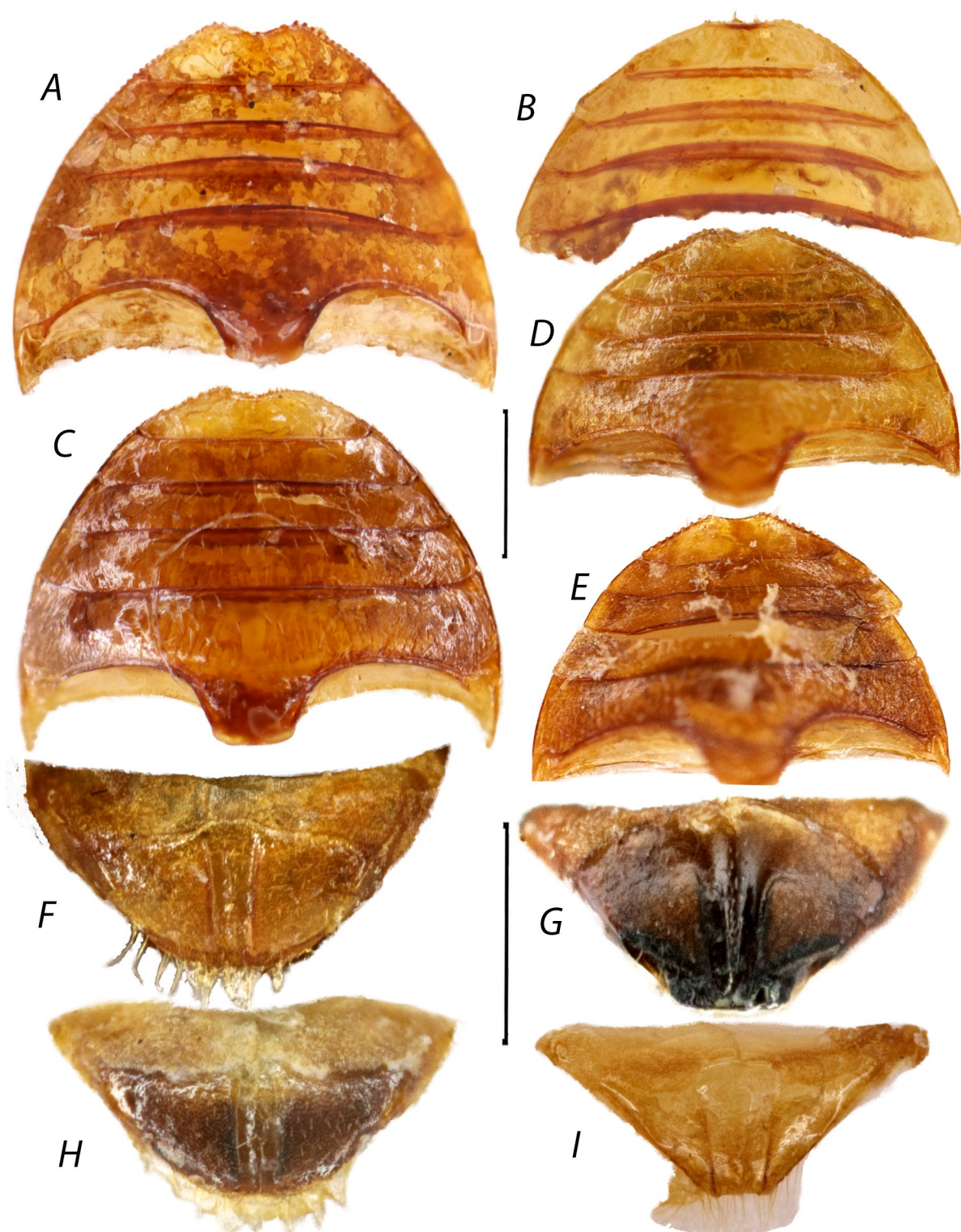


Рис. 12. *Aulacia*, *Aulacioides*, детали строения (A–E – брюшко, F–I – пигидий): A – *Aulacia bipustulata* Baly 1867; B – *A. guskovae* Romantsov sp. n., самка, паратип; C – *A. ornata* Jacoby 1894, паралектотип; D – *Aulacioides laeta* (L. Medvedev 2004), самец; E, I – *A. spiridonovi* Romantsov sp. n., самец, голотип; F – *Aulacia limbipennis* Romantsov sp. n., самец, голотип; G – *A. longicostata* Romantsov sp. n., самка, паратип; H – *A. moseykoi* Romantsov sp. n., самец, голотип. Масштаб 0.5 мм.

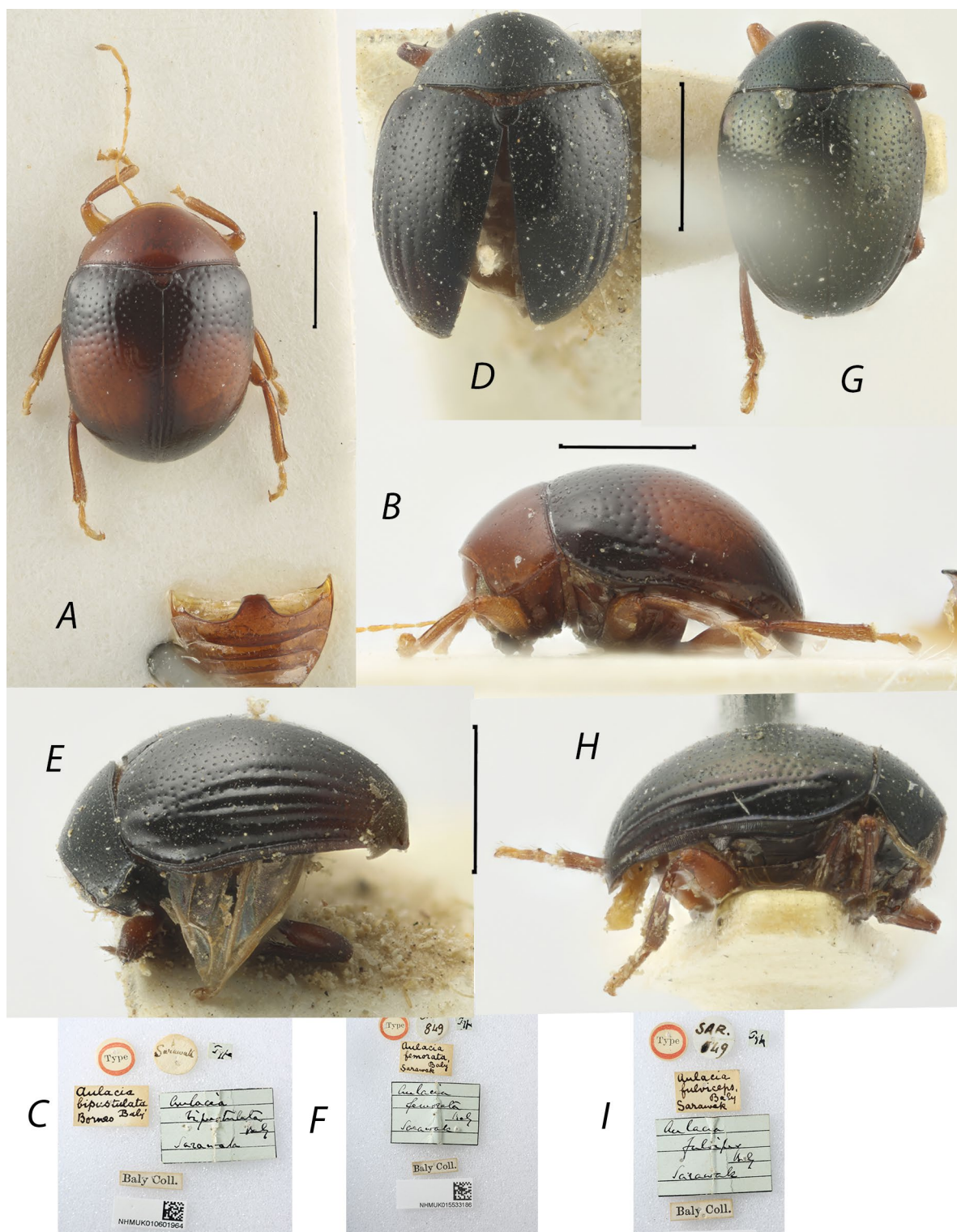


Рис. 13. *Aulacia*, внешний вид голотипов (все самки) и их этикетки из NHM (A, D, G – вид сверху, B, E, H – вид сбоку; C, F, I – этикетки): A–C – *A. bipustulata* Baly 1867; D–F – *A. femorata* Baly 1867; G–I – *A. fulvipes* Baly 1867. Масштаб 1.0 мм.

шестого членика; у самки, начиная с четвертого членика, а последние пять члеников выглядят почти черными. Длина тела самцов 4.6–4.9 мм, самки 4.9 мм.

Половой диморфизм. Самка похожа на самцов, но срединная бороздка пигидия у нее более узкая, чем у самцов, пятый вентрит почти как у самцов. Сперматека (рис. 18M) крючковидно изогнута, длина ее склеротизованной части 0.5 мм.

Дифференциальный диагноз. Обладая пунктированными гипомерами переднегруди, этот вид должен принадлежать к предложенной Медведевым (2004, 2010) группе 1. Из материковых видов этой группы эдеагусом с вытянутой острой вершиной и узким продольным вдавлением на нижней стороне он сходен с гималайским *Colaspoides fulvimana* Jacoby 1908, но отличается светлыми нижней стороной тела, усиками и ногами; а также последним вентритом брюшка без поперечного вдавления с очень слабо вогнутой почти прямой апикальной стороной. Формой эдеагуса он похож на вид *C. gorbunovi* L. Medvedev 2010 из предложенной Медведевым (2010) группы 3 и на вид *C. shuteae* L. Medvedev 2010 из группы 7. Первый из них отличается от *C. pangrangensis* Romantsov sp. n. наличием крупного зубца на передних бедрах; *C. shuteae* отличается от нового вида черными усиками с желтыми с пятого по седьмой базальными члениками; также от них обоих новый вид легко отличается пунктированными гипомерами. От других представителей рода с острова Ява *C. pangrangensis* Romantsov sp. n. отличается пунктированными гипомерами переднегруди, нотостермальными швами, которые соединяются с окаймлением переднего края переднегруди на значительном расстоянии от переднего угла переднеспинки, а также формой эдеагуса и сперматеки.

Этимология. Название вида образовано от вулкана Пангранго, в горных лесах на склонах которого собран типовой материал.

Определительная таблица видов рода *Colaspoides* с острова Ява

1 (2) Крупнее (около 7.4 мм). Все бедра с зубцами: короткими на передних и средних, крупными на задних бедрах (у самцов этот зубец крупный, широкий, с пучком длинных волосков на наружной стороне, с вершиной, вытянутой в шипообразный отросток). Нотостерральные швы почти подходят к передним углам переднегруди. Пунктировка переднеспинки мелкая, рассеянная. Пунктировка надкрылий сгруппирована в неясные ряды, более четкие возле шва. Межточечные промежутки между боковыми, а также околовыми (вблизи вершин) рядами выпуклые. Верхняя сторона тела коричневая с сильным металлическим оттенком от медного до золотисто-зеленого цвета, боковые

края переднеспинки, а также шов и бока надкрылий с ярко-зеленой окантовкой (рис. 10E). Иногда этот металлический оттенок полностью маскирует основной фон. Ноги желтые. Низ тела коричневый с металлическим блеском. Эдеагус как на рис. 17M–17O; сперматека как на рис. 18N.

..... *Colaspoides varians* Baly 1867

2 (1) Мельче (около 4–5 мм). Бедра без зубцов или с очень слабыми зубцами на передних бедрах. Пунктировка переднеспинки более густая.

3 (4) Пунктировка надкрылий спереди во внутренней половине вдоль шва и позади середины полностью стерта, так что их поверхность кажется зеркально блестящей; заметная, местами морщинистая пунктировка сохранилась только в базальной трети в виде треугольной сужающейся назад области (рис. 10A–10B). Все бедра без зубцов. Верхняя сторона черно-бронзовая или ярко-медная. Основание усиков и верхняя губа желтые, ноги темно-коричневые. Низ тела черный. Эдеагус перед вершиной расширен, вершина треугольная со слегка притупленным, не обособленным кончиком; в профиль слабо изогнут (рис. 17P–17R). Длина тела 4.0–4.5 мм.

..... *Colaspoides javana* Weise 1924

4 (3) Пунктировка надкрылий густая и глубокая, четкая до самых вершин, на большей части диска она полностью спутанная и только на апикальном склоне видны короткие точечные ряды.

5 (6) Верхняя и нижняя сторона полностью металлически зеленые (рис. 9A), ноги черные, усики с желтыми четырьмя базальными члениками, начиная с пятого членика затемненные. Все бедра без зубцов. Нотостерральные швы почти подходят к передним углам переднегруди. Эдеагус узкий, в профиль слабо изогнут, его вершина с острым кончиком (рис. 17G–17I). Край 5-го вентрита зазубрен. Длина тела 4.4 мм.

..... *Colaspoides flimonovi* Romantsov sp. n.

6 (5) Передние бедра с небольшим зубчиком. Верхняя сторона тела темно-коричневая или коричневая с выраженным в разной степени металлическим оттенком. Усики коричневые со слегка затемненными вершинными члениками. Низ тела коричневый, местами затемненный. Ноги светло-коричневые. Эдеагус более широкий, в профиль сильнее изогнут. Край апикальных вентритов не зазубрен.

7 (8) Гипомеры с четкими точками в их передней части и вдоль верхней стороны. Нотостерральные швы соединяются с окаймлением переднего края переднегруди на значительном расстоянии от переднего угла переднеспинки. Вершина эдеагуса широко треугольная, с обособленным очень острым длинным кончиком (рис. 17J–17L). Усики

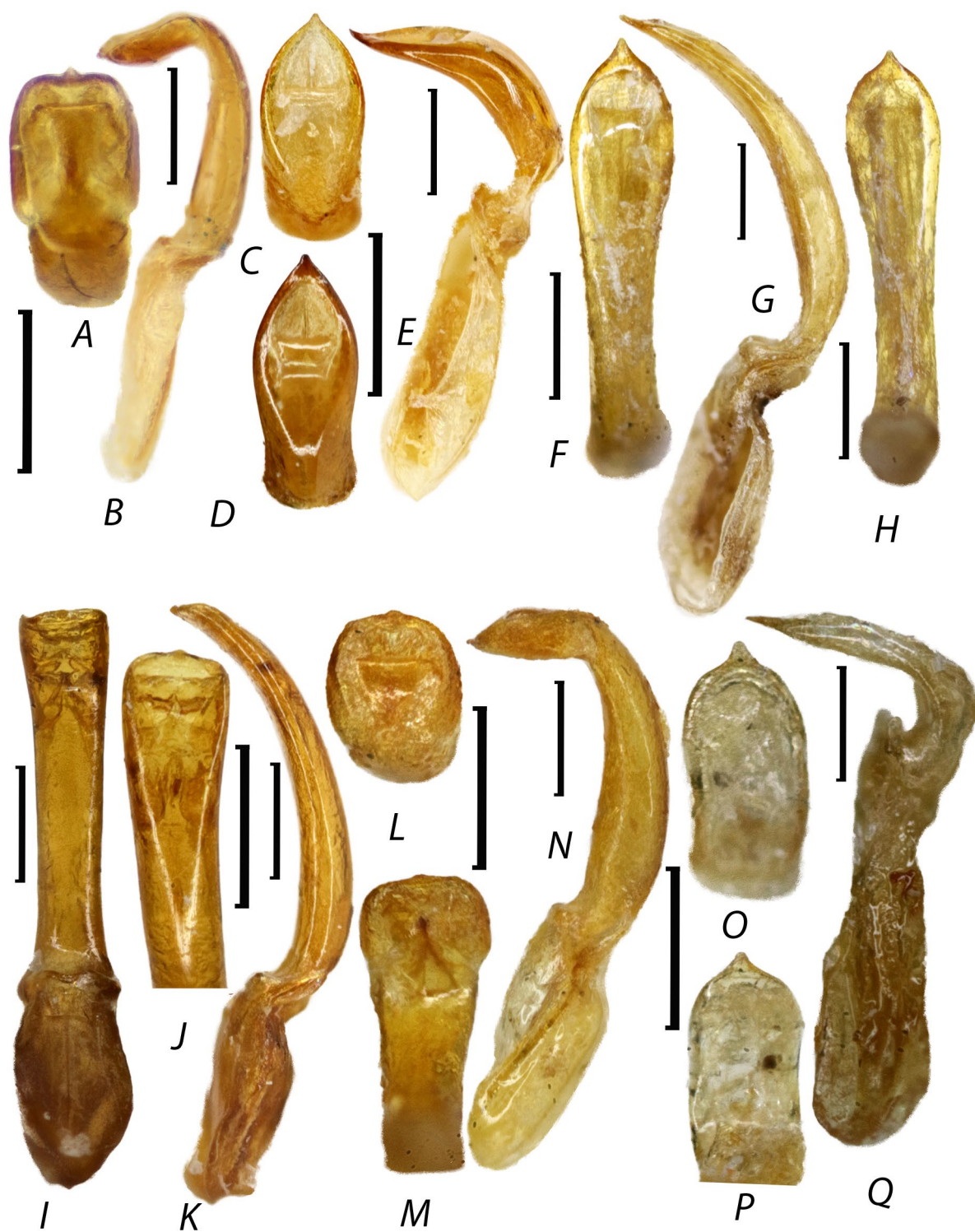


Рис. 14. *Aulacia*, эдеагусы (A, C, D, F, J, L, O – вид сверху; B, E, G, K, N, Q – вид сбоку; H, I, M, P – вид снизу): A–B – *A. bicoloricollis* (L. Medvedev et Romantsov 2014), голотип; C–E – *A. brunnea* Jacoby 1894 (C – экземпляр с Пенанга; D–E – экземпляр с Суматры); F–H – *A. cechovskyi* L. Medvedev 2016; I–K – *A. femorata* Baly 1867 (экземпляр из Сандакана); L–N – *A. fulvipes* Baly 1867 (экземпляр из Пенсидангана), O–Q – *A. guskovae* Romantsov sp. n., самец, голотип. Масштаб 0.25 мм.



Рис. 15. *Aulacia*, *Colaspoides*, эдеагусы (A, E, I, L, N, R, S – вид сверху; B, D, F, J, M, P, T – вид сбоку; C, G, H, K, O – вид снизу): A–B – *Colaspoides parvula* Baly 1867, голотип; C–D – *Aulacia fulva* L. Medvedev 2004, голотип; E–G – *A. longicostata* Romantsov sp. n., голотип; H–J – *A. minua* (L. Medvedev 1995); K–M – *A. montana* Takizawa 2017; N–P – *A. nigella* (Weise 1922), синтип; Q–R – *Aulacia* sp. (экземпляр из Лузона); S–T – *Aulacia* sp. (экземпляр из Сингапура). Масштаб 0.25 мм.



Рис. 16. *Aulacia* (группа видов *cyaneipennis*), *Aulacioides*, эдеагусы (A, D, G, J, M – вид сверху; B, E, I, K, N – вид сбоку; C, F, H, L, O – вид снизу): A–C – *Aulacia cyaneipennis* (L. Medvedev 2010); D–F – *A. limbipennis* Romantsov sp. n., голотип; G–I – *A. moseykoi* Romantsov sp. n., голотип; J–L – *Aulacioides laeta* (L. Medvedev 2004); M–O – *A. spiridonovi* Romantsov sp. n., голотип. Масштаб 0.25 мм.



Рис. 17. *Colaspoides*, эдеагусы (A, D, G, J, N, P, Q – вид сверху; C, F, H, L, O, R – вид сбоку; B, E, I, K, M – вид снизу): A–C – *C. fuscoaenea* Baly 1867 (экземпляр с Борнео); D–F – *C. fuscoenoides* Romantsov sp. n., голотип; G–I – *C. flimonovi* Romantsov sp. n., голотип; J–L – *C. pangrangensis* Romantsov sp. n., голотип; M–O – *C. varians* Baly 1867; P–R – *C. javana* Weise 1924, голотип. Масштаб 0.25 мм.



Рис. 18. *Aulacia*, *Aulacioides*, *Colaspoides*, сперматеки: *A* – *Aulacia bicoloricollis* (L. Medvedev et Romantsov 2014), паратип; *B* – *A. cechovskyi* L. Medvedev 2016, паратип; *C* – *A. brunnea* Jacoby 1894 (экземпляр с Фразерс Хилл); *D* – *A. fulvipes* Baly 1867 (экземпляр из Пенсиангана); *E–F* – *A. longicostata* Romantsov sp. n., паратип из Трус Мади; *G* – *A. montana* Takizawa 2017; *H* – *A. moseyko* Romantsov sp. n., паратип; *I* – *Aulacioides laeta* (L. Medvedev 2004) (экземпляр из Танах Рата); *J–K* – *Colaspoides fuscoaenoides* Romantsov sp. n., паратип; *L* – *C. fuscoaenea* Baly 1867 (экземпляр с Борнео); *M* – *C. pangrangensis* Romantsov sp. n., паратип; *N* – *C. varians* Baly 1867. Масштаб 0.25 мм.

светло-коричневые, вершины четырех апикальных члеников затемнены. Голова и переднеспинка золотисто-зеленые, бока переднеспинки с узким, несколько более ярким окаймлением. Надкрылья темно-коричневые с сильным металлически-зеленым оттенком, почти скрывающим основной фон (рис. 10D). Длина тела 4.6–4.9 мм.

.....*Colaspoides pangrangensis* Romantsov sp. n.

8 (7) Гипомеры гладкие. Нотостернальные швы почти подходят к передним углам переднегруди. Вершина эдеагуса широко усеченная с маленьким зубчиком посередине (рис. 17D–17F). Верхняя сторона тела коричневая с очень слабым металлическим оттенком, едва заметным только на переднеспинке и боках надкрылий (рис. 9C). Длина тела 3.6–5.0 мм.

.....*Colaspoides fuscoenoides* Romantsov sp. n.

Colaspoides alexei Romantsov nom. n.

Д и ф ф е р е н ц и а л ь н ы й д и а г н о з. *Colasposoma aeneoviride* Clark 1865 был дважды синонимизирован с *Colaspoides cuprea* Baly 1867: сначала Джекоби (Jacoby, 1895), а затем Медведевым (L. Medvedev, 2004), которые оба выбрали младший синоним в качестве названия вида. Соответственно *Colaspoides aeneoviridis* Romantsov, Moseyko 2023 является младшим гомонимом. Здесь я предлагаю для него замещающее название *Colaspoides alexei* Romantsov nom. n., которое посвящено его второму автору — Алексею Мосейко.

П р и м е ч а н и е. Это исправление удалось сделать благодаря любезности К. Райда, который обратил мое внимание на допущенную нами ранее оплошность.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В заключение надо отметить, что приведенные выше определительные таблицы должны рассматриваться только как предварительные. Я полагаю, что приведенные в этой статье виды составляют лишь небольшую часть фауны этих родов территории Малайзии и Индонезии и в перспективе отсюда следует ожидать множества новых открытий и описаний новых видов. В моем распоряжении есть несколько экземпляров, которые невозможно отнести ни к одному из указанных в этой статье видов и которые, скорее всего, являются новыми для науки, но не могут быть в настоящий момент описаны, так как материала недостаточно. Дальнейшего и более тщательного изучения требует группа видов *diversa* рода *Aulacia*, а также *C. parvula* и сходные с ним виды.

Отдельно следует подчеркнуть, что в связи с таксономической близостью родов *Aulacia* и *Colaspoides* при описании новых таксонов в любом из

этих родов необходимо изучение видов, описанных в обоих родах.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарен А.Г. Мосейко (ЗИН РАН, С.-Петербург) за возможность работать с коллекцией Зоологического института и большую помощь в этой работе, предоставленный мне для изучения материал по роду *Aulacia*, полученный им из Смитсоновского института, и разрешение опубликовать фотографии нескольких типовых экземпляров *Colaspoides* и их эдеагусов, изготовленных им в нескольких музеях. Я благодарен К. Матсумото и М. Гейзеру (Лондон, Великобритания), сделавшим и предоставившим мне фотографии нескольких типовых экземпляров *Aulacia*. Автор сердечно благодарен также Л.Н. Медведеву (ИПЭЭ РАН, Москва) за предоставленный для изучения материал по роду *Aulacia* и полезные советы. Автор также выражает искреннюю благодарность Р.В. Филимонову (С.-Петербург), который предоставил мне собранный им в Индонезии материал, и Д.В. Спиридонову (С.-Петербург), который был моим компаньоном в экспедициях в Малайзию в 2013–2014 годах. Автор также благодарит К. Райда (The Australian Museum, Сидней, Австралия), который обратил мое внимание на невалидность названия *Colaspoides aeneoviridis* Romantsov, Moseyko 2023, что дало возможность исправить это в данной работе.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Все исследования и обработку данных автор проводил за счет собственных средств. Никаких 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. Соответствие исследования международным этическим стандартам подтверждено Комиссией (Межрегиональная общественная организация Русское энтомологическое общество) РАН по биоэтике (выписка из протокола заседания Комиссии — Заключение № 1, от 5 июля 2024 г.).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Романцов П.В., Мосейко А.Г., 2023. К систематике жуков-листоедов рода *Colaspoides*
Laporte, 1833 (Coleoptera, Chrysomelidae: Eumolpinae) с полуострова Малакка и с Больших Зондских

- островов // Энтомологическое обозрение. Т. 102. № 1. С. 153–180.
<https://doi.org/10.31857/S0367144523010094>
- Baly J.S., 1867. Phytophaga Malayana; a revision of the phytophagous beetles of the Malay Archipelago, with descriptions of the new species collected by Mr. A.R. Wallace. Transactions of the Entomological Society of London. V. 3. № 4. P. 1–300.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1866>
- Bryant G.E., 1937. Notes on synonymy in the Phytophaga (Coleoptera) // Annals and Magazine of Natural History. V. 20. № 115. P. 97–101.
<https://doi.org/10.1080/00222933708655320>
- Jacoby M., 1894. Descriptions of new genera and species of Phytophagous Coleoptera // Novitates Zoologicae. V. 1. P. 267–483.
- Jacoby M., 1895. Descriptions of the new genera and species of Phytophagous Coleoptera: Obtained by Mr. Andrewes in India // Annales de la Société entomologique de Belgique. V. 20. P. 252–288.
- Jacoby M., 1896. Descriptions of the new genera and species of phytophagous Coleoptera obtained by Dr. Modigliani in Sumatra // Annali del Museo Civico di Storia Naturale di Genova. Serie 2. V. 16. № 36. P. 377–501.
- Jacoby M., 1899. Descriptions of the new species of phytophagous Coleoptera obtained by Dr. Dohrn in Sumatra // Stettiner Entomologische Zeitung. V. 60. P. 259–313.
- Kimoto S., Gressitt J., 1982. Chrysomelidae of Thailand, Cambodia, Laos and Vietnam. III. Eumolpinae. Esakia. № 18. P. 1–141.
- Kimoto S., 1985. Check-list of Chrysomelidae of South East Asia, South of Thailand and West of Irian-Jaya of Indonesia, IV. Eumolpinae, 2 // Kurume University Journal. V. 34. № 2. P. 153–177.
- Medvedev L.N., 1995. New Chrysomelidae (Coleoptera) from the Philippines // Entomologica Basiliensia. V. 18. P. 467–477.
- Medvedev L.N., 2004. Revision of the genus *Colaspoides* Laporte (Chrysomelidae, Eumolpinae) from continental Asia // Russian Entomological Journal. V. 12. № 3. P. 257–297.
- Medvedev L.N., 2004a. Contribution to the knowledge of the genus *Aulacia* Baly, 1867 (Coleoptera, Chrysomelidae, Eumolpinae) // Annali del Museo Civico di Storia Naturale “Giacomo Doria”. 96. P. 429–438.
- Medvedev L.N., 2006. A revision of the genus *Colaspoides* Laporte, 1833 (Chrysomelidae, Eumolpinae) from the Philippines // Entomologica Basiliensia et Collections Frey. V. 28. P. 335–351.
- Medvedev L.N., 2010. Revision of the genus *Colaspoides* Laporte, 1833 (Chrysomelidae, Eumolpinae) from Borneo // Entomologica Basiliensia et Collections Frey. V. 32. P. 227–258.
- Medvedev L.N., 2008. New species of Chrysomelidae (Coleoptera) from Sulawesi // Entomologica Basiliensia. V. 30. P. 243–261.
- Medvedev L.N., 2016. New and poorly known Oriental Chrysomelidae (Insecta: Coleoptera) in the collection of the Naturkundemuseum Erfurt // Vernate. V. 35. P. 347–365.
- Medvedev L.N., Romantsov P.V., 2014. New and poorly known Chrysomelidae (Coleoptera) from Borneo. Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde A, Neue Serie. P. 235–251.
- Medvedev L.N., Takizawa H., 2011. Leaf beetles of the subfamily Eumolpinae (Coleoptera; Chrysomelidae) from Bali, Indonesia // Serangga. V. 16. № 1. P. 7–27.
- Mohamedsaid M.S., 2004. Catalogue of the Malaysian Chrysomelidae (Insecta: Coleoptera). Pensoft Series Faunistica. V. 36. Sofia: Pensoft Publishers. P. 1–239.
- Takizawa H., 2017. Leaf beetles of Mt. Kinabalu, Sabah, Malaysia (Coleoptera: Chrysomelidae) // Japanese Journal of Systematic Entomology. V. 23. № 2. P. 195–233.
- Weise J., 1922. Chrysomeliden der Philippinen: III. The Philippine Journal of Science. V. 21. № 5. P. 423–490.

ON TWO CLOSELY RELATED LEAF BEETLE GENERA
AULACIA BALY 1867 AND *COLASPOIDES* LAPORTE 1833 FROM
INDONESIA, MALAYSIA AND THE PHILIPPINES,
WITH THE DESCRIPTION OF THE NEW GENUS *AULACIOIDES*
GEN. N. (COLEOPTERA, CHRYSOMELIDAE, EUMOLPINAE)

P. V. Romantsov*

Russian Entomological Society. Krasnoutilovskaya Street 105-9, St. Petersburg, 196240 Russia

*e-mail: pawelr@mail.ru

A new genus of leaf beetles, *Aulacioides* gen. n., and a new species, *Aulacioides spiridonovi* sp. n., are described. *Aulacia laeta* L. Medvedev 2004 is transferred to *Aulacioides*, comb. n., also being the type species of the new genus. Four new species of *Aulacia* Baly are described: *A. guskovae* sp. n., *A. limbipennis* sp. n., *A. longicostata* sp. n. and *A. moseykoi* sp. n. Three new species of the genus *Colaspoides* Laporte are described from Java, Indonesia: *C. filimonovi* sp. n., *C. fuscoenoides* sp. n. and *C. pangrangensis* sp. n. Three further species of *Colaspoides* are transferred to *Aulacia*: *A. bicoloricollis* (L. Medvedev et Romantsov 2014), *A. cyaneipennis* (L. Medvedev 2004) and *A. minuta* (L. Medvedev 2006), all comb. n. New identification keys are compiled to almost all species of *Aulacia*, to both species of *Aulacioides* gen. n., and to all known members of *Colaspoides* from Java. The following new species groups showing similar characters are proposed: the *femorata* group from Borneo for the species with a narrow frons and a keel on the pygidium, this group including *A. femorata* Baly 1867, *A. fulviceps* Baly 1867 and *A. longicostata* sp. n.; the *cyaneipennis* group, again from Borneo, for the species with a wide frons and a wide lateral border of the elytra, the aedeagus being truncated at the apex and bearing a tooth in the middle, and the pygidium showing no keel; this group includes *A. cyaneipennis*, *A. limbipennis* sp. and *A. moseykoi* sp. n. The *diversa* group is proposed, and its taxonomic status discussed, to incorporate three poorly studied and similar species of *Aulacia*: *A. diversa* Baly 1867, *A. flavifrons* Jacoby 1896 and *A. fulvicollis* Jacoby 1899, all from Malacca and Sumatra and all sharing a completely or partially black body upperside and several carinae on the sides of the elytra in females. *Aulacia brunnea* Jacoby 1894 is recorded from Sumatra for the first time. Photographs both of the adult habitus in dorsal view and the genitals are provided for almost all of the above closely related species. A new name, *Colaspoides alexei* nom. n., is proposed to replace *Colaspoides aeneoviridis* Romantsov et Moseyko 2023, a junior homonym of *Colasposoma aeneoviride* Clark 1865, the latter species subsequently synonymized with *Colaspoides cuprea* Baly 1867.

Keywords: taxonomy, species groups, new species, new combination, new name, key, iconography

УДК 591.16:597.8

ЛИЧИНОЧНОЕ РАЗВИТИЕ ДВУХ СИНТОПИЧЕСКИХ ВИДОВ АМФИБИЙ (*BOMBINA ORIENTALIS*, ANURA, BOMBINATORIDAE И *DRYOPHYTES JAPONICUS*, ANURA, NYLIDAE) ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА ПРИ РАЗДЕЛЬНОМ И СОВМЕСТНОМ ОБИТАНИИ (ПО РЕЗУЛЬТАТАМ ЛАБОРАТОРНЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ)

© 2024 г. А. А. Кидов^{a,*}, Р. А. Иволга^a, Е. Д. Кописки^a, Ю. Е. Шахина^a, Д. А. Мальнов^a, Т. Э. Кондратова^a

^aРоссийский государственный аграрный университет — МСХА имени К.А. Тимирязева, ул. Тимирязевская, 49, Москва, 127550 Россия

*e-mail: kidov_a@mail.ru

Поступила в редакцию 22.12.2023 г.

После доработки 04.04.2024 г.

Принята к публикации 24.04.2024 г.

Конкуренция оказывает значительное воздействие на динамику популяций и структуру сообществ. Традиционно считается, что личинки дальневосточной квакши (*Dryophytes japonicus*) угнетают личинок дальневосточной жерлянки (*Bombina orientalis*) при совместном обитании. Исследование посвящено изучению влияния этих видов на развитие друг друга в экспериментальных условиях. Личинок выращивали до начала метаморфоза в трех вариантах: при одиночном содержании, содержании совместно с конспецификами при разной плотности посадки, а также при совместном содержании особей двух видов. При содержании поодиночке личинки *B. orientalis* имели более высокую выживаемость, чем *D. japonicus*, а также меньшую длительность развития до метаморфоза и большую длину тела при выходе на сушу. С увеличением длительности личиночного развития размеры молоди квакш увеличивались. При выращивании личинок каждого вида при разной плотности посадки различий в выживаемости выявлено не было. Длительность личиночного развития достоверно различалась в разных экспериментальных группах. У обоих видов продолжительность развития коррелировала с начальной плотностью посадки на единицу объема воды и на площадь дна. При увеличении плотности личинок их длина и масса уменьшались. Площадь дна оказывала большее влияние на длительность личиночного развития, длину и массу тела молоди *B. orientalis*, чем объем воды. Согласно результатам регрессионного анализа, при увеличении начальной плотности посадки *B. orientalis* на 100 экз. на 1 м² дна средняя длительность личиночного развития увеличивалась на 4.7 сут, длина тела в среднем уменьшалась на 0.83 мм, а масса в среднем уменьшалась на 0.06 г. На те же показатели личиночного развития *D. japonicus* объем воды оказывал большее влияние. При увеличении начальной плотности посадки на 1 экз. на 1 л воды средняя длительность личиночного развития *D. japonicus* увеличивалась на 11.7 сут, длина тела в среднем уменьшалась на 0.37 мм, а масса в среднем уменьшалась на 0.07 г. При совместном выращивании личинок двух видов с увеличением доли одного из них не наблюдалось негативного воздействия на выживаемость, развитие и рост другого вида. Напротив, с увеличением числа конспецификов в контейнере за счет уменьшения количества особей другого вида происходило угнетение развития и роста личинок первого вида. Таким образом, в лабораторных условиях нами не отмечено заметной межвидовой конкуренции между личинками *B. orientalis* и *D. japonicus*. Авторы предполагают, что успешное сосуществование этих двух видов связано с выраженной внутривидовой конкуренцией у каждого из них, что ранее отмечалось и для других таксонов животных.

Ключевые слова: бесхвостые амфибии, плотность, конкуренция, выживаемость

DOI: 10.31857/S0044513424060052, **EDN:** uisgac

Конкуренция считается одной из наиболее важных антагонистических форм взаимоотношений, поскольку оказывает значительное воздействие на динамику популяций и структуру сообществ (Connell, 1961). Многочисленные исследования на земноводных показали, что отдельные особи, популяции, а также экологически сходные виды, нуждающиеся в одних и тех же ресурсах, борются за доступ к ним, что может влиять на таксономический состав биоценоза (Wilbur, Alford, 1985; Morin, 1987; Griffiths et al., 1991; Faragher, Jaeger, 1998; Stein et al., 2017), выбор места для размножения (Buxton, Sperry, 2017), успешность эмбрионального и личиночного развития (Wilbur, 1987; Woodward, 1987; Altwegg, 2003; Дмитриева, 2007). Считается, что конкуренция у амфибий наиболее выражена на личиночных стадиях, так как в этой фазе численность видов с двухфазным жизненным циклом значительно выше, чем у животных после метаморфоза (Heyer et al., 1994). Многократно было продемонстрировано (Wilbur, 1977; Dash, Hota, 1980; Berven, Chadra, 1988; Murray, 1990; Tejedo, Reques, 1992; Martínez et al., 1996; Munguia-Fragozo et al., 2015; Godome et al., 2018; Diep et al., 2022), как с повышением плотности особей одного вида увеличивается их элиминация, замедляется соматический рост и увеличивается или, наоборот, уменьшается продолжительность стадий личиночного развития. Зачастую личинки сразу нескольких видов земноводных развиваются в водоемах при повышенной плотности и имеют сходный спектр питания (Пястолова, Тархнишвили, 1989; Кузьмин, 1992), что способствует возникновению межвидовой конкуренции (Wilbur, 1980; Gazzola, Buskirk, 2015).

Личинки дальневосточной жерлянки (*Bombina orientalis* (Boulenger 1890)) и дальневосточной квакши (*Dryophytes japonicus* (Günther 1859)) в местах совпадения ареалов развиваются в одних и тех же водоемах (Белова, 1972, 1973; Белова, Костенко, 1972; Коротков, 1975, 1979; Ляпков, Северцов, 1981; Кузьмин, 2012), обладая при этом сходными фенологией развития и питанием (Филипчук, 1992, 1993). При этом существуют наблюдения (Ляпков, Северцов, 1981), что личинки *D. japonicus* угнетают *B. orientalis*, влияя на длительность их развития и выживаемость. Эти сведения многократно цитировались в литературе (Кузьмин, 1999, 2012; Кузьмин, Маслова, 2005) как наглядный пример межвидовой конкуренции у синтопических амфибий на ранних этапах онтогенеза. Однако, по данным других исследователей (Филипчук, 1993), в большинстве известных случаев совместного обитания этих видов (например, на юге Приморского края) личиночное развитие *B. orientalis* и *D. japonicus* отмечается в эфемерных водоемах при высокой плотности на всех стадиях и, по-видимому, не отражается на численности молоди, доживающей

до метаморфоза. Эти наблюдения показывают, что в случае с дальневосточной жерлянкой и дальневосточной квакшей не происходит элиминации одного из видов при совпадении экологических ниш, как это подразумевает принцип конкурентного исключения (закон Гаузе) (Hardin, 1960). Исключения из данного правила многочисленны, и были продемонстрированы не только на примере “парадокса планктона” (Hutchinson, 1961). Например, с помощью математических моделей было показано, что в случае пространственно-неоднородного распределения особей разных видов их успешное сосуществование возможно (Гиричева, Абакумов, 2017; Hening, Nguyen, 2020).

Наличие противоречий в представлении о межвидовой конкуренции личинок *B. orientalis* и *D. japonicus* побудило нас к проведению специальных исследований. Изучение роста и развития молоди предусматривало следующие этапы выращивания: 1) индивидуальное, 2) вместе с конспецификами при различной плотности посадки, 3) совместное содержание особей двух видов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для экспериментов использовали личинок, полученных в феврале и марте 2023 г. от шести пар *B. orientalis* и пяти пар *D. japonicus* лабораторного разведения, которые были предварительно отловлены в местах совместного обитания на юге Приморского края (Закрытое административно-территориальное образование Фокино). Для получения потомства проводили гормональную стимуляцию сурфагоном по многократно апробированному протоколу (Kidov et al., 2014; Кидов и др., 2022; Uteshev et al., 2023). Подмену 2/3 от объема воды на отстоянную того же состава осуществляли ежедневно с момента получения кладок икры до выхода молоди на сушу. После того как личинки переходили на экзогенное питание (25-я стадия по таблице нормального развития Госнера (Gosner, 1960)), их методом случайного отбора в течение суток рассаживали в экспериментальные контейнеры. Корм (полнорационный для рыб (производитель Tetra GmbH, Германия) и ошпаренные крутым кипятком листья шпината) после каждой подмены воды помещали в каждый контейнер в избытке. Остатки корма удаляли при каждой смене воды. Погибших личинок из контейнеров не удаляли, и они служили дополнительным кормом для живых личинок. Длительность светового дня составляла 13 ч (8:00–21:00).

Одинокое выращивание личинок. Личинок ($n = 20$ — для каждого вида) от потомства, полученного в феврале 2023 г., выращивали поодиночке в контейнерах размером $28 \times 19 \times 14$ см,

наполненных 3 л воды. Температура воды изменялась в диапазоне 18–21°C (в среднем 19.2 ± 0.55).

Выращивание личинок каждого вида при различной плотности посадки. Личинок каждого вида от потомства, полученного в феврале 2023 г., выращивали в контейнерах двух размеров: $39 \times 28 \times 14$ см и $39 \times 28 \times 28$ см. Таким образом, площадь дна для всех контейнеров оставалась постоянной (1092 см²), а объем воды изменялся (9 л для 9 и 18 особей, 10 л — для 5 особей, 18 л — для 9, 18 и 36 особей), что при манипуляциях с начальной численностью личинок позволяло создавать при одинаковой плотности особей на определенный объем воды разную плотность на определенную площадь дна, и наоборот. Температурные условия были идентичны условиям в предыдущем эксперименте. Каждую группу выращивали в двукратной повторности.

Совместное выращивание личинок двух видов. Выращивание личинок от потомства, полученного в мае 2023 г., осуществляли в контейнерах размером $39 \times 28 \times 28$ см, наполненных 18 л воды. Начальное число особей в каждом контейнере составляло 54 особи, но отношение числа личинок одного вида к числу личинок другого вида изменялось от 54 *B. orientalis* к 0 *D. japonicus* до 0 *B. orientalis* к 54 *D. japonicus* с шагом в 9 особей. Температура воды в период проведения эксперимента колебалась в пределах 20–24°C (в среднем 22.3 ± 0.88). Каждую группу выращивали в двукратной повторности.

Анализ данных. После окончания метаморфоза у молоди измеряли длину тела и массу, оценивали общую выживаемость по группам и длительность личиночного развития, за которую принимали отрезок времени от начала экзогенного питания (25-я стадия по Госнеру) до выхода на сушу (46-я стадия по Госнеру) (Gosner, 1960).

Статистическую обработку данных выполняли в программе STATISTICA 10. Рассчитывали среднюю арифметическую и стандартное отклонение ($M \pm SD$), а также размах (min–max) исследуемых признаков. Гипотезы о нормальности и гомогенности распределения выборок проверяли критериями Лиллиефорса и Левена. Статистическую значимость наблюдаемых различий оценивали, используя однофакторный дисперсионный анализ (F) и T-тест Стьюдента (t). Взаимосвязь между длительностью личиночного развития и длиной тела определяли с помощью коэффициента ранговой корреляции Спирмена (r). Для характеристики влияния мультиколлинеарных ($r = 0.89$, $p < 0.05$) факторов (начальная плотность посадки на единицу объема воды и единицу площади дна) на длительность личиночного развития и размерно-весовые показатели молоди использовали регрессионный анализ.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Одиночное выращивание личинок. Личинки *B. orientalis* в сравнении с *D. japonicus* при выращивании без влияния конспецификов характеризовались более высокой выживаемостью (100% против 85%), меньшей продолжительностью личиночного развития ($t = -12.44$, $p < 0.001$) и большей длиной тела ($t = 7.27$, $p < 0.001$) при близкой массе ($t = -1.60$, $p = 0.118$) особей в период прохождения метаморфоза (табл. 1–2). С увеличением длительности личиночного развития размеры молоди жерлянок после окончания метаморфоза статистически значимо не изменялись ($r = 0.38$, $p > 0.05$ — для длины тела, $r = -0.03$, $p > 0.05$ — для массы тела), а у квакш увеличивались ($r = 0.62$, $p < 0.05$ — для длины тела, $r = 0.49$, $p < 0.05$ — для массы тела.).

Выращивание личинок каждого вида при различной плотности посадки. Выживаемость молоди *B. orientalis* и *D. japonicus* после окончания метаморфоза сильно варьировала в разных экспериментальных группах, но статистически значимых различий по этому показателю не было выявлено (для жерлянок $F_{6,6} = 1.041$, $p = 0.472$; для квакш $F_{6,6} = 0.293$, $p = 0.922$).

Длительность личиночного развития достоверно различалась у сеголеток из разных экспериментальных групп (для жерлянок $F_{6,181} = 94.891$, $p < 0.001$; для квакш $F_{6,143} = 15.758$, $p < 0.001$). Как у *B. orientalis*, так и у *D. japonicus* быстрее развивались особи в группах с низкой плотностью посадки, причем продолжительность развития коррелировала с начальной плотностью посадки на единицу объема воды и площади дна как у жерлянок (для объема воды $r = 0.62$, $p < 0.05$; для площади дна $r = 0.66$, $p < 0.05$), так и у квакш (для объема воды $r = 0.60$, $p < 0.05$; для площади дна $r = 0.53$, $p < 0.05$).

Длина тела и масса животных при метаморфозе также статистически значимо различались у молоди жерлянок из разных экспериментальных групп (для длины тела $F_{6,181} = 47.215$, $p < 0.001$; для массы тела $F_{6,181} = 87.821$, $p < 0.001$). Самыми крупными среди жерлянок оказались те, которые выходили на сушу из контейнеров с низкой начальной плотностью посадки, а при увеличении числа головастиков на единицу объема воды и площади дна их длина (для объема воды $r = -0.71$, $p < 0.05$; для площади дна $r = -0.77$, $p < 0.05$) и масса (для объема воды $r = -0.78$, $p < 0.05$; для площади дна $r = -0.82$; $p < 0.05$) уменьшались. При этом длина тела молодых *B. orientalis* достоверно увеличивалась при увеличении длительности личиночного развития только в группе с плотностью посадки 0.5 экз./л и 82.4 экз./м² ($r = 0.54$, $p < 0.05$), а масса — при плотности посадки 2 экз./л и 164.8 экз./м² ($r = 0.54$, $p < 0.05$), а также 1 экз./л и 164.8 экз./м² ($r = 0.45$, $p < 0.05$).

Табл. 1. Показатели развития личинок *Bombina orientalis* при одиночном выращивании и при выращивании с разной плотностью посадки

Плотность посадки		Выживаемость		Длительность личиночного развития, сут		Длина тела при выходе на сушу, мм		Масса тела при выходе на сушу, г	
экз./л	экз./м ²	Колич. особей в конце эксперимента / в начале эксперимента	Доля особей, %	M±SD	min–max	M±SD	min–max	M±SD	min–max
Одиночное выращивание личинок (среднее по 20 повторностям)									
0.33	18.1	20/20	100	35.4±1.54	33–38	15.81±0.595	14.63–17.00	0.40±0.035	0.32–0.46
Выращивание при различной плотности посадки личинок (среднее по двум повторностям)									
0.5	45.8	9/10	90	47.1±4.20	43–52	15.71±0.732	14.34–16.87	0.37±0.043	0.32–0.45
0.5	82.4	15/18	83.3	49.7±2.84	46–55	15.04±0.589	13.96–15.87	0.36±0.044	0.30–0.46
1	82.4	12/18	66.7	49.2±2.18	46–52	14.91±0.864	13.30–16.43	0.32±0.038	0.28–0.39
1	164.8	32/36	88.9	55.3±4.43	48–65	14.46±0.879	12.75–16.22	0.30±0.044	0.21–0.37
2	164.8	33/36	91.7	52.8±4.13	46–65	14.14±0.940	12.26–16.63	0.28±0.052	0.19–0.38
2	329.6	67/72	93.1	57.2±3.82	52–74	13.09±0.700	11.53–14.87	0.21±0.028	0.15–0.29

Табл. 2. Показатели развития личинок *Dryophytes japonicus* при одиночном выращивании и выращивании при различной плотности посадки

Плотность посадки		Выживаемость		Длительность личиночного развития, сут		Длина тела при выходе на сушу, мм		Масса тела при выходе на сушу, г	
экз./л	экз./м ²	Колич. особей в конце эксперимента / в начале эксперимента	Доля особей, %	M±SD	min–max	M±SD	min–max	M±SD	min–max
Одиночное выращивание личинок (среднее по 20 повторностям)									
0.33	18.1	17/20	85.0	42.6±1.97	39–47	14.34±0.622	13.04–15.51	0.44±0.110	0.34–0.75
Выращивание при различной плотности посадки личинок (среднее по двум повторностям)									
0.5	45.8	7/10	70	56.7±5.12	51–67	15.47±1.103	13.85–17.12	0.49±0.081	0.41–0.66
0.5	82.4	13/18	72.2	59.1±6.01	51–67	16.06±1.028	14.87–18.08	0.47±0.055	0.40–0.60
1	82.4	14/18	77.8	68.8±13.99	55–106	15.50±1.065	12.65–17.27	0.39±0.077	0.23–0.58
1	164.8	23/36	63.9	61.3±6.26	53–73	15.27±0.808	13.80–16.72	0.39±0.072	0.25–0.54
2	164.8	24/36	66.7	68.5±10.35	53–93	14.67±0.930	12.54–16.30	0.34±0.047	0.26–0.44
2	329.6	52/72	72.2	71.0±15.04	53–129	14.63±1.020	12.17–16.92	0.34±0.061	0.21–0.47

Размеры молодых особей квакши из разных экспериментальных групп также статистически значимо различались (для длины тела $F_{6, 143} = 7.098$, $p < 0.001$; для массы тела $F_{6, 143} = 11.827$, $p < 0.001$). Длина тела имела отрицательную связь с начальным числом личинок на единицу объема воды (для объема воды $r = -0.17$, $p < 0.05$; для площади дна $r = -0.14$, $p > 0.05$), в то время как масса тела уменьшалась при повышении плотности посадки и в расчете на единицу объема воды ($r = -0.53$, $p < 0.05$), и в расчете на единицу площади дна

($r = -0.46$, $p < 0.05$). С увеличением длительности личиночного развития уменьшались размеры выходящей на сушу молоди (для длины тела $r = -0.26$, $p > 0.05$; для массы тела $r = -0.44$; $p < 0.05$) только в группе с плотностью посадки 1 экз./л и 164.8 экз./м².

На длительность личиночного развития, длину и массу тела молоди *B. orientalis* площадь дна оказывала большее влияние, чем объем воды. При увеличении начальной плотности посадки на 100 экз./1 м² дна средняя длительность личиночного развития

увеличивалась на 4.7 ± 0.33 суток ($R^2 = 0.518, p < 0.001$), длина тела уменьшалась в среднем на 0.83 ± 0.050 мм ($R^2 = 0.595, p < 0.001$), а масса уменьшалась в среднем на 0.06 ± 0.003 г ($R^2 = 0.719, p < 0.001$).

В отличие от *B. orientalis*, на длительность личиночного развития, длину и массу тела молоди *D. japonicus* именно объем воды, а не площадь дна оказывает большее влияние. При увеличении начальной плотности посадки на 1 экз./1 л воды средняя длительность личиночного развития увеличивалась на 11.7 ± 1.45 суток ($R^2 = 0.289, p < 0.001$), длина тела уменьшалась в среднем на 0.37 ± 0.124 мм ($R^2 = 0.551, p = 0.004$), а масса уменьшалась в среднем на 0.07 ± 0.009 г ($R^2 = 0.289, p < 0.001$).

Совместное выращивание личинок двух видов.

Выживаемость молоди до выхода на сушу сильно варьировала в разных экспериментальных группах (для *B. orientalis* 75.6–100%, для *D. japonicus* 29.6–100%), но достоверных различий по этому показателю обнаружено не было (для жерлянок $F_{5,6} = 2.396, p = 0.159$; для квакш $F_{5,6} = 1.316, p = 0.369$) (табл. 3). Длительность личиночного развития статистически значимо различалась только у молоди *B. orientalis* из разных экспериментальных групп ($F_{5,319} = 18.516, p < 0.001$). Первые личинки в каждой группе проходили метаморфоз синхронно (на 27–28 сутки), а длительность развития последних зависела от начальной плотности посадки ($r = 0.55, p < 0.05$).

Длина тела выходящих на сушу молодых животных из разных экспериментальных групп достоверно различалась как у *B. orientalis* ($F_{5,319} = 9.985, p < 0.001$), так и у *D. japonicus* ($F_{5,268} = 19.892, p < 0.001$). Размеры выходящей на сушу молоди у обоих видов имели отрицательную зависимость от количества конспецификов (для *B. orientalis* $r = -0.28, p < 0.05$; для *D. japonicus* $r = -0.49, p < 0.05$). Длина тела сеголеток *B. orientalis* достоверно зависела от длительности личиночного развития только в группах с соотношением личинок 27 *B. orientalis* к 27 *D. japonicus* ($r = 0.28, p < 0.05$) и 36 *B. orientalis* к 18 *D. japonicus* ($r = -0.29, p < 0.05$). У молоди *D. japonicus* такая зависимость была обнаружена во всех группах ($r = -0.75 - -0.52, p < 0.05$), кроме группы с отношением 45 *B. orientalis* к 9 *D. japonicus*.

Масса тела также значимо различалась у молоди каждого вида из разных экспериментальных групп (для *B. orientalis* $F_{5,319} = 7.020, p < 0.001$; для *D. japonicus* $F_{5,268} = 35.292; p < 0.001$). Масса жерлянок и квакш при выходе на сушу имела обратную зависимость от количества конспецификов (для *B. orientalis* $r = -0.28, p < 0.05$; для *D. japonicus* $r = -0.49, p < 0.05$). У сеголеток *B. orientalis* была обнаружена значимая отрицательная связь массы тела и длительности личиночного развития в группах с отношением 18 *B. orientalis* к 36 *D. japonicus* ($r = -0.39, p < 0.05$) и 36 *B. orientalis* к 18 *D. japonicus* ($r = -0.30, p < 0.05$). У *D. japonicus* такая связь

Табл. 3. Показатели развития личинок *Dryophytes japonicus* и *Bombina orientalis* при раздельном выращивании личинок каждого вида и совместном выращивании личинок обоих видов (среднее по двум повторностям)

Вид	Колич. особей в контейнере, экз.	Выживаемость		Длительность личиночного развития, сут		Длина тела при выходе на сушу, мм		Масса тела при выходе на сушу, г	
		Колич. особей в конце эксперимента / в начале эксперимента	Доля особей, %	M±SD	min–max	M±SD	min–max	M±SD	min–max
<i>B. orientalis</i>	54	95/108	88.0	38.1±6.62	28–60	13.05±0.936	10.81–16.02	0.20±0.045	0.10–0.35
<i>B. orientalis</i>	45	72/90	80.0	37.6±8.50	28–65	12.69±0.934	10.39–15.18	0.18±0.044	0.10–0.31
<i>D. japonicus</i>	9	15/18	83.3	42.3±2.06	40–46	17.79±0.688	16.48–18.76	0.54±0.067	0.41–0.65
<i>B. orientalis</i>	36	61/72	84.7	33.8±4.95	28–60	13.44±1.075	10.62–16.41	0.20±0.044	0.09–0.29
<i>D. japonicus</i>	18	35/36	97.2	44.2±3.89	38–56	16.57±1.018	14.06–18.30	0.43±0.064	0.25–0.54
<i>B. orientalis</i>	27	50/54	92.6	31.5±3.30	28–44	13.51±0.879	11.47–15.37	0.21±0.041	0.12–0.31
<i>D. japonicus</i>	27	47/54	87.0	43.7±4.57	37–60	16.06±1.219	13.45–18.31	0.38±0.057	0.25–0.49
<i>B. orientalis</i>	18	29/36	80.6	30.8±2.97	27–39	13.46±1.096	11.08–15.33	0.20±0.046	0.12–0.29
<i>D. japonicus</i>	36	41/72	56.9	42.1±3.84	35–53	15.50±1.463	10.64–17.72	0.34±0.072	0.17–0.47
<i>B. orientalis</i>	9	18/18	100	28.8±1.92	27–34	14.05±0.764	12.77–15.35	0.24±0.034	0.20–0.32
<i>D. japonicus</i>	45	77/90	85.6	44.3±5.22	36–57	14.94±1.429	11.38–17.51	0.32±0.069	0.15–0.48
<i>D. japonicus</i>	54	59/108	54.6	42.7±6.95	31–65	14.91±1.398	11.82–17.65	0.33±0.075	0.17–0.49

была обнаружена только в группах с отношением 9 *B. orientalis* к 45 *D. japonicus*, 18 *B. orientalis* к 36 *D. japonicus* и 27 *B. orientalis* к 27 *D. japonicus* ($r = -0.51 - -0.40$, $p < 0.05$).

ОБСУЖДЕНИЕ

Внутривидовая конкуренция у личинок земноводных изучена достаточно полно и обычно проявляется в выработке тормозящих рост экзометаболитов (Роус, Роус, 1964; Light, 1967; Шварц, Пястолова, 1970; Bókonyi et al., 2018), борьбе за пищевые ресурсы (Altig et al., 2007; Caut et al., 2013; Arribas et al., 2015) или каннибализме (Polis et al., 1989). Механизмы межвидовой конкуренции поддаются оценке значительно сложнее, так как большинство синтопических видов, размножение которых происходит в одних и тех же водоемах, разделены по фенологии или в пространстве и используют преимущественно разные корма (Wilbur, 1980; Hassell et al., 1994). При этом для личинок ряда бесхвостых земноводных (например, для *Bufo bufo* (Linnaeus 1758), *Epidalea calamita* (Laurenti 1768) и *Rana temporaria* Linnaeus 1758) описан механизм ингибирования роста личинок конкурентных видов в естественных и искусственных водоемах посредством передачи одноклеточного паразита *Prototheca* (*Anurofeca*) *richardsi* при поедании экскрементов (Beebee, 1991; Griffiths et al., 1991; Wong et al., 1994; Baker et al., 1999).

Длительность личиночного развития у земноводных является важнейшим параметром для прогнозирования воспроизводства популяции в долгосрочной перспективе (Bardsley, Beebee, 1998; Griffiths et al., 1991). При развитии личинок бесхвостых земноводных в условиях высокой плотности, их темпы роста замедляются, вследствие чего потенциальные размерные характеристики тела остаются не реализованы (Wilbur, 1980; Немыко и др., 2019; Кидов и др., 2020, 2022a). Прошедшие личиночный период позже молодые амфибии имеют низкую приспособленность к окружающей среде, уходят в зимовку более мелкими и затрачивают больше энергетических ресурсов, что сказывается на их выживаемости (Wilbur, Collins, 1973; Berven, 1990; Thompson, Popescu, 2021). Более того, даже при успешной зимовке изначально мелкие размеры обуславливают снижение репродуктивного успеха и достижение половой зрелости в более позднем возрасте (Semlitsch, Caldwell, 1982; Woodward, 1983; Smith, 1987; Semlitsch et al., 1988).

Проведенные нами в условиях лаборатории эксперименты показали, что размеры молоди жерлянок и квакш при выходе на сушу во всех группах находились в пределах изменчивости, отмеченной для изучаемых видов в природе (12–20 мм для *B. orientalis*, 10–20 мм для *D. japonicus* (Кузьмин,

Маслова, 2005)). В искусственных условиях личинки дальневосточной жерлянки всегда развиваются быстрее, чем личинки дальневосточной квакши. Это отмечается и для популяций в природных водоемах: длительность развития жерлянки 32–64 сут, квакши 40–74 сут (Филипчук, 1993). При увеличении начальной плотности посадки личинок у обоих видов средняя и максимальная длительность личиночного развития увеличивается, а размеры выходящей на сушу молоди уменьшаются. Угнетение роста и дифференциация личинок по темпам развития при повышенной плотности посадки для дальневосточных квакш отмечались и ранее (Пястолова, Иванова, 1978). Стоит отметить, что наблюдаемые результаты могут быть косвенно связаны не только с изменением площади дна или объема воды в экспериментальных контейнерах, но и с частотой возможных визуальных и тактильных контактов особей друг с другом. Например, личинки *Rana kukunoris* Nikolskii 1918, которых выращивали индивидуально при отсутствии визуальных и тактильных контактов с конспецификами, имели более длительный период развития и были крупнее личинок, которые были выращены в таких же условиях, но имели визуальный контакт с конспецификами, и личинок, выращенных с конспецификами группой (Yu, Lambert, 2017). Для жерлянок увеличение плотности посадки на единицу площади оказывает большее влияние на показатели развития и роста, чем увеличение плотности посадки на единицу объема воды, а для квакш — наоборот. По всей видимости, это объясняется видоспецифическими особенностями использования пространства на ранних этапах онтогенеза: личинки жерлянки большую часть времени проводят у дна, тогда как квакши — в пелагической части водоема (Кузьмин, 2012).

Для природных водоемов Ляпков и Северцов (1981) указывали на то, что между личинками *B. orientalis* и *D. japonicus*, схожих по экологии, возникала межвидовая конкуренция (Филипчук, 1993), которая проявлялась в увеличении длительности личиночного развития и повышенной смертности первых. При этом в лабораторных условиях, в сравнении с природными, межвидовая конкуренция личинок амфибий проявляется гораздо сильнее (Skelly, Kiesecker, 2001). Однако при совместном выращивании личинок изучаемых нами видов с увеличением доли одного из них не наблюдалось негативного воздействия на выживаемость, развитие и рост другого. Напротив, с увеличением числа личинок *B. orientalis* в контейнере за счет уменьшения количества личинок *D. japonicus* происходило угнетение развития и роста первых, и наоборот. Таким образом, в лабораторных условиях нами не отмечено заметной межвидовой конкуренции между личинками дальневосточной жерлянки и дальневосточной квакши. Вероятно, это обусловлено различным использованием

пространства водоема, что наблюдается и в природе (Кузьмин, 2012). Так, по наблюдениям Ляпкина и Северцова (1981), большая часть личинок *D. japonicus* (90.1–98.1%) в естественных водоемах держится у прибрежных зарослей, а 51.2–65.5% личинок *B. orientalis* располагается на открытых участках или в зарослях в центре водоема. При этом пространственное расхождение личинок двух видов в ограниченном объеме воды (например, в одном экспериментальном контейнере) не позволило бы избежать взаимного влияния экзометаболитов, если бы оно имело место. Вероятно, этот фактор не является значимым для развития и роста изученных видов. Напротив, согласно результатам наших исследований, аналогично результатам других исследований по моделированию возрастающей плотности посадки (Martínez et al., 1996; Godome et al., 2018; Немыко и др., 2019; Кидов и др., 2020; 2022a; Diep et al., 2022), в результате значимой внутривидовой конкуренции неясной природы личинки каждого из видов ингибировали развитие и размеры выходящих на сушу консpezifиков.

Вероятно, наблюдаемое явление вписывается в представление о том, что сосуществование двух экологически схожих видов возможно лишь в том случае, когда именно внутривидовая конкуренция каждого из этих видов оказывает большее влияние на выживаемость особей (Chesson, 2000).

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена за счет средств Программы развития Российского государственного аграрного университета – МСХА имени К.А. Тимирязева в рамках Программы стратегического академического лидерства “Приоритет-2030”.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены. Соответствие исследования международным этическим стандартам подтверждено Комиссией Российского государственного аграрного университета – МСХА имени К.А. Тимирязева по биоэтике (протокол № 1 от 06.09.2019).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Белова В.Т., 1972. Размножение и развитие бесхвостых амфибий в долине реки Супутинка (Приморский край) // Зоологический журнал. Т. 51. № 9. С. 1419–1421.

Белова В.Т., 1973. Бесхвостые амфибии кедрово-широколиственных лесов юга Приморского края (экология, биогеоценотическая роль, сукцессионные изменения). Дис. ... канд. биол. наук. Уссурийск: УГПИ. 139 с.

Белова В.Т., Костенко В.А., 1972. Экология фоновых видов бесхвостых амфибий в кедрово-широколиственных лесах южного Сихотэ-Алиня // Зоологические проблемы Сибири. Новосибирск: Наука. Сибирское отделение. С. 299–300.

Гиричева Е.Е., Абакумов А.И., 2017. Пространственно-временная динамика и принцип конкурентного исключения в сообществе // Компьютерные исследования и моделирование. Т. 9. № 5. С. 915–824. <https://doi.org/10.20537/2076-7633-2017-9-5-815-824>

Дмитриева Е.В., 2007. Влияние плотности икры на темпы развития и смертность серой жабы (*Bufo bufo*) в лабораторных условиях // Зоологический журнал. Т. 86. № 2. С. 229–235.

Кидов А.А., Африн К.А., Степанкова И.В., Гориков А.А., 2020. Рост, развитие и выживаемость личинок кавказской жабы, *Bufo verrucosissimus* (Amphibia, Anura, Bufonidae) при различной плотности посадки в зоокультуре // Известия Горского государственного аграрного университета. Т. 57. № 1. С. 164–169.

Кидов А.А., Иволга Р.А., Кондратова Т.Э., Кидова Е.А., 2022. Особенности размножения и раннего развития у самого высокогорного земноводного территории бывшего СССР – батурской жабы (*Bufo baturae*, Amphibia, Bufonidae) (по результатам лабораторных исследований) // Зоологический журнал. Т. 100. № 2. С. 153–164. <https://doi.org/10.31857/S0044513421120060>

Кидов А.А., Иволга Р.А., Кондратова Т.Э., Соколова А.Д., 2022a. Влияние начальной плотности на личиночное развитие зеленой жабы (*Bufo viridis*, Amphibia, Anura, Bufonidae) в лабораторных условиях // Ученые записки Крымского федерального университета имени В.И. Вернадского. Биология. Химия. Т. 8 (74). № 3. С. 68–76.

Коротков Ю.М., 1975. Потенциальная репродуктивность популяций некоторых амфибий и рептилий // Биологические исследования на Дальнем Востоке. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 102–106.

Коротков Ю.М., 1979. Некоторые данные о дальневосточной квакше в Приморье // Экология. Т. 3. С. 95–96.

Кузьмин С.Л., 1992. Трофология хвостатых земноводных: экологические и эволюционные аспекты. М.: Наука. 168 с.

Кузьмин С.Л., 1999. Земноводные бывшего СССР. М.: Товарищество научных изданий КМК. 298 с.

Кузьмин С.Л., 2012. Земноводные бывшего СССР. Издание второе, переработанное. М.: Товарищество научных изданий КМК. 370 с.

- Кузьмин С.Л., Маслова И.В., 2005. Земноводные российского Дальнего Востока. М.: Товарищество научных изданий КМК, 434 с.
- Ляпков С.М., Северцов А.С., 1981. Механизм сосуществования двух видов дальневосточных Анура // Зоологический журнал. Т. 60. Вып. 3. С. 398–409.
- Немыко Е.А., Кидов А.А., Вяткин Я.А., 2019. Рост, развитие и выживаемость личинок кавказского тритона, *Lissotriton lantzii* при различной плотности посадки в зоокультуре // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. № 1 (25). С. 113–125.
- Пястолова О.А., Иванова Н.Л., 1978. Экологическое значение неоднородности темпов роста и развития в популяциях *Bombina orientalis* и *Dryophytes japonicus* // Амфибии Дальнего Востока и Сибири. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 27–28.
- Пястолова О.А., Тархнишвили Д.Н., 1989. Экология онтогенеза хвостатых амфибий и проблема сосуществования близких видов. Свердловск: УрО АН СССР. 156 с.
- Роус С., Роус Ф., 1964. Выделение головастиками веществ, задерживающих рост // Механизмы биологической конкуренции. Москва: Мир. С. 263–276.
- Филипчук Н.В., 1992. Некоторые данные по экологии дальневосточных амфибий на юге Приморья // Животный и растительный мир Дальнего Востока. Уссурийск. С. 329–330.
- Филипчук Н.В., 1993. Биология личинок фоновых видов бесхвостых амфибий в лесах Южного Приморья. Дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ДВО РАН. 177 с.
- Шварц С.С., Пястолова О.А., 1970. Регуляторы роста и развития личинок земноводных. I. Специфичность действия // Экология. № 1. С. 77–82.
- Altig R., Whiles M.R., Taylor C.L., 2007. What tadpoles really eat? Assessing the trophic status of an understudied and imperiled group of consumers in freshwater habitats // Freshwater Biology. V. 52. Iss. 2. P. 386–395. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2006.01694.x>
- Altwegg R., 2003. Multistage density dependence in an amphibian // Oecologia. V. 136. Iss. 1. P. 46–50. <https://doi.org/10.1007/s00442-003-1248-x>
- Arribas R., Díaz-Paniagua C., Caut S., Gomez-Mestre I., 2015. Stable isotopes reveal trophic partitioning and trophic plasticity of a larval amphibian guild // PLoS ONE. V. 10. № 6. Article number: e0130897. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0130897>
- Baker G.C., Beebee T.J.C., Ragan M.A., 1999. *Prototheca richardsi*, a pathogen of anuran larvae, is related to a clade of protistan parasites near the animal-fungal divergence // Microbiology. V. 145. Iss. 7. P. 1777–1784. <https://doi.org/10.1099/13500872-145-7-1777>
- Bardsley L., Beebee T.J., 1998. Interspecific competition between *Bufo* larvae under conditions of community transition // Ecology. V. 79. Iss. 5. P. 1751–1759. [https://doi.org/10.1890/00129658\(1998\)079\[1751:ICBBLU\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/00129658(1998)079[1751:ICBBLU]2.0.CO;2)
- Beebee T.J.C., 1991. Purification of an agent causing growth inhibition in anuran larvae and its identification as a unicellular unpigmented alga // Canadian Journal of Zoology. V. 69. № 8. P. 2146–2153. <https://doi.org/10.1139/z91-300>
- Berven K.A., 1990. Factors Affecting population fluctuations in larval and adult stages of the wood frog (*Rana sylvatica*) // Ecology. V. 71. № 4. P. 1599–1608.
- Berven K.A., Chadra B.G., 1988. The relationship among egg size, density and food level on larval development in the wood frog (*Rana sylvatica*) // Oecologia. V. 75. № 1. P. 67–72. <https://doi.org/10.1007/BF00378815>
- Bókonyi V., Üveges B., Móczár Á.M., Hettyey A., 2018. Competition induces increased toxin production in toad larvae without allelopathic effects on heterospecific tadpoles // Functional Ecology. V. 32. Iss. 3. P. 667–675. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12994>
- Buxton V.L., Sperry J.H., 2017. Reproductive decisions in anurans: A review of how predation and competition affects the deposition of eggs and tadpoles // BioScience. V. 67. № 1. P. 26–38.
- Caut S., Angulo E., Díaz-Paniagua C., Gomez-Mestre I., 2013. Plastic changes in tadpole trophic ecology revealed by stable isotope analysis // Oecologia. V. 173. Iss. 1. P. 95–105. <https://doi.org/10.1007/s00442-012-2428-3>
- Chesson P., 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity // Annual Review of Ecology and Systematics. V. 31. P. 343–366. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.31.1.343>
- Connell J.H., 1961. The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus* // Ecology. V. 42. Iss. 4. P. 710–723. <https://doi.org/10.2307/1933500>
- Dash M.C., Hota A.K., 1980. Density effects on the survival, growth rate, and metamorphosis of *Rana tigrina* tadpoles // Ecology. V. 61. № 5. P. 1025–1028. <https://doi.org/10.2307/1936818>
- Diep D.X., Huong H.K., Tu C.C., Nam H.K., 2022. The effects of different stocking densities and feed types on frogs' growth and survival rates (*Rana tigerina* Dubois, 1981) reared in composite tanks // Israeli Journal of Aquaculture – Bamidgah. V. 74. P. 1–9.
- Faragher S.G., Jaeger R.G., 1998. Tadpole bullies: Examining mechanisms of competition in a community of larval anurans // Canadian Journal of Zoology. V. 76. № 1. P. 144–153.

- Gazzola A., Buskirk J.V., 2015. Isocline analysis of competition predicts stable coexistence of two amphibians // *Oecologia*. V. 178. P. 152–159.
<https://doi.org/10.1007/s00442-015-3273-y>
- Godome T., Tossavi C.E., Djissou A.S.M., Zounon Y., Ouattara I.N., Fiogbe E.D., 2018. Effect of stocking density on the survival and growth of *Hoplobatrachus occipitalis* (Gunther, 1858) (Amphibia: Dicroglossidae) of tadpoles reared in ponds from Benin // *International Journal of Aquaculture*. V. 8. № 18. P. 137–144.
- Gosner K.L., 1960. A simplified table for staging anuran embryos and larvae // *Herpetologica*. V. 16. P. 183–190.
- Griffiths R.A., Edgar P.W., Wong A.L.-C., 1991. Interspecific competition in tadpoles: growth inhibition and growth retrieval in natterjack toads, *Bufo calamita* // *Journal of Animal Ecology*. V. 60. № 3. P. 1065–1076.
- Hardin G., 1960. The competitive exclusion principle // *Science*. V. 131. № 3409. P. 1292–1297.
<https://doi.org/10.1126/science.131.3409.129>
- Hassell M., Comins H., May R. 1994. Species coexistence and self-organizing spatial dynamics // *Nature*. V. 370. P. 290–292.
<https://doi.org/10.1038/370290a0>
- Hening A., Nguyen D.H., 2020. The competitive exclusion principle in stochastic environments // *Journal of Mathematical Biology*. V. 80. P. 1323–1351.
<https://doi.org/10.1007/s00285-019-01464-y>
- Heyer W.R., Donnelly M.A., McDiarmid R.W., Hayek L.-A.C., Foster M.S., 1994. Measuring and monitoring biological diversity: Standard methods for amphibians. Washington London: Smithsonian institution press. 364 p.
- Hutchinson G.E., 1961. The paradox of the plankton // *The American Naturalist*. V. 95. № 882. P. 137–145.
<https://doi.org/10.1086/282171>
- Kidov A.A., Matushkina K.A., Uteshev V.K., Timoshina A.L., Kovrina E.G., 2014. The first captive breeding of the Eichwald's toad (*Bufo eichwaldi*) // *Russian Journal of Herpetology*. V. 21. № 1. P. 40–46.
- Light L.E., 1967. Growth inhibition in crowded tadpoles: intraspecific and interspecific effects // *Ecology*. V. 48. Iss. 5. P. 736–745.
<https://doi.org/10.2307/1933731>
- Martínez I.P., Álvarez R., Herráez M.P., 1996. Growth and metamorphosis of *Rana perezi* larvae in culture: Effects of larval density // *Aquaculture*. V. 142. № 3–4. P. 163–170.
- Morin P.J., 1987. Predation, breeding asynchrony, and the outcome of competition among treefrog tadpoles // *Ecology*. V. 68. № 3. P. 675–683.
<https://doi.org/10.2307/1938473>
- Munguia-Fragozo P.V., Alatorre-Jacome O., Aguirre-Becerra H., García-Trejo J.F., Soto-Zarazúa G.M., Rico-García E., 2015. Growth and metabolic effects of stocking density in bullfrog tadpoles (*Rana catesbeiana*) under greenhouse conditions // *International Journal of Agriculture & Biology*. V. 17. № 4. P. 711–718.
<https://doi.org/10.17957/IJAB/14.0002>
- Murray D.L., 1990. The effects of food and density on growth and metamorphosis in larval wood frogs (*Rana sylvatica*) from central Labrador // *Canadian Journal Zoology*. V. 68. № 6. P. 1221–1226.
<https://doi.org/10.1139/z90-182>
- Polis G.A., Myers C.A., Holt R.D., 1989. The ecology and evolution of intraguild predation: Potential competitors that eat each other // *Annual Review of Ecology and Systematics*. V. 20. P. 297–330.
<https://doi.org/10.1146/annurev.es.20.110189.001501>
- Semlitsch R.D., Caldwell J.P., 1982. Effects of density on growth, metamorphosis, and survivorship in tadpoles of *Scaphiopus holbrooki* // *Ecology*. V. 63. Iss. 4. P. 905–911.
<https://doi.org/10.2307/1937230>
- Semlitsch R.D., Scott D.E., Pechmann J.H.K., 1988. Time and size at metamorphosis related to adult fitness in *Ambystoma talpoideum* // *Ecology*. V. 69. № 1. P. 184–192.
<https://doi.org/10.2307/1943173>
- Skelly D.K., Kiesecker J.M., 2001. Venue and outcome in ecological experiments: manipulations of larval anurans // *Oikos*. V. 94. Iss. 1. P. 199–208.
<https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2001.t01-1-11105.x>
- Smith D.C., 1987. Adult recruitment in chorus frogs: effects of size and date at metamorphosis // *Ecology*. V. 68. № 2. P. 344–350.
- Stein M., Mukherjee S., Duchet C., Moraru G.M., Blaustein L., 2017. Testing for intraspecific and interspecific larval competition between two anurans: *Hyla savignyi* and *Bufo viridis* // *Hydrobiologia*. V. 795. Iss. 1. P. 81–90.
<https://doi.org/10.1007/s10750-017-3119-1>
- Tejedo M., Reques R., 1992. Effects of egg size and density on metamorphic traits in tadpoles of the natterjack toad (*Bufo calamita*) // *Journal of Herpetology*. V. 26. № 2. P. 146–152.
- Thompson C.M., Popescu V.D., 2021. Complex hydroperiod induced carryover responses for survival, growth, and endurance of a pond-breeding amphibian // *Oecologia*. V. 195. № 4. P. 1071–1081.
<https://doi.org/10.1007/s00442-021-04881-3>
- Uteshev V.K., Gakhova E.N., Kramarova L.I., Shishova N.V., Kaurova S.A., Kidova E.A., Kidov A.A., Browne R.K., 2023. Russian collaborative development of reproduction technologies for the sustainable management of amphibian biodiversity // *Asian Herpetological Research*. V. 14. № 1. P. 103–115.
<https://doi.org/10.16373/j.cnki.ahr.220043>
- Wilbur H.M., 1977. Interactions of food level and population density in *Rana sylvatica* // *Ecology*. V. 58. P. 206–209.
- Wilbur H.M., 1980. Complex life cycles // *Annual Review of Ecology and Systematics*. V. 11. P. 67–93.
<https://doi.org/10.1146/annurev.es.11.110180.000435>

- Wilbur H.M., 1987. Regulation of structure in complex systems: experimental temporary pond communities // Ecology. V. 68. P. 1437–1452.
- Wilbur H.W., Alford R.A., 1985. Priority effects in experimental pond communities: Responses of *Hyla* to *Bufo* and *Rana* // Ecology. V. 66. № 4. P. 1106–1114.
- Wilbur H.W., Collins J.P., 1973. Ecological aspects of amphibian metamorphosis // Science. V. 182. № 4119. P. 1305–1314.
- Wong A.L.-C., Beebee T.J.C., Griffiths R.A., 1994. Factors affecting the distribution and abundance of an unpigmented heterotrophic alga *Prototheca richardsi* // Freshwater Biology. V. 32. Iss. 1. P. 33–38. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1994.tb00863.x>
- Woodward B.D., 1983. Predator–prey interactions and breeding pond use of temporary pond species in a desert anuran community // Ecology. V. 64. Iss. 6. P. 1549–1555. <https://doi.org/10.2307/1937509>
- Woodward B.D., 1987. Interactions between woodhouse's toad tadpoles (*Bufo woodhousii*) of mixed sizes // Copeia. V. 1987. № 2. P. 380–386.
- Yu T.L., Lambert M.R., 2017. Conspecific visual cues: the relative importance of interference and exploitation competition among tadpoles of *Rana kukunoris* // Ethology Ecology & Evolution. V. 29. Iss. 2. P. 193–199. <https://doi.org/10.1080/03949370.2015.1092477>

LARVAL DEVELOPMENT OF TWO SYNTOPIC AMPHIBIAN SPECIES (*BOMBINA ORIENTALIS*, ANURA, BOMBINATORIDAE AND *DRYOPHYTES JAPONICUS*, ANURA, HYLLIDAE) LIVING SEPARATELY OR JOINTLY IN THE FAR EAST, BASED ON THE RESULTS OF LABORATORY STUDIES

A. A. Kidov^{1,*}, R. A. Ivolga¹, E. D. Kopiski¹, Yu. E. Shakhina¹, D. A. Malnov¹, T. E. Kondratova¹

¹Russian State Agrarian University – MTAA, Moscow, 127550 Russia

*e-mail: kidov_a@mail.ru

Competition is known to render significant impacts both on population dynamics and community structure. As it has traditionally been believed, *Dryophytes japonicus* larvae inhibit *Bombina orientalis* larvae when cohabiting. The study is devoted to the study of the influence of these species on the development of each other in experimental conditions. The larvae were grown before metamorphosis in three variants: with single maintenance, together with conspecifics at different densities, as well as with the joint maintenance of individuals of the two species. When kept alone, *B. orientalis* larvae, in comparison with *D. japonicus*, are characterized by a higher survival rate (100% vs. 85%), a shorter duration of larval development and a longer body length of individuals during the period of metamorphosis. With an increase in the duration of larval development, the size of *D. japonicus* juveniles is increased. There are no differences in survival rate when growing larvae of each species at different densities. The duration of larval development varied significantly in different experimental groups. In both species, the duration of development correlated with the initial density per unit volume of water and per unit area of the bottom. With increasing density, the length and mass of the larvae are decreased. The bottom area renders a greater impact on the duration of larval development, as well as the length and body weight of *B. orientalis* juveniles than the volume of water. According to the results of regression analysis, with an increase in the initial planting density of *B. orientalis* by 100 specimens per square m of the bottom, the duration of larval development was increased by 4.7 days, the body length decreased by 0.83 mm, and the weight dropped by 0.06 g. The volume of water has a greater influence on the same indicators of larval development of *D. japonicus*. With an increase in the initial density by 1 specimen per water liter, the duration of larval development of *D. japonicus* was increased by 11.7 days, the body length decreased by 0.37 mm, and the weight dropped by 0.07 g. When the larvae of the two species were grown together with an increased proportion of one of them, a negative impact was observed neither on the survival nor the development, nor the growth of the other species. On the contrary, with an increased number of conspecifics in the container due to a decrease in the number of individuals of the other species, the development and growth of larvae of the former species was inhibited. Thus, in the laboratory conditions, no noticeable interspecific competition was observed between the larvae of *B. orientalis* and *D. japonicus*. The authors suggest that a successful coexistence of these two species is associated with pronounced intraspecific competition in each of them, this previously noted for other animal taxa.

Keywords: tailless amphibians, density, competition, survival

УДК 598.288.6 (470.620+470.621)

ПЕРВЫЕ НАХОДКИ КРАСНОГОЛОВОГО КОРОЛЬКА (*REGULUS IGNICAPILLA*, REGULIDAE, AVES) НА СЕВЕРНОМ СКЛОНЕ ЗАПАДНОГО КАВКАЗА

© 2024 г. А. Г. Перевозов*

Кавказский государственный природный биосферный заповедник имени Х.Г. Шапошникова, Сочи, 354340 Россия

*e-mail: perevozov-kgz@mail.ru

Поступила в редакцию 12.02.2024 г.

После доработки 20.03.2024 г.

Принята к публикации 27.03.2024 г.

Представлены результаты изучения распространения и численности красноголового короляка (*Regulus ignicapilla*) — редкого вида птиц, занесенного в Красную книгу Краснодарского края, на краю ареала. Исследования проводили с 2006 по 2023 г. на Западном Кавказе. Протяженность экспедиционных маршрутов составила 8885 км. Учеты численности проводены на протяжении 2096 км. С 2022 г. использовалась аудиоприманка конспецифичного голоса, которая значительно повысила эффективность выявления вида. В результате были обнаружены новые области распространения на северном макросклоне в Кавказском заповеднике в окрестностях кордона Гузерипль, в долине р. Малая Лаба, в природном парке “Большой Тхач”, а также уточнено распространение в долине р. Мзымта. Показаны новые зимовочные районы в предгорьях Причерноморья и на Прикубанской равнине. Эти данные позволили в значительной степени расширить известный гнездовой ареал красноголового короляка на Западном Кавказе. Получены новые сведения о высотном распределении красноголового короляка и его взаимоотношениях с желтоголовым королюком (*Regulus regulus*). На северном макросклоне Главного Кавказского хребта красноголовый королек обитает совместно с желтоголовым в диапазоне высот 880–1580 м над ур. м. и на южном макросклоне — в диапазоне высот 840–1680 м над ур. м. Выше встречается только желтоголовый королек. Данные по распространению и плотности населения позволили дать современную оценку численности для популяции Краснодарского края (3.9 тыс. пар), Республики Адыгея (1.8 тыс. пар), Абхазии (2.1 тыс. пар) и всего Западного Кавказа (7.8 тыс. пар).

Ключевые слова: Кавказ, птицы, королюковые, орнитофауна, Красная книга

DOI: 10.31857/S0044513424060068, **EDN:** uinaae

Красноголовый королек (*Regulus ignicapilla* (Temminck 1820)) — редкая малоизученная птица юга России (Белик, 2023), занесенная в Красную книгу Краснодарского края (Перевозов, Тильба, 2017) и представленная на Западном Кавказе эндемичным подвидом *R. i. caucasicus* Stepanyan 1998 (Степанян, 1998). Из-за своей скрытности красноголовый королек долгое время оставался незамеченным, и в фундаментальной сводке “Птицы Советского Союза” предположение о гнездовании на Кавказе (Мензбир, 1895; Вильконский, 1897) было признано ошибочным и считалось, что это были случайные залеты (Судиловская, 1954). Портенко (1960) провидчески включил Кавказ в гнездовой ареал красноголового короляка за несколько лет до первой гнездовой находки. В 1960-х гг. Л.С. Степанян (1965) обнаружил красноголовых королюков на зимовке в Сочи и предположил их

гнездование в поясе смешанных лесов. В апреле 1965 г. красноголового короляка нашли в Кавказском заповеднике на г. Аишхо в окрестностях кордона Пслух. Добытые 3 экз. этого вида позволили сделать вывод о его гнездовании в буко-пихтовых лесах (Беме, Степанян, 1974). Однако первое гнездо было найдено только в 1986 г. в колхидских приморских лесах около Сухуми в Абхазии (Маландзия, 1986). В российских причерноморских лесах первые гнезда обнаружили в 2003 (Тильба, 2007) и 2010 гг. (Перевозов, 2014) на г. Ахун в Тисо-самшитовой роще. В последние годы найдено новое местообитание королюков в 150 км от известного гнездового ареала в Туапсинском р-не в окрестностях села Горское в пихтарнике с буком и дубом (*Abies nordmanniana*, *Fagus orieritalis*, *Quercus*) (Тильба, 2023) и уточнено распространение в долине р. Мзымта (Перевозов, 2023; Тильба, 2023). Таким

образом, к настоящему моменту на Западном Кавказе известны три области местообитания корольков: буко-пихтовые леса в долине р. Мзымта на высотах 800–1650 м над ур. м. (Беме, Степанян, 1974; Перевозов, 2023, Тильба, 2023), причерноморские колхидские леса с вечнозелеными видами деревьев, кустарников и лиан на высотах до 300–400 м над ур. м. (Тильба, 2007; Перевозов, 2009; Белик, 2015) и пихтарники с дубом и буком в Туапсинском р-не в окрестностях села Горское на высотах 200–300 м над ур. м. (Тильба, 2023).

Численность красноголового королька в Краснодарском крае по экспертным оценкам оценивалась в 50–150 пар (Белик, 2005; Тильба, 2007) и 300–500 пар (Перевозов, Тильба, 2017; Тильба, 2020). После недавних находок в 2019–2023 гг. (Перевозов, 2023; Тильба, 2023) этот показатель увеличился до 1.5–3.5 тыс. пар (Белик, 2023).

Цель нашего исследования — выявить новые районы обитания красноголового королька на Западном Кавказе, уточнить его биотопическое и высотное распределение совместно с желтоголовым корольком (*Regulus regulus*) и дать обновленную оценку численности.

РАЙОН ИССЛЕДОВАНИЙ, МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Работы проводили на Западном Кавказе с 2006 по 2023 г. в ходе экспедиционных исследований. Всего пройдено 8885 км. Учеты численности проводили по общепринятым методикам (Равкин, 1967; Recher, 1981). В гнездовой период выполнено 1625 км маршрутных учетов и 484 точечных учета, в зимний период — 471 км маршрутных учетов. С 2022 г. для лучшего выявления вида использовали аудиоприманку конспецифичного голоса. Здесь необходимо заметить, что общепринятый запрет на использование этого метода поиска и привлечения птиц, безусловно, важен и должен соблюдаться, хотя вред от его использования лишь предполагается (Watson et al., 2019). В нашем случае мы посчитали возможным его использование, иначе в буко-пихтовых лесах птицы этого вида были бы практически незаметны, и мы бы не получили достоверную информацию о распространении и численности вида. Дополнительная информация по распространению вида получена из открытых баз данных (<http://database.ru-birds.ru> (Ukolov et al., 2021); <https://erbirds.ru>). Площади буко-пихтовых лесов на Западном Кавказе взяты из литературных источников (Плотников, 2010).

РЕЗУЛЬТАТЫ

При обследовании буко-пихтовых лесов Кавказского заповедника и природного парка “Большой

Тхач” впервые были найдены местообитания красноголового королька на северном макросклоне Главного Кавказского хребта. Далее мы приводим сведения о численности и высотном распределении красноголовых корольков в новых районах в сравнении с численностью обычных на Западном Кавказе желтоголовых корольков.

Кавказский заповедник. На северном макросклоне Большого Кавказа красноголового королька впервые обнаружили 15.04.2022 на семикилометровом участке буко-пихтовых лесов в долине р. Малая Лаба между кордоном Умпырь и Третья Рота (5.7 особей/км²) в устье р. Малая Балканка на высоте 1050 м над ур. м. Птица кормилась на опушке в прибрежных кустарниках на высоте 3–5 м. Стайку из 9 красноголовых корольков в буко-пихтарнике на берегу р. Малая Лаба в 2 км выше кордона Третья Рота 11.10.2023 наблюдал А.С. Савин (личное сообщение). Средняя многолетняя плотность населения желтоголовых корольков на этом участке 13.9 особей/км².

В окрестностях кордона Гузерипль на правом берегу р. Малчапа 23.06.2023 на трехкилометровом маршруте были найдены два поющих самца (27 особей/км²). Предполагаемые гнездовые участки располагались на высоте 880–920 м над ур. м. в буко-пихтовом лесу с густым подлеском из рододендрона понтийского (*Rhododendron ponticum*), падубы (*Plex colchica*), с зарослями лиан плюща (*Hedera helix*) и редкими куртинами тиса ягодного (*Taxus baccata*). Расстояние между птицами было около 600 м, и их разделял заростающий горельника 2000 года, состоящий из мелколиственного леса из граба (*Carpinus betulus*), ив (*Salix*) и осины (*Populus tremula*) высотой древостоя 10–15 м. При проведении этого же учета отмечен желтоголовый король (13 особей/км²), а среднемноголетняя плотность населения этого вида на высотах 700–2000 м над ур. м. на этом хребте оценена в 16.5 особей/км².

Природный парк “Большой Тхач”. На западном склоне г. Большой Тхач в долине р. Большой Сахрай 28.06.2023 было учтено 7 красноголовых корольков (39 особей/км²) на высотах 1150–1580 м над ур. м. на маршруте протяженностью 2 км. Эта часть леса была лишена густого колхидского подлеска, но при этом сравнительно часто встречались куртины тиса. На всем этом протяжении красноголовые корольки встречались совместно с желтоголовыми (2 особи/км²), а выше — только желтоголовые (22 особи/км²). При повторном обследовании склонов г. Большой Тхач в августе и октябре встречались только желтоголовые корольки.

Кроме того, в последние годы красноголовых корольков стали чаще отмечать в предгорных районах Западного Кавказа в период кочевок осенью и зимой:

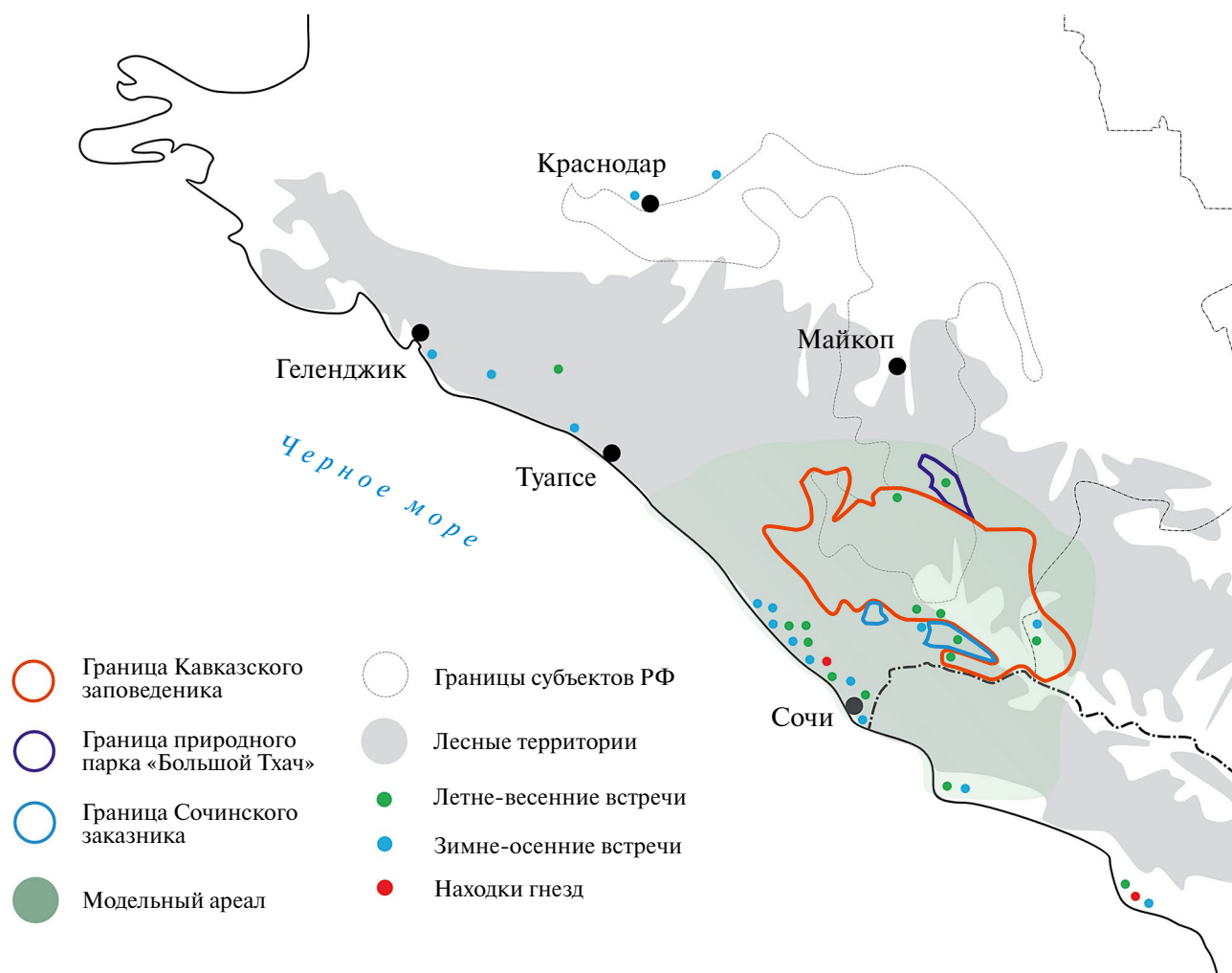


Рис. 1. Карта распространения красноголового короляка на Западном Кавказе и его модельный ареал. Источники информации — Маландзия, 1986; Перевозов, 2009, 2023; Белик, 2015; Атлас..., 2020; Тильба, 2023; <http://database.ru-birds.ru>; <https://erbirds.ru>; наши данные.

11.10.2022, 22.12.2023, 10.01.2024 короляка фотографировали в Краснодаре; 22.12.2023 — в станице Васюринская; 11.11.2012, 01.12.2023 и 30.01.2024 — в Геленджике; 09.01.2023 — в селе Пшада (<http://database.ru-birds.ru>; <https://erbirds.ru>).

Результаты учетов численности и высотное распределение двух видов представлены в табл. 1. Распространение красноголового короляка с учетом литературных данных (Маландзия, 1986; Перевозов, 2009, 2014, 2023; Белик, 2015; Тильба, 2007, 2020, 2023) показано на рис. 1.

ОБСУЖДЕНИЕ

Известно, что красноголовый королек постепенно расселялся в Европе на протяжении XIX–XX вв. (Batten, 1973; Cramp, 1992). В последнее десятилетие наблюдается новая волна

расселения на севере Европы. Например, на орнитологической станции “Фрингила” на Куршской косе красноголовых королек в начале 2010-х гг. ловили единично, но начиная с 2017 г. ловят десятки, а в 2022 г. поймано 112 особей (Шаповал, 2012; Шаповал, Леоке, 2018, 2022).

На Западном Кавказе последние данные также свидетельствуют о расселении красноголового короляка. Отдельную популяцию в 2019 г. обнаружили в крайней северо-западной части Кавказа около пос. Джубга в 150 км от известного ареала (Тильба, 2023). Новые районы обитания обнаружены на южном склоне в верховьях р. Ачипсе (Перевозов, 2023), которые отделены от долины р. Белая, расположенной на северном склоне, Колхидскими воротами — низким лесным перевалом высотой всего 1539 м над ур. м. Этот перевал — наиболее простой путь для расселения красноголовых

Таблица 1. Численность и вертикальное распространение красноголового и желтоголового королек на Западном Кавказе

Место	Красноголовый корелек			Желтоголовый корелек		
	Высота, м над ур. м.	Плотность населения, особей/км ²	Встречаемость, особей/10 км	Высота, м над ур. м.	Плотность населения, особей/км ²	Встречаемость, особей/10 км
Северный макросклон						
Долина р. Малчепа	880–920	27	6.7	700–2000	16.5	7.6
Долина р. Малая Лаба	930–1050	5.7	1.4	900–2000	13.9	8.8
Гора Большой Тхач	1150–1580	72	21	1000–2000	2–22	2–9
Южный макросклон						
Долина р. Ачипсе	840–1200	42	12	1000–1550	6.6	6/29*
Долина р. Мзымта	1400–1600	30	7.5	1400–1600	70	17.5
Гора Табунная Южная	1650–1680	44	3	1650–1850	7.4	2

Примечания. Для желтоголового королька по долинам рек Малчепа и Малая Лаба приведены среднесколетние данные 2014–2023 гг.

*Данные (число точек, где вид найден, по отношению к общему числу учетных точек) получены в 2010 г. во время проведения точечных учетов.

корольков на северный макросклон. От крайней точки обнаружения красноголовых корольков в долине р. Ачипсе менее 2 км до бассейна р. Белая.

Наиболее очевидная причина расселения – потепление климата, которое в последние годы способствует распространению и других “южных” птиц на Западном Кавказе: рыжегрудого поползны (*Sitta krueperi*) (Перевозов, 2022), короткопалой пищухи (*Certhia brachydactyla*) (Тильба, 2022), бледной бормотушки (*Iduna pallida*) (Лохман и др., 2011), рыжепоясничной ласточки (*Cecropis daurica*) (Перевозов, 2024), сирийского дятла (*Dendrocopos syriacus*) и многих других (Белик, 2021, 2023). Красноголовый корелек, как и все приведенные виды, кроме ласточки, представитель субсредиземноморского фаунистического комплекса Европейского типа фауны, который продолжает осваивать Кавказ (Белик, 2013), поэтому можно считать, что причины расселения связаны не только с климатом, но и с естественноисторическими факторами. При этом, вполне возможно, эта колонизация буко-пихтарников северного макросклона красноголовыми корольками происходит не первый раз, иначе трудно объяснить массовый пролет красноголовых корольков в Батуми в конце XIX в (Вильконский, 1897). И залетная особь, добытая 02.02.1964 в пойменном лесу у Краснодарского водохранилища (Очаповский, 2017), возможно, не была случайной, а также как и сейчас спустилась на зимовку из пояса хвойных лесов, в которых с 1936 по 1975 г. не работали орнитологи (Аверин, Насимович, 1938; Тильба, 1999).

Новые данные о расселении, очевидно, связаны и с тем, что мы стали лучше выявлять этот сложный

вид в природе. По нашим наблюдениям, красноголовый корелек хорошо заметен в лесах колхидского типа в Причерноморье, где он нередко попадает на глаза, и слышны его песни. Только здесь пока удавалось найти его гнезда (Маландзия, 1986; Тильба, 2007; Перевозов, 2014). В буко-пихтарниках, напротив, вид практически незаметен, но его выявление оказалось значительно эффективнее, если проигрывать аудиозапись конспецифичной песни, на которую самцы реагируют как на конкурента. Напротив, без применения приманки красноголовых корольков не удавалось обнаружить в буко-пихтарниках на участках, о которых мы заведомо знали, что этот вид здесь присутствует. Голос красноголового королька значительно тише голоса желтоголового, и его слышно лишь с 15–20 м, что, конечно, индивидуально для каждого исследователя. Незаметность его тихого голоса усугубляется еще и особенностью исполнения песни: красноголовые корольки часто запрокидывают голову и направляют звук вверх. Учитывая, что высота деревьев в западно-кавказских буко-пихтовых лесах составляет 40–50 м, а отдельные пихты достигают 60–70 м (Бебия, 2002; Плотников, 2010), поющая птица может быть не услышана человеком, стоящим под деревом, на котором она поет. Поэтому на протяжении многих лет могли быть пропуски птиц этого вида.

В связи с большой высотой деревьев в буко-пихтовых лесах Западного Кавказа, необходимо заметить, что, по имеющимся наблюдениям, в Европе и гнезда красноголовых корольков располагаются на довольно большой высоте: 10–19 м в Германии (Pontius, 1960; Thaler, 1986), 2.5–18.0 в Англии (Adams, 1966; Batten, 1973). При этом собственно

гнездо, описанное М. Адамсом на псевдотсуге (*Pseudotsuga taxifolia*) на высоте 18 м, автор не видел, а определил его местоположение по поведению птиц. Известные кавказские гнезда были найдены в сравнительно невысоких колхидских лесах, при этом они были подвешены на боковых ветках самшита (*Buxus sempervirens*) на высоте около 3 м (Тильба, 2007; Перевозов, 2014). Гнезда очень хорошо замаскированы и, очевидно, что верхний предел высоты, на которой находят эти гнезда, во многом ограничен нашими возможностями вести наблюдения. Тем более это относится к кавказским буко-пихтарникам, где корольки могут устраивать гнезда на высоте 25–35 м, оставаясь при этом в безопасной средней части кроны. Не удивительно также, что на Западном Кавказе известно всего одно гнездо желтоголового королька, обнаруженное на высоте всего 2 м (Поливанов, Поливанова, 1986). На Центральном Кавказе в 1960 г. найдено два гнезда, одно из которых располагалось на высоте 6 м, а второе не описано (Моламусов, 1967). Для поиска гнезд, расположенных на большой высоте, в будущем перспективным представляется использование квадрокоптеров с тепловизионной камерой.

К расселению красноголового королька могла подтолкнуть эпифитотия самшита (Бибин, 2019), в результате чего произошла существенная деградация приморских районов гнездования и популяция из причерноморских колхидских лесов, вероятно, была вынуждена искать новые пригодные для гнездования территории. Хотя известно, что численность корольков в Причерноморье после вымирания самшита в значительной степени увеличилась (Тильба, 2021).

Полученные данные хорошо согласуются с модельным ареалом красноголового королька, созданным в рамках работы над Атласом гнездящихся птиц Европы (Атлас..., 2020, рисунок на стр. 678). Смоделированный ареал охватывает все новые точки, кроме находки под Джубгой, простираясь на северный макросклон по зоне смешанных лесов вплоть до долины Большой Лабы. Модель охватывает и весь южный макросклон Западного Кавказа, хотя красноголовый корольек пока не найден

в полосе буковых лесов выше 400 м над ур. м. (Тильба, 2023). На наш взгляд, это не ошибка модели, поскольку красноголовый корольек хотя и тяготеет к смешанным лесам, но, в отличие от желтоголового, не избегает лиственных, где часто гнездится на лианах плюща, а в случае их отсутствия может строить гнезда даже на дубе и клене (Simms, 1985; Cramp, 1992; Lovaty, 2012; De Juana, Garcia, 2015). В полосе широколиственных лесов южного склона Западного Кавказа условия для красноголового королька, по крайней мере, местами вполне подходящие: на всем высотном профиле встречаются куртины тиса (Резчикова, 2009), по балкам широко распространен колхидский подлесок из рододендрона понтийского, падуба и лавровишни (*Prunus laurocerasus*), а стволы густо увиты лианами плюща. До 2012 г. по тенистым балкам был широко распространен самшит.

Отдельный интерес представляют высотное распределение красноголового королька в горах и его взаимоотношения с желтоголовым корольком. Согласно последним исследованиям, на южном макросклоне Западного Кавказа красноголовый корольек обитает в нижнем поясе гор, поднимаясь от побережья на высоту до 400 м над ур. м., и в среднегорных лесах — на высоте от 1100 до 1500 м над ур. м. При этом указывалось, что красноголовый и желтоголовый корольки не встречаются совместно, и выше 1500 м над ур. м. располагаются только местообитания желтоголового королька (Тильба, 2023). Однако в 1965 г. на учетах в буко-пихтарниках на высоте 1300–1400 м над ур. м. встречались оба вида (Беме, Степанян, 1974).

По нашим наблюдениям, на северном макросклоне красноголовый корольек обитает в диапазоне высот от 880 до 1580 м над ур. м., где также обитает и желтоголовый корольек, поднимающийся выше вплоть до границы леса. На южном макросклоне для красноголового королька характерен еще более широкий диапазон: от 840 (хребет Ассара) до 1680 м над ур. м. (г. Табунная Южная), а также 1400–1600 м над ур. м. (хребет Аишхо) в Сочинском заказнике (Перевозов, 2023). Желтоголовый корольек здесь отмечался нами начиная с 1000 м над ур.

Таблица 2. Оценка численности красноголового королька на Западном Кавказе

Местообитание	Площадь, км ²	Численность, пар
Буко-пихтовые леса Западного Кавказа	2150	6900
Краснодарский край	1000	3000
Республика Адыгея	600	1800
Республика Абхазия	700	2100
Карачаево-Черкесия	850	Не обитает
Приморские колхидские леса	300	900
Весь Западный Кавказ	2600	7800

м. в долине р. Ачипсе, но только в 2010 г. Показанный ранее более узкий диапазон обитания красноголовых королек на высотах 1100–1500 м над ур. м., приводится для северных более холодных отрогов г. Аибга (Тильба, 2023), что вполне логично и объясняет эту особенность высотного распределения. Однако, вероятно, что в небольшом количестве, красноголовые корольки поднимаются и выше вплоть до верхней границы хвойных лесов, и оба вида обитают совместно по всему поясу смешанных горных лесов до высоты 2000–2200 м над ур. м., также, как и в аналогичных горных лесах Испании и Болгарии (Нанкинов, 2011; Pérez-Granados, Serrano-Davies, 2014; De Juana, Garcia, 2015; устное сообщение Р. Humphrey). Вряд ли узкая (иногда менее 400 м) полоса смешанных лесов выше 1500–1700 м над ур. м. является серьезным препятствием для кочевков этого весьма подвижного вида (Смогоржевский, 2017), который в горах Атласа поднимается до границы распространения марокканской пихты (*Abies maroccana*) на высоте 2600 м над ур. м. (De Juana, Santos, 1981). При этом, как по нашим данным, так и согласно исследованиям в Западной Европе (Kralj et al., 2013), в горах оптимальные местообитания красноголового королька охватывают средний более влажный и теплый пояс смешанных лесов, а желтоголовый корольек предпочитает более сухой и холодный верхний пояс.

Расширение ареала, очевидно, привело и к росту общей численности, которая на Западном Кавказе долгое время оценивалась в десятки (Белик, 2005; Мищенко и др., 2017), а позже в сотни пар (Перевозов, Тильба, 2017; Тильба, 2020). Но после новых находок результат оценки увеличился на порядок: до 1.5–3.5 тыс. пар (Белик, 2023). Сейчас мы можем рассчитать современную численность, основываясь на новых данных по плотности населения и площади гнездовых биотопов. Площадь буко-пихтарников на Западном Кавказе 4009 км², включая 1397 км² в Краснодарском крае, 795 км² в Республике Адыгея, 1136 км² в Карачаево-Черкесской Республике и 928 км² в Республике Абхазия (Плотников, 2010). Четверть этих лесов произрастает выше 1600 м над ур. м. и, как мы выяснили, не заселены красноголовым корольком. В Карачаево-Черкесской Республике леса значительно более ксероморфные с доминированием ели (*Picea orientalis*), без колхидского подлеска, плющей и куртин тиса. Красноголовый корольек, на наш взгляд, там не обитает. Также как не встречается в долине р. Большая Лаба мезофильный белоспинный дятел (*Dendrocopos leucotos*), распространение которого на Западном Кавказе, по нашим наблюдениям, весьма точно совпадает с описываемым ареалом красноголового королька. Таким образом, площадь лесов, пригодных для обитания красноголового королька

расположенных на высотах от 800 до 1600 м над ур. м. на Западном Кавказе составляет около 2300 км², включая 1000 км² в Краснодарском крае, 600 км² в Республике Адыгея и 700 км² в Абхазии. Еще около 300 км² приходится на колхидские Причерноморские леса, где вид также может гнездиться в парках и садах. Примем, что не все леса заселены красноголовым корольком, и его реальная средняя плотность значительно ниже той, которая получена на основании результатов последних учетов, — всего 3 особи/км². При этом общая численность в Краснодарском крае составит 3.9 тыс. пар, из которых 0.9 тыс. пар — приморская популяция. В Республике Адыгея оценочная численность — 1.8 тыс. пар. Общая численность этого вида на Западном Кавказе, таким образом, может составлять до 7.8 тыс. пар. Эта оценка, на первый взгляд, может показаться завышенной, но она хорошо согласуется с оценкой численности вида в сходных природных условиях в Болгарии, где вид хорошо изучен и общая популяция составляет около 50 тыс. пар при площади горных хвойных и смешанных лесов 12137 км² (Нанкинов и др., 2004).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, современный гнездовой ареал красноголового королька значительно увеличился и распространился на северный макросклон Главного Кавказского хребта в долинах рек Белая и Малая Лаба в Кавказском заповеднике и в природном парке “Большой Тхач”. В период зимовок и кочевков корольки стали чаще встречаться в предгорьях Причерноморья вплоть до Геленджика и на Прикубанской равнине до Краснодара и станции Васюринская. На северном макросклоне обитание красноголового королька подтверждено на высотах 880–1580 м над ур. м., а на южном макросклоне — на высотах 840–1680 м над ур. м. Показано, что на большей части высотного профиля красноголовый корольек обитает совместно с желтоголовым. Общая численность популяция на Западном Кавказе насчитывает около 7.8 тыс. пар, из которых 1.8 тыс. пар обитают в Республике Адыгея, 3.9 тыс. пар — в Краснодарском крае и еще 2.1 тыс. пар — в Абхазии.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарит Р. Humphrey за помощь в поиске иностранной литературы и перевод аннотации, а также В.П. Белика, П.А. Тильбу, О.Н. Резчикову и А.Р. Бибина за помощь в поиске литературы; С.А. Трепета за помощь в редактировании карты; А.С. Савина за предоставление данных; В.В. Бутко, С. Медведеву, А. Сизова за размещение своих редких находок красноголового королька на сайте

<https://erbirds.ru/>. Отдельная благодарность уважаемым Рецензентам журнала за ценные замечания и исправления.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работы на территории природного парка “Большой Тхач” проводились в рамках реализации проекта “Развитие активного и познавательного туризма и предотвращение конфликтов с дикими животными, реализуемого Негосударственным природоохранным центром “КАВКАЗ” с использованием гранта, предоставленного Республикой Адыгея и Фондом президентских грантов.

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

- Атлас гнездящихся птиц европейской части России, 2020. М.: Фитон XXI. 908 с.
- Аверин Ю.В., Насимович А.А., 1938. Птицы горной части Северо-Западного Кавказа // Труды Кавказского заповедника. Вып. 1. М.: Красный Пролетарий. С. 5–56.
- Бебия С.М., 2002. Пихтовые леса Кавказа. М.: Издательство Московского государственного университета леса. 237 с.
- Белик В.П., 2005. Кадастр гнездовой орнитофауны Южной России // Стрепет. Т. 3. Вып. 1–2. С. 5–37.
- Белик В.П., 2013. Орнитогеографические связи и районирование Большого Кавказа (новые подходы в анализе фауны) // Стрепет. Т. 11. Вып. 1. С. 5–88.
- Белик В.П., 2015. К орнитофауне Пицундо-Мюссерского заповедника и его окрестностей // Орнитология. № 39. С. 5–47.
- Белик В.П., 2021. Птицы южной России. Т. 1: Неворобьиные Passeriformes. Ростов-на-Дону – Таганрог: Издательство Южного федерального университета. 812 с.
- Белик В.П., 2023. Птицы южной России. Т. 2: Воробьиные Passeriformes. Ростов-на-Дону – Таганрог: Издательство Южного федерального университета. 618 с.
- Бёме Р.Л., Степанян Е.Н., 1974. К биологии и распространению красноголового короля на Кавказе // Орнитология. Вып. 11. С. 361–362.
- Бибин А.Р., 2019. Опыт борьбы с самшитовой огневкой *Cydalis perspectalis* (Walker, 1859) (Lepidoptera: Crambidae) на Северо-Западном Кавказе // Материалы Второй Всероссийской конференции с международным участием “Мониторинг и биологические методы контроля вредителей и патогенов древесных растений: от теории к практике”. Москва – Красноярск. С. 25–27.
- Вильконский Ф.В., 1897. Материалы к познанию фауны и флоры Российской империи // Императорское Московское общество испытателей природы. Отдел зоологический. Вып. 3. С. 1–121.
- Лохман Ю.В., Фадеев И.В., Дровецкий С.В., 2011. Бледная пересмешка *Hippolais pallida* – новый гнездящийся вид Таманского полуострова // Русский орнитологический журнал. № 667. С. 1261–1265.
- Маландзия В.И., 1986. Гнездование красноголового короля в Абхазии // Вестник зоологии. № 3. С. 87.
- Мензбир М.А., 1895. Птицы России. Т. 2. М. С. 837–1120.
- Мищенко А.Л., Белик В.П., Бородин О.В., Сарычев В.С., Суханова О.В., Краснов Ю.В., Преображенская Е.С., Маловичко Л.В., Шепель А.И., Яковлева М.В., Морозов В.В., Волков С.В., Шариков А.В., Гришанов Г.В., Рыкова С.Ю., Яковлев В.А., Яковлев А.А., Спиридонов С.Н., Лапшин А.С., Рахимов И.И., Москвичев А.Н., Карякин И.В., Пискунов В.В., Антончиков А.Н., Муравьев И.В., Коркина С.А., Фролов В.В., 2017. Оценка численности и ее динамики для птиц Европейской части России (результаты проекта “European Red List of Birds”). Москва: РОСИП. 63 с.
- Моламусов Х.Т., 1967. Птицы центральной части Северного Кавказа. Нальчик. 100 с.
- Нанкинов Д.Н., 2011. Желтоголовый и красноголовый короля в Болгарии // Русский орнитологический журнал. Т. 20. № 644. С. 623–638.
- Нанкинов Д., Дуцов А., Николов Б., Борисов Б., Стоянов Г., Градев Г., Георгиев Д., Попов Д., Домусчиев Д., Киров Д., Тилова Е., Николов И., Иванов И., Дичев К., Попов К., Караиванов Н., Тодоров Н., Шуруликов П., Станчев Р., Алексов Р., Цонев Р., Далакчиева С., Иванов С., Марин С., Стайков С., Николов С., Николов Х., 2004. Численост на националните популации на гнездящите в България птици // Зелени Балкани. Пловдив. 32 с.
- Очаповский В.С., 2017. Материалы по фауне птиц Краснодарского края: монография. Ростов н/Д. 216 с.
- Перевозов А.Г., 2009. Гнездовая орнитофауна бассейна р. Шахе (Западный Кавказ) // Животный мир горных территорий. М. С. 401–405.
- Перевозов А.Г., 2014. Орнитофауна Кавказского заповедника и сопредельных территорий // Труды

- Кавказского биосферного заповедника. 90 лет Кавказскому заповеднику. Вып. 21. С. 109–171.
- Перевозов А.Г., 2022. Новые данные о распространении рыжегрудого поползня на Западном Кавказе // Стрепет. Т. 20. Вып. 1. С. 84–88.
- Перевозов А.Г., 2023. Результаты учетов гнездящихся птиц в Кавказском заповеднике и Сочинском заказнике в 2022 году // Материалы Международной научно-практической конференции “Современное состояние и проблемы сохранения биоресурсов”. Майкоп: Изд-во “Магарин О.Г.”. С. 100–108.
- Перевозов А.Г., 2024. Рыжепоясничная ласточка *Secropis daurica* в Краснодарском крае и Республике Адыгея // Русский орнитологический журнал. Т. 33. № 2380. С. 37–42.
- Перевозов А.Г., Тильба П.А., 2017. Красноголовый королёк // Красная книга Краснодарского края. Третье издание. Животные. С. 581–582.
- Плотников М.В., 2010. Пихтовые леса Западного Кавказа. Проблемы и перспективы изучения, сохранения и рационального использования. Майкоп. 62 с.
- Поливанов В.М., Поливанова Н.Н., 1986. Экология лесных птиц северных макро-склонов Северо-Западного Кавказа // Труды Тебердинского заповедника. Вып. 10. С. 11–164.
- Портенко Л.А., 1960. Птицы СССР. Ч. IV. Отряд Passeriformes Воробьиные (окончание) / Л.А. Портенко. М. – Л.: Изд-во АН СССР. 315 с.
- Равкин Ю.С., 1967. К методике учета птиц в лесных ландшафтах // Природа очагов клещевого энцефалита на Алтае. Новосибирск. С. 66–75.
- Резикова О.Н., 2009. Современное распространение и состояние *Taxus baccata* (Тахасеае) в Сочинском национальном парке // Ботанический журнал. Т. 94. № 7. С. 1057–1066.
- Смогоржевский Л.А., 2017. К распространению и кочёвкам красноголового королька *Regulus ignicapilla* // Русский орнитологический журнал. Т. 26. № 1486. С. 3425–3426.
- Степанян Л.С., 1965. Вопрос о пребывании красноголового королька *Regulus ignicapilla* (Temm.) на Кавказе // Орнитология. Вып. 7. С. 489–491.
- Степанян Л.С., 1998. *Regulus ignicapilla caucasicus* Stepanyan, subsp. n. (Regulidae, Aves) из Западного Кавказа // Зоологический журнал. Т. 77. № 9. С. 1077–1079.
- Судиловская А.М., 1954. Семейство Корольки // Птицы Советского Союза. Т. 6. М.: Советская наука. С. 126–141.
- Тильба П.А., 1999. Птицы // Флора и фауна заповедников. Вып. 81. Фауна Кавказского заповедника. М. С. 53–87.
- Тильба П.А., 2007. Красноголовый королёк // Красная книга Краснодарского края (животные). Науч. ред. Замотайлов А.С. Краснодар. С. 414–415.
- Тильба П.А., 2020. Красноголовый королёк // Атлас гнездящихся птиц европейской части России. М.: ООО “Фитон XXI”. С. 627–628.
- Тильба П.А., 2021. Изменения в структуре гнездового населения птиц низкогорных лесов Черноморского побережья Кавказа после выпадения из состава лесообразователей самшита колхидского // Устойчивое развитие особо охраняемых природных территорий. Сборник статей VIII Всероссийской научно-практической конференции (Сочи, 7–9 октября 2021 г.). Т. 8. Сочи. С. 355–365.
- Тильба П.А., 2022. О распространении короткопалой пищухи на Черноморском побережье Краснодарского края // Стрепет. Т. 20. Вып. 1. С. 80–83.
- Тильба П.А., 2023. Особенности распространения и характер пребывания красноголового королька (*Regulus ignicapilla*) на Западном Кавказе // Эко-системы. № 36. С. 162–170.
- Шановал А.П., 2012. Отлов редких и залётных видов птиц в 2012 году на Куршской косе Балтийского моря и их состояние // Русский орнитологический журнал. Т. 21. № 822. С. 3038–3041.
- Шановал А.П., Леоке Д.Ю., 2018. Редкие и залётные птицы, зарегистрированные на Куршской косе в 2017 году // Русский орнитологический журнал. Т. 27. № 1704. С. 5907–5916.
- Шановал А.П., Леоке Д.Ю., 2022. Редкие и залётные птицы, зарегистрированные на Куршской косе в 2022 году // Русский орнитологический журнал. Т. 31. № 2255. С. 5309–5314.
- Adams M.C., 1966. Firecrest breeding in Hampshire // British Birds. № 59. P. 240–246.
- Batten L.A., 1973. The colonisation of England by the Firecrest // British Birds. V. 66. P. 159–166.
- Cramp S., 1992. Handbook of the Birds of Europe the Middle East and North Africa. The Birds of the Western Palearctic. V. VI. Warblers. Oxford: Oxford University Press. 728 p.
- De Juana E., Garcia E., 2015. The birds of the Iberian Peninsula. Bloomsbury Publishing. P. 668.
- De Juana E., Santos T., 1981. Observations sur l’hivernage des oiseaux dans le Haut Atlas (Maroc) // Alauda. V. 49. P. 1–12.
- Kralj J., Flousek J., Huzak M., Ćiković D., Dolenc Z., 2013. Factors affecting the goldcrest/firecrest abundance ratio in their area of sympatry // Annales Zoologici Fennici. Finnish Zoological and Botanical Publishing Board. V. 50. № 6. P. 333–346.
- Lovaty F., 2012. Some original Firecrest *Regulus ignicapilla* nest sites // Nos Oiseaux. V. 59. № 2. P. 77–78.
- Pérez-Granados C., Serrano-Davies E., 2014. Reyezuelo listado – *Regulus ignicapilla* // En: Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles. Salvador A., Morales M.B. (Eds). Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. <http://www.vertebradosibericos.org/>

- Pontius H.*, 1960. Beobachtungen zur Brutbiologie von Winter- und Sommergoldhähnchen // Journal für Ornithologie. V. 101. P. 129–140.
- Recher H.F.*, 1981. Report of working group on the need for standartized census methods // Stud. in Avian Biol. № 6. P. 580–581.
- Simms E.*, 1985. British Warblers. London: Collins. 432 p. (p. 369–370).
- Thaler E.*, 1986. Zum Verhalten von Winter- und Sommergoldhähnchen (*Regulus regulus*, *Regulus ignicapilla*) – etho-ökologische Differenzierung und Anpassung an den Lebensraum // Der Ornithologische Beobachter. V. 84. P. 281–289.
- Ukolov I.I., Romanov M.S., Arkhipov V. Yu., Kalyakin M.V., Voltzit O.V.*, 2021. Ru-Birds.RU, bird observations from Russia and neighbouring regions: an occurrence dataset // Biodiversity Data Journal 9: e76202. <https://doi.org/10.3897/BDJ.9.e76202>
- Watson D.M., Znidarsic E., Craig M.D.*, 2019. Ethical birding call playback and conservation // Conservation Biology. V. 33. № 2. P. 469–471. <http://database.ru-birds.ru/ru/> Дата обновления 10.02.2024.
- <https://erbirds.ru/> Дата обновления 10.02.2024.

FIRST RECORDS OF THE FIRECREST (*REGULUS IGNICAPILLA*, REGULIDAE, AVES) FROM THE NORTHERN SLOPES OF THE WEST CAUCASUS

A. G. Perevozov*

H.G. Shaposhnikov Caucasian State Biosphere Nature Reserve, Sochi, 354340 Russia

*e-mail: perevozov-kgz@mail.ru

This paper presents the results of a study of the distribution and abundance of the Firecrest (*Regulus ignicapilla*), a rare bird at the edge of its distribution range and listed in the Red Data Book of the Krasnodar Territory. Research was conducted from 2006 to 2023 in the West Caucasus. The total length of the expedition routes amounted to 8,885 km. Population counts were carried out over 2096 km of the routes. Since 2022, field detection of the species has become significantly improved through the use of audio playback recordings of the species. As a result, new breeding areas have been discovered on the northern macro slope in the vicinity of the Guzeripl ranger station in the Caucasian Strict Nature Reserve, in the Malaya Laba River valley, and in the Bolshoy Thach Nature Park, while the distribution in the Mzymta River valley has also been clarified. New wintering areas in the foothills of the Black Sea region and on the Kuban Plain are shown. These data have significantly expanded the known range of the Firecrest in the West Caucasus. New information has been obtained on the altitudinal distribution of the Firecrest, as well as its relationship with the Goldcrest (*Regulus regulus*). On the northern macro slope of the Main Caucasus Range, firecrests live alongside goldcrests across an altitudinal range of 880–1580 m above sea-level, while on the southern macro slope they coexist across a range of 840–1680 m above sea-level. At higher altitudes, only goldcrests occur. The new data on the distribution and population density make it possible to provide estimates of the current sizes of the populations in the Krasnodar Territory (3.9 thousand pairs), the Republic of Adygea (1.8 thousand pairs), Abkhazia (2.1 thousand pairs) and in the entire West Caucasus (7.8 thousand pairs).

Keywords: Caucasus, birds, kinglets, ornithofauna, Red Data Book

УДК 572.574.2 + 599.723.2

СРАВНЕНИЕ МИКРОСТРУКТУРЫ ВОЛОС ДРЕВНЕЙ ЛЕНСКОЙ ЛОШАДИ (*EQUUS LENENSIS* RUSSANOV 1968) И ДОМАШНЕЙ ЛОШАДИ (*EQUUS CABALLUS CABALLUS* LINNAEUS 1758) АБОРИГЕННЫХ СЕВЕРНЫХ ПОРОД

© 2024 г. Н. Н. Спасская^{a,*}, О. Ф. Чернова^{b,**}, Н. В. Вдовина^{c,***}, И. Б. Юрьева^{c,****}

^a Научно-исследовательский Зоологический музей

Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, Москва, 125009 Россия

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

^c Приморский филиал Федерального исследовательского центра комплексного изучения Арктики имени академика Н.П. Лаврова УрО РАН – Архангельский научно-исследовательский институт сельского хозяйства УрО РАН, Архангельск, 163020 Россия

*e-mail: equusnns@mail.ru

**e-mail: olga.chernova.moscow@gmail.com

*** e-mail: vdovina.natali2014@yandex.ru

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

Поступила в редакцию 20.12.2023 г.

После доработки 05.07.2024 г.

Принято к публикации 06.07.2024 г.

С помощью СЭМ, в сравнительном аспекте изучена микроструктура остевых волос и выполнена морфометрия элементов их сердцевин у ленской лошади (*Equus lenensis*) и домашней лошади (*E. caballus caballus*) пяти пород. Выявлен ряд особенностей микроструктур волос, наиболее ярко проявляющихся при сравнении лошадей северной (мезенская, печорская, якутская) и южной (арабская, ахалтекинская) групп пород. Сезонные изменения в строении волос у лошадей северных пород (утолщение сердцевины волоса и увеличение объема ее воздушных полостей) свидетельствуют о повышении теплозащитных свойств шерсти в зимнее время, что имеет адаптивное значение. Показано, что и у плейстоценовых, и у современных домашних лошадей сформировались конвергентные морфологические адаптации шерсти к низким температурам воздуха.

Ключевые слова: лошадь, аборигенные породы, волос, адаптация, СЭМ, морфометрия

DOI: 10.31857/S0044513424060077, **EDN:** uilzst

Адаптационные механизмы у животных, в частности у широкоареальных видов, изучены далеко не полностью. Представители рода *Equus* в плейстоцене были широко распространены в Евразии и занимали различные климатические зоны и биотопы; в голоцене их видовое разнообразие снизилось из-за климатических трансформаций экосистем, а также антропогенных воздействий (например, Маркова и др., 2008; Косинцев и др., 2013). Но одомашненная лошадь широко расселилась и освоила экстремальные местообитания (например, пустыни, зону тундры за Полярным кругом, район Полюса холода Евразии). Большинство лошадей аборигенных пород круглогодично содержатся на подножном корме на пастбище, постоянно подвергаясь воздействию окружающей среды, что влияет на формирование и функционирование разнообразных приспособительных механизмов. Одним

из важных элементов адаптационного комплекса млекопитающих оказывается структура шерстного покрова. Однако исследования в этой области представителей рода *Equus* не многочисленны, а сравнительный анализ особенностей строения проведен лишь для отдельных аспектов (Kratochvil, 1971; Соколов, 1977; Чернова и др., 2011; Спасская и др., 2012).

Целью представленной работы стало сравнение микроструктуры шерсти плейстоценовых лошадей Северо-Востока Сибири и домашних лошадей северных пород для выявления ее адаптационных особенностей.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Пробы остевых волос были взяты с холки у следующих особей.

Ленская лошадь (*Equus lenensis* Russanov 1968): (1) мумифицированные остатки жеребца (индивидуальный возраст около 16 лет; геологический возраст — не датирован), найденные в 1980 г. в Якутии, в Усть-Янском р-не, у горы Максунуоха, в 220 км к северо-востоку от пос. Казачье, коллектор И.П. Попов (хранятся в Геологическом музее Института геологии алмаза и благородных металлов СО РАН, г. Якутск, coll. № 3750); (2) мумифицированные остатки особи (индивидуальный возраст примерно 4.5 года; геологический возраст 29.5 тыс. лет), найденные в Якутии в 1981 г., оз. Дюкарское, район устья р. Индигирка, в 5 км к северу от пос. Чокурдах (хранятся в Музее мамонта СВФУ имени М.К. Аммосова, г. Якутск).

Домашняя лошадь (*Equus caballus caballus* Linnaeus 1758) — 11 взрослых жеребцов (старше 5 лет) пяти пород: якутская — летняя шерсть (1 особь), зимняя шерсть (2 особи); мезенская — летняя шерсть (2 особи), зимняя шерсть (2 особи); печорская — зимняя шерсть (2 особи); арабская — летняя шерсть (1 особь); ахалтекинская — летняя шерсть (1 особь). Большая часть образцов волос были собраны Н.Н. Спасской

во время экспедиционных работ в разные годы; летняя шерсть лошадей мезенской породы предоставлена Р.Б. Захаровой, зимняя шерсть лошадей печорской породы — В.А. Бобровой.

Для сравнительного анализа породы были сгруппированы: к северной группе отнесли представителей лесных пород, развивавшихся в наиболее северных областях Евразии, — мезенскую, печорскую и якутскую; к южной — арабскую и ахалтекинскую, формировавшихся в жарком пустынном климате. Южная группа была выбрана для более яркой демонстрации своеобразия шерсти лошадей пород Севера. Лошади северной группы пород содержались круглогодично на пастбище и в открытых загонах, представители южной группы — конюшным способом.

Исследовали поверхность волоса на уровне основания и середины волоса (гранны), а также поперечные и продольные сечения волос (по 3–5 волос от каждой особи). Электронные изображения (электронограммы) получали при использовании обычных методов исследования объектов в сканирующем электронном микроскопе JSM 840 A (Япония)

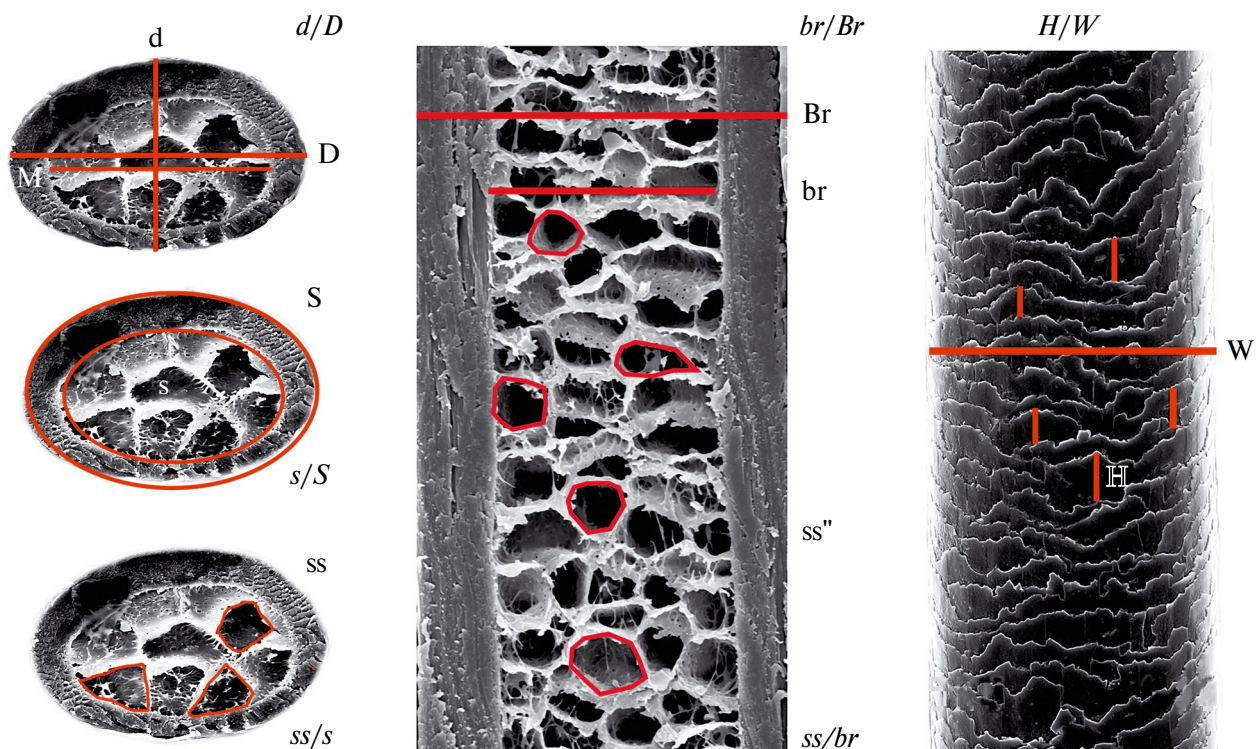


Рис. 1. Схема промеров микроструктур остиевых волос лошадей. Поперечные и продольные сечения стержня: D и d — соответственно максимальный и минимальный диаметр волоса, мкм; M — максимальный диаметр сердцевинного тяжа, мкм; S и s — соответственно площадь сечений стержня и сердцевинного тяжа, мкм²; ss — площадь отдельной воздушной полости сердцевинки, мкм²; Br — ширина волоса в поперечном сечении, мкм; br — ширина сердцевинного тяжа на поперечном сечении, мкм; ss'' — площадь отдельной воздушной полости сердцевинки, мкм². Интактный волос: H — высота чешуйки кутикулы вдоль стержня, мкм; W — ширина стержня волоса в месте измерения чешуек, мкм. Вычисленные индексы, %: d/D, M/D, s/S, ss/s, br/Br, ss''/br, H/W.

(Соколов и др., 1988). Волосы отмывали и обезжиривали в шампуне, затем проводили по возрастающим спиртам и наклеивали бесцветным лаком на столик, напыляли золотом и изучали в сканирующем электронном микроскопе (СЭМ). Промеры микроструктур волос (рис. 1) выполнены на микрофотографиях и электронограммах в программе ImageJ (Abramoff et al., 2004). Вычисляли целый ряд индексов (рис. 1). Наиболее полная картина получилась по данным, взятым на уровне основания волос, именно эти промеры анализировались. В связи с небольшими количеством изученных особей и общим объемом

исследованного материала были применены только методы описательной и непараметрической статистики (программы Exel и Statistica10).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Особенности строения волос ленской лошади

Волосы спины двух исследованных мумифицированных остатков лошадей имеют некоторые различия (рис. 2; более подробно в: Чернова и др., 2011, рис. 2 и 8). У Дюкарской мумии волос

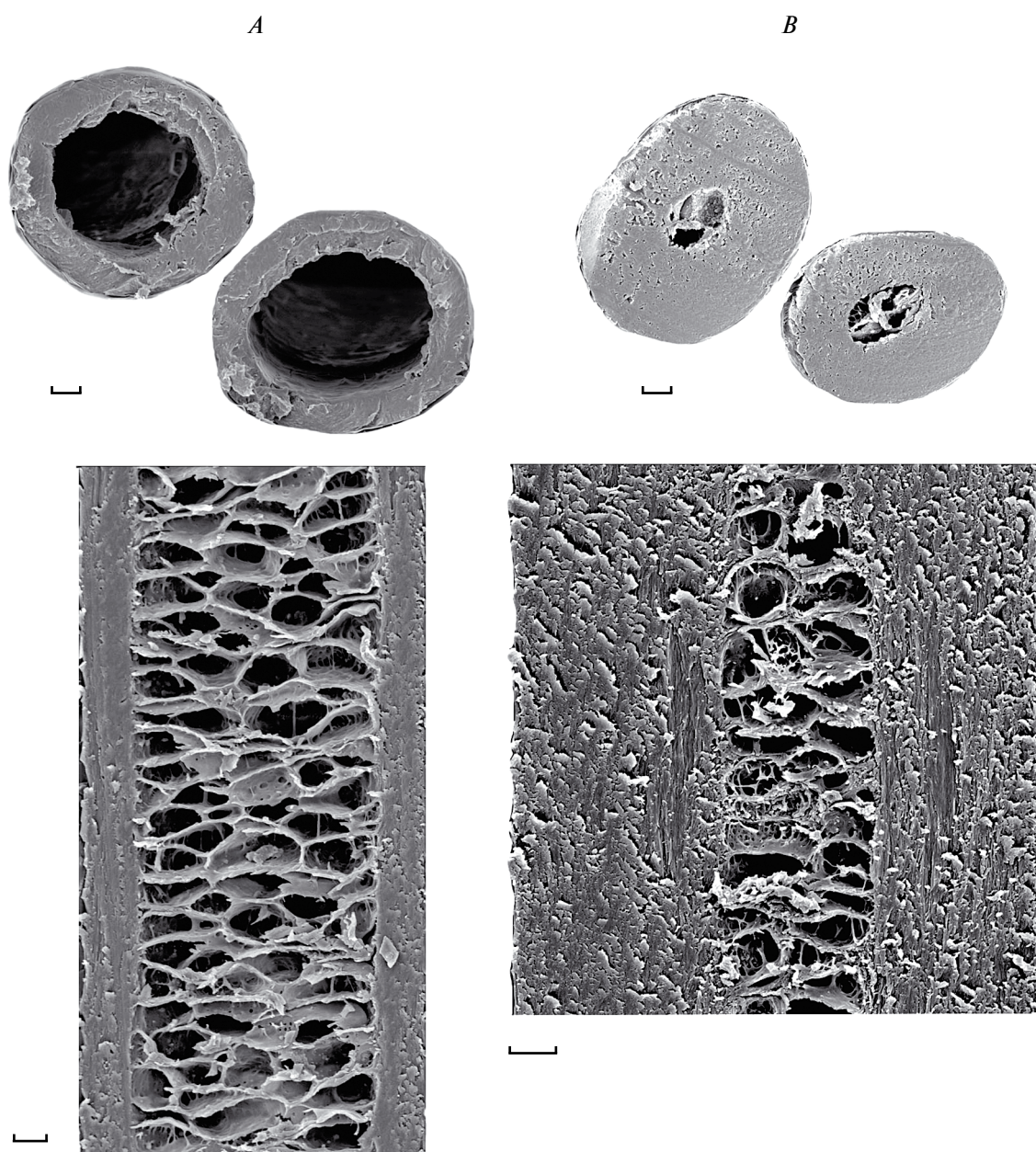


Рис. 2. Микроструктура остевых волос холки ленской лошади: *A* — Максунуохская мумия, *B* — Дюкарская мумия. Сверху вниз — поперечные сечения, продольные сечения стержня. Данные СЭМ. Масштаб 10 мкм.

Таблица 1. Морфометрия микроструктур остевых волос холки у ленской лошади

Особь (мумия)	Поперечное сечение основания волоса									
	D, мкм	d, мкм	d/D (%)	M, мкм	M/D (%)	S, мкм ²	s, мкм ²	s/S (%)	ss, мкм ²	ss/s (%)
Максунуохская	139.3 ± 10.8 n = 4	84.1 ± 10.2 n = 4	60.3	88.4 ± 8.1 n = 4	60.6	12447.5 ± 757.8 n = 4	4498.2 ± 730.5 n = 4	36.1	Нет данных	—
Дюкарская	33.9 ± 8.7 n = 2	16.4 ± 0.1 n = 2	48.2	20.8 ± 4.6 n = 2	61.2	480.1 ± 130.0 n = 2	86.4 ± 15.3 n = 2	17.9	Нет данных	—

Особь (мумия)	Продольное сечение основания волоса					Интактный волос, мкм		
	Bг, мкм	br, мкм	br/Br (%)	ss'', мкм ²	ss''/br (%)	W, мкм	H, мкм	H/W (%)
Максунуохская	91.8 ± 0.7 n = 3	65.1 ± 1.1 n = 3	70.9	143.5 ± 38.2 n = 15	220.2	65.5 ± 0.3 n = 3	8.6 ± 1.8 n = 15	13.1
Дюкарская	27.7 ± 0.5 n = 3	10.1 ± 1.7 n = 3	36.3	47.8 ± 18.3 n = 7	474.7	48.5 ± 0.7 n = 3	8.9 ± 0.9 n = 15	18.4

Примечания. Для каждого промера приведены среднее арифметическое значение и стандартное отклонение; *n* – число промеров; *D* и *d* – соответственно максимальный и минимальный диаметр волоса, мкм; *M* – максимальный диаметр сердцевинного тяжа, мкм; *S* и *s* – соответственно площадь срезов стержня и сердцевинного тяжа, мкм²; *ss* – площадь отдельной воздушной полости сердцевины, мкм²; *Bг* – ширина волоса в поперечном сечении, мкм; *br* – ширина сердцевинного тяжа на поперечном сечении, мкм; *ss''* – площадь отдельной воздушной полости сердцевины, мкм². Интактный волос: *H* – высота чешуйки кутикулы вдоль стержня, мкм; *W* – ширина стержня волоса в месте измерения чешуек, мкм.

оказывается более сплюсненным (*d/D*, табл. 1), что может быть вызвано тафономическими причинами. Относительный размер сердцевины у Максунуохской мумии в 1.9–2.0 раза больше, чем у Дюкарской, как на поперечном, так и на продольном срезах (*s/S*, *br/Br*, *p* > 0.05; табл. 1). Но при этом относительный размер воздушных полостей сердцевины у Максунуохской меньше в 2.1 раза (*SS''/br*, табл. 1), но это удалось измерить только на продольном срезе волоса, так как на поперечных срезах перегородки полостей оказались разрушенными. Оба представителя ленской лошади имеют невысокие чешуйки кутикулы (*H*, *H/W*, табл. 1).

При сравнении ленской лошади и современных северных пород лошадей следует отметить следующее: по относительному размеру сердцевины волоса Максунуохская мумия сходна с зимней шерстью якутской и мезенской лошадей, а Дюкарская – с летней (*s/S*, *br/Br*, табл. 1 и 2).

Породные особенности микроструктуры волос домашних лошадей

У лошади ахалтекинской породы на уровне основания стержня волоса сердцевина отсутствует и появляется она только ближе к середине стержня. В этой связи некоторые рассчитанные средние показатели и отношения показателей для группы

южных пород относятся только к арабской породе (табл. 2).

У представителя арабской породы волос на поперечном срезе более овальный, чем, например, у ахалтекинца (рис. 3С) и мезенской породы (табл. 2, *d/D*, рис. 2А, 2В). По относительному размеру чешуек кутикулы эти две южные породы различаются незначительно (табл. 2, *H/W*). У арабской сердцевина плохо структурирована (стенки воздушных полостей рыхлые, плохо очерчены), поэтому определить площадь ее полостей на продольном срезе стержня не удалось (Чернова и др., 2011, рис. 40).

У мезенской породы волосы толстые по абсолютным размерам как в летней, так и в зимней шерсти (табл. 2, *D*, *W*), с хорошо развитыми сердцевинной (табл. 2, *M/D*, *br/Br*) и воздушными полостями (табл. 2, *ss*, *ss''*), с наиболее высокими чешуйками кутикулы (табл. 2, *H*).

Волосы печорской лошади из всех северных пород в зимней шерсти имеют наиболее развитую сердцевину (табл. 2, *M/D*, *s/S*) и наиболее крупные воздушные полости (табл. 2, *ss*, *ss''*, *ss''/br*).

Остевые волосы лошади якутской породы оказались более тонкими как в летней, так и в зимней шерсти, чем волосы у других пород – волосы тоньше только у ахалтекинской (табл. 2, *D*, *d*), при этом на продольном сечении волосы определены

Таблица 2. Морфометрия микроструктур остевых волос холки у домашней лошади разных пород в летнее и зимнее время

Сезон / порода	Поперечное сечение основания волоса									
	D, мкм	d, мкм	d/D (%)	M, мкм	M/D (%)	S, мкм ²	s, мкм ²	s/S (%)	ss, мкм ²	ss/s (%)
Зима Мезенская	131.4 ± 32.7 n = 10	88.0 ± 19.9 n = 10	66.9	88.7 ± 20.8 n = 10	68.2	9556.5 ± 4483.3 n = 10	3506.4 ± 1323.1 n = 10	39.4	260.4 ± 59.2 n = 20	8.0
Печорская	133.9 ± 70.0 n = 10	100.4 ± 39.1 n = 10	75.0	98.5 ± 58.3 n = 10	70.5	12341.0 ± 9515.1 n = 10	6372.6 ± 5355.3 n = 10	46.8	543.2 ± 313.0 n = 20	13.1
Якутская	59.3 ± 6.0 n = 10	42.3 ± 3.6 n = 10	71.8	39.2 ± 6.6 n = 10	65.9	2042.8 ± 338.1 n = 10	827.4 ± 240.7 n = 10	40.3	125.3 ± 57.2 n = 20	16.0
Лето Мезенская	86.3 ± 14.5 n = 10	59.1 ± 18.6 n = 10	68.4	42.1 ± 10.1 n = 10	48.6	4165.7 ± 1946.1 n = 10	862.2 ± 700.2 n = 10	20.2	107.6 ± 64.1 n = 15	16.2
Якутская	67.8 ± 1.6 n = 5	38.4 ± 4.7 n = 5	56.6	38.5 ± 1.7 n = 5	56.9	2110.7 ± 185.9 n = 5	522.6 ± 80.3 n = 5	24.8	84.8 ± 29.3 n = 15	16.2
Арабская	72.8 ± 8.6 n = 5	48.9 ± 3.2 n = 5	67.2	26.3 ± 12.3 n = 5	36.2	2800.8 ± 485.0 n = 5	332.9 ± 248.8 n = 5	11.9	Нет данных	—
Ахалте-кинская	45.9 ± 5.5 n = 5	40.7 ± 6.5 n = 5	88.5	Нет данных	—	Нет данных	Нет данных	—	Нет данных	—

Сезон / порода	Продольное сечение основания волоса					Интактный волос, мкм			
	B _r , мкм	br, мкм	br/Br (%)	ss", мкм ²	ss"/br (%)	W, мкм	H, мкм	H/W (%)	
Зима Мезенская	98.6 ± 7.4 n = 5	51.6 ± 4.7 n = 5	52.8	102.8 ± 56.3 n = 30	193.7	113.6 ± 18.0 n = 5	31.6 ± 20.9 n = 30	26.0	
Печорская	90.9 ± 23.3 n = 5	51.3 ± 19.4 n = 5	55.0	143.8 ± 37.6 n = 30	317.0	61.3 ± 4.4 n = 5	12.6 ± 4.4 n = 30	21.0	
Якутская	107.3 ± 37.8 n = 5	72.0 ± 21.6 n = 5	68.3	108.2 ± 23.3 n = 30	165.3	61.8 ± 3.3 n = 5	14.9 ± 2.9 n = 30	24.1	
Лето Мезенская	71.4 ± 27.1 n = 5	23.5 ± 7.2 n = 5	33.8	89.7 ± 28.1 n = 30	400.1	77.2 ± 25.7 n = 5	12.5 ± 3.0 n = 30	17.2	
Якутская	67.2 ± 0.5 n = 5	43.6 ± 0.4 n = 5	64.9	65.9 ± 29.3 n = 15	66.9	57.5 ± 0.3 n = 5	7.5 ± 0.7 n = 15	13.0	
Арабская	41.0 ± 1.3 n = 5	10.7 ± 1.6 n = 5	26.2	32.5 ± 14.5 n = 5	303.1	37.2 ± 0.9 n = 5	6.4 ± 1.4 n = 15	17.1	
Ахалте-кинская	46.8 ± 1.6 n = 5	Нет данных	—	Нет данных	—	45.5 ± 0.3 n = 5	8.5 ± 2.0 n = 15	18.7	

Примечания. Обозначения как в табл. 1.

как наиболее толстые из волос всех других лошадей северных пород (что, возможно, связано с небольшим смещением места сечения волоса). Волос в летней шерсти в поперечном сечении овальный, в зимней — более округлый (табл. 2, d/D).

Сердцевина волоса у этой породы хорошо выражена как на поперечных, так и на продольных сечениях (табл. 2, M/D , s/S , br/Br). Однако площадь воздушных полостей сердцевин волоса

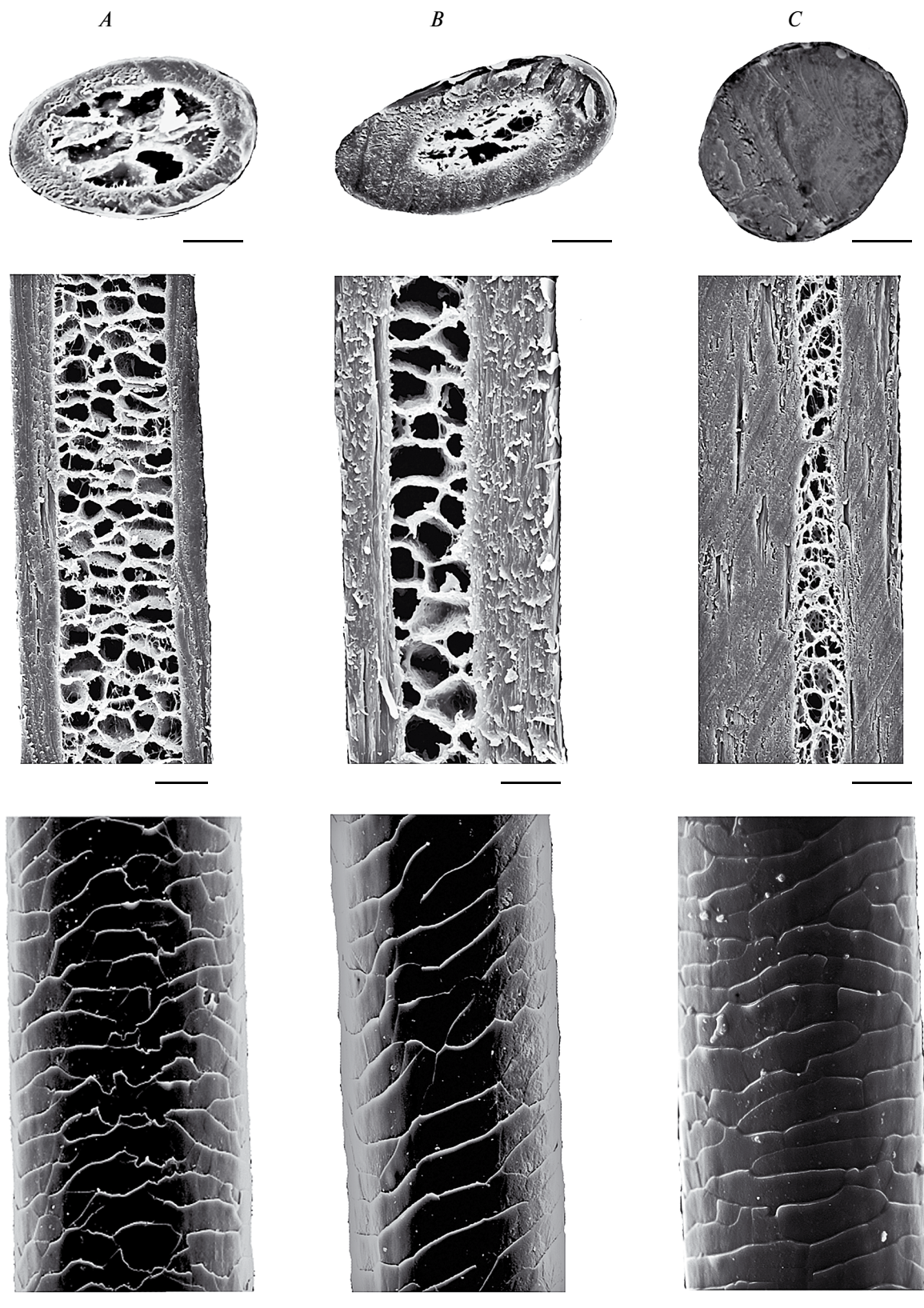


Рис. 3. Микроструктура остевых волос холки домашней лошади мезенской (*A, B*) и ахалтекинской (*C*) пород. *A* – ость зимней шерсти; *B, C* – ость летней шерсти. Сверху вниз – поперечные сечения, продольные сечения стержня, орнамент кутикулы. Данные СЭМ. Масштаб 10 мкм.

у якутской породы по абсолютным размерам меньше, чем у других северных пород (табл. 2, ss, ss'').

Сравнение микроструктуры волос у лошадей северной и южной групп пород

Анализ провели только по летней шерсти, так как преимущественно стойловое содержание лошадей южной породной группы, вероятно, не позволяет сформироваться у них морфологическим особенностям зимней шерсти в полной мере. Летняя шерсть северных пород отличается по нескольким параметрам. Волосы оказываются более толстыми – в 1.3 и 1.6 раза (D , W соответственно, $p > 0.05$, табл. 3); с более развитой сердцевинной волоса – в 2.9, 1.9 и 2.0 раза для соотношений M/D , s/S и br/Br , соответственно ($p > 0.05$). Также у животных этой группы более высокие чешуйки кутикулы (табл. 3, H) – в среднем в 1.3 раза ($p > 0.05$).

Сезонные различия строения шерсти лошадей северной группы пород

Зимняя шерсть у лошадей этой группы имеет более толстые волосы, чем летняя (табл. 3;

параметры D и W – в 1.2–1.4 раза, $p > 0.05$), с более выраженной сердцевинной (в 1.2–1.9 раза для соотношений M/D , s/S и br/Br ; достоверные различия определены только для абсолютных значений s и S , $p < 0.001$), и более высокими чешуйками кутикулы (в 1.9 и 1.6 раза для параметров H и H/W , $p > 0.05$). В зимней шерсти увеличивается в 1.5–3.0 раза абсолютная площадь воздушных полостей сердцевинны (ss, ss''); $p < 0.01$), но не их относительная площадь (табл. 3; ss/s и ss''/br).

ОБСУЖДЕНИЕ

Для эффективной теплозащиты организма в первую очередь имеет значение длина и густота шерсти. В этом отношении более изученными оказываются якутские лошади. Зимой на разных частях тела длина волос у них составляет в среднем 24.2–40.8 мм (Рогалевич, 1941, с. 30), выявлены сезонное увеличение длины волос – в среднем с 12.7 мм летом до 29.2 мм зимой, а также их густоты – с 812 до 1264 шт./см² (Алексеев, 1985, с. 79–80). А отношение остевых волос к пуховым в зимней шерсти составляет у взрослых

Таблица 3. Морфометрия микроструктур остевых волос холки у домашней лошади из разных групп пород в летнее и зимнее время

Сезон / группа пород	Поперечное сечение волоса									
	D, мкм	d, мкм	d/D (%)	M, мкм	M/D (%)	S, мкм ²	s, мкм ²	s/S (%)	ss, мкм ²	ss/s (%)
Зима Северная	108.2 ± 53.7 n = 30	76.9 ± 34.6 n = 30	71.10	75.5 ± 42.3 n = 30	68.2	7980.1 ± 7116.7 n = 30	3568.8 ± 3742.8 n = 30	42.2	309.6 ± 270.1 n = 60	12.36
Лето Северная	77.1 ± 15.0 n = 15	48.7 ± 18.5 n = 15	63.24	40.3 ± 8.7 n = 15	52.8	3138.2 ± 1901.4 n = 15	692.4 ± 613.1 n = 15	22.9	100.0 ± 58.5 n = 30	15.19
Южная	59.4 ± 16.2 n = 10	44.8 ± 6.0 n = 10	75.43	26.3 ± 12.3 n = 5	36.2	2800.8 ± 485.0 n = 5	332.9 ± 248.8 n = 5	11.9	Нет данных	—

Сезон / группа пород	Продольное сечение волоса					Интактный волос		
	Br, мкм	br, мкм	br/Br (%)	ss'', мкм ²	ss''/br (%)	W, мкм	H, мкм	H/W (%)
Зима Северная	98.9 ± 25.4 n = 15	58.3 ± 18.8 n = 15	58.7	118.3 ± 44.9 n = 90	225.3	78.9 ± 27.2 n = 15	19.7 ± 15.0 n = 90	23.7
Лето Северная	69.3 ± 21.5 n = 10	33.5 ± 11.6 n = 10	49.4	77.8 ± 28.4 n = 45	233.5	67.4 ± 22.2 n = 10	10.0 ± 3.4 n = 45	15.1
Южная	43.9 ± 1.3 n = 10	10.7 ± 1.6 n = 5	26.2	32.5 ± 14.5 n = 5	303.1	41.4 ± 4.6 n = 10	7.4 ± 2.0 n = 30	17.9

Примечания. Обозначения как в табл. 1; курсивом выделены данные, полученные только для лошади арабской породы.

лошадей 1 : 0.07 (для сравнения у овец 1 : 1) (Роголевич, 1941, с. 30). Данные по длине и густоте шерсти для остальных рассматриваемых пород в настоящий момент отсутствуют.

Из всех исследованных микроструктур волос лошадей наиболее очевидными адаптивными свойствами обладает сердцевина с воздушными полостями: создавая дополнительную воздушную прослойку, она способствует теплозащите тела. В этой связи слабое развитие сердцевин у арабской и фактическое ее отсутствие у ахалтекинской пород оказывается весьма показательным. Алексеев (1985, с. 81–83) ранее также обнаружил, что соотношение сердцевин к диаметру волоса у якутских лошадей зимой увеличивается, а толщина волос несколько уменьшается (последнее противоречит полученным нами результатам).

Эффективность теплозащиты шерстного покрова исследована у якутской породы. В частности, установлено, что температура тела на поверхности их шерсти, по сравнению с орловскими рысаками, ниже и изменяется более плавно на разных участках тела, а теплопотери при сходных внешних условиях в 1.8 раза меньше; разница температуры между опушенными и оголенными участками кожи туловища может составлять несколько десятков градусов (Попов и др., 2002). У чистопородных якутских лошадей, в отличие от метизированных, температура под кожей холки, измеренная вживленным термографом, в зимний период практически не зависит от колебаний температуры окружающей среды и постоянно поддерживается на достаточно высоком уровне (Соломонов и др., 2009).

Ленская лошадь обитала на Северо-Востоке Сибири в позднем плейстоцене и начале голоцена, то есть в период последнего оледенения. В волосах спины двух мумий ленской лошади также выявлено наличие крупной сердцевин с воздушными полостями, что можно расценивать как адаптивный признак к низким температурам. Сравнение строения шерсти Максунуохской и Дюкарской мумий позволило определить различия, которые могут быть обусловлены сезонным влиянием, по аналогии с особенностями строения волос северных пород домашних лошадей. Сезон гибели этих ленских лошадей не известен, но с большой вероятностью можно предположить, что Дюкарская лошадь погибла в теплый период года.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Впервые с помощью СЭМ изучены микроструктуры волос и выполнена их морфометрия у ленской лошади (*Equus lenensis*) и домашней лошади (*Equus caballus caballus*) пяти пород. Выявлен ряд особенностей микроструктур волос, наиболее ярко

проявляющихся при сравнении лошадей северной (мезенская, печорская, якутская) и южной (арабская, ахалтекинская) групп пород. Сезонные изменения в строении волос у лошадей северных пород (утолщение сердцевин волоса и увеличение объема ее воздушных полостей) свидетельствуют о повышении теплозащитных свойств шерсти в зимнее время, что имеет адаптивное значение. Используемая доступная выборка материала (количество особей, количество волос, локализация на теле и т.п.), безусловно, недостаточна для исключения возможного влияния индивидуальной изменчивости и/или случайных факторов и проведения полноценного статистического анализа. Тем не менее показано, что и у плейстоценовых, и у современных домашних лошадей сформировались конвергентные морфологические адаптации шерсти к низким температурам воздуха.

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы выражаем искреннюю признательность Р.Б. Захаровой и В.А. Бобровой за предоставление образцов шести лошадей мезенской и печорской пород; П.А. Лазареву, И.Н. Белолюбскому и Г.Г. Боевскому за предоставленный материал по ленской лошади.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках НИР № 121032300105-0 (Н.Н. Спасская), НИР № 121122200210-0 (О.Ф. Чернова), НИР № 122011700241-5 (И.Б. Юрьева, Н.В. Вдовина).

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Все этические стандарты соблюдены. В ходе работы соблюдались все применимые международные, национальные и ведомственные рекомендации по уходу и использованию животных. Никаких манипуляций с живыми животными не проводилось.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы подтверждают отсутствие конфликтов интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев Н.Д., 1985. Адаптация лошадей к температурным факторам среды. Дис. ... канд. биол. наук. Рязань: ВНИИ коневодства. 199 с.
- Косинцев П.А., Пластеева Н.А., Васильев С.К., 2013. Дикие лошади (*Equus (Equus) s. l.*) Западной Сибири в голоцене // Зоологический журнал. Т. 92. № 9. С. 1107–1116.

- Маркова А.К., ван Кольфсхотен Т., Бохнке Ш., Косинцев П.А., Мол И., Пузаченко А.Ю., Симакова А.Н., Смирнов Н.Г., Верпоорте А., Головачев И.Б., 2008. Эволюция экосистем Европы при переходе от плейстоцена к голоцену (24–8 тыс. л.н.). М.: Товарищество научных изданий КМК. 556 с.
- Попов Р.А., Владимиров Л.Н., Сергиенко С.С., 2002. Моделирование теплоотдачи якутской лошади при отрицательных температурах окружающей среды // Научные основы сохранения и совершенствования пород лошадей. Сб. науч. трудов. ВНИИ коневодства. С. 28–45.
- Рогалевич М.И., 1941. Коневодство Якутской АССР // Труды Якутской экспедиции АН СССР. М. – Л.: АН СССР. 76 с.
- Соколов В.Е., 1977. Кожный покров ископаемой лошади из Селерикана / Фауна и флора антропогена Северо-Востока Сибири // Труды ЗИН. Т. 63. Л.: Наука. С. 186–200.
- Соколов В.Е., Скурат Л.Н., Степанова Л.В., Сумина Е.Б., Шабаташ С.А., 1988. Руководство по изучению кожного покрова млекопитающих. М.: Наука. 280 с.
- Соломонов Н.Г., Ануфриев А.И., Ядрихинский В.Ф., Исаев А.П., 2009. Изменение температуры тела у чистопородных и гибридных якутских лошадей в условиях Якутии // Доклады Академии наук. Т. 427. № 3. С. 426–429.
- Спаская Н.Н., Чернова О.Ф., Ибраев М.В., 2012. Особенности микроstructures волос плейстоценовой мумии Билибинской лошади (Equidae, Perissodactyla) // Вестник Московского Университета. Серия 16. Биология. № 1. С. 41–50. <http://elibrary.ru/item.asp?id=17637054>
- Чернова О.Ф., Перфилова Т.В., Спаская Н.Н., Куладзе А.Б., Ибраев М.В., 2011. Атлас микроstructures волос лошадей. (Библиотека судебного эксперта). М.: Товарищество научных изданий КМК. 231 с.
- Abramoff M.D., Magalhaes P.J., Ram S.J., 2004. Image Processing with ImageJ // Biophotonics International. V. 11. № 7. P. 36–42.
- Kratochvil Z., 1971. Microscopic evaluation of the hairs of the mane and tail of the wild horse (*Equus przewalskii*) in comparison with the modern and historical domesticated horse (*Equus przewalskii* f. *caballus*) // Acta Veterinaria Brno. V. 40. P. 23–31.

COMPARISON OF THE FINE STRUCTURE OF HAIR IN THE ANCIENT LENA HORSE (†*EQUUS LENENSIS* RUSSANOV 1968) AND THE DOMESTIC HORSE (*EQUUS CABALLUS CABALLUS* LINNAEUS 1758) OF NATIVE NORTHERN BREEDS

N. N. Spasskaya^{1,*}, O. F. Chernova^{2,**}, N. V. Vdovina^{3,***}, I. B. Yurieva^{3,****}

^a Zoological Museum, Lomonosov Moscow State University,
Moscow, 125009 Russia

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

^c N. Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research, Ural Branch, Russian Academy of Sciences – Arkhangelsk
Research Institute of Agriculture (FCI Arctic' Branch in the Primorskiy District,
Arkhangelsk, 163020 Russia

*e-mail: equusnns@mail.ru

**e-mail: olga.chernova.moscow@gmail.com

*** e-mail: vdovina.natali2014@yandex.ru

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

Using SEM and morphometry, the fine structure of guard hairs and the elements of their medulla were compared in the Lena horse (*Equus lenensis*) and the domestic horse (*E. caballus caballus*) of five breeds. A number of features of hair fine structures have been identified, most clearly revealed when comparing horses of the northern (Mezen, Pechora, Yakut) and southern (Arabian, Akhal-Teke) groups of breeds. Seasonal changes in the structure of hair in horses of northern breeds (thickening of the hair medulla and an increase in the volume of its air cavities) indicate an increase in the heat-protecting properties of wool in winter, this being of adaptive significance. Both Pleistocene and recent domestic horses are shown to have developed convergent morphological adaptations of wool to low air temperatures.

Keywords: horse, aboriginal breeds, guard hair, medulla, adaptation, SEM, morphometry