

Том 103, Номер 7

ISSN 0044-5134

Июль 2024



ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



НАУКА

— 1727 —

СОДЕРЖАНИЕ

Том 103, Номер 7, 2024

Видовое разнообразие и структурные особенности макробентоса в прибрежных лагунных экосистемах (Кандалакшский залив, Белое море) <i>А. П. Столяров</i>	3
New faunistic and taxonomic data on oribatid mites (Acari, Oribatida) of Cuba <i>S. G. Ermilov, A. V. Tolstikov</i>	13
Пигментационный полиморфизм <i>Dikerogammarus villosus</i> (Amphipoda, Crustacea) из реки Кубань (Кавказ) <i>Д. Н. Скафарь, Н. Н. Гивлюд</i>	23
<i>Allopsontus stepposus</i> sp. n., новый вид щетинохвосток (Microcoryphia, Machilidae) с западного побережья Крыма <i>В. Г. Каплин</i>	33
Новые и малоизвестные сверчки подсемейства Phalangopsinae (Orthoptera, Gryllidae). 16. Подтриба Luzagina из Панамы и Перу <i>А. В. Горохов</i>	39
О репродуктивном потенциале таймырских диких северных оленей (<i>Rangifer tarandus</i>) в период 1987–2021 гг. <i>А. М. Шапкин</i>	57
Биомеханические потенциалы клыка и хищного зуба линий американских норок (<i>Neogale vison</i> Schreber 1777) после их селекции по признакам оборонительного поведения в сравнении с природной популяцией и близкими видами <i>А. Г. Васильев, И. А. Васильева, М. В. Чибиряк, Н. А. Лохнева, О. В. Трапезов</i>	78
Освоение и экологическая емкость лежбищ байкальской нерпы (<i>Pusa sibirica</i> Gmelin 1788, Phocidae) на острове Долгий (Ушканьи острова, оз. Байкал) <i>М. Е. Овдин, Е. А. Петров</i>	92
Новый подвид красной полевки (<i>Clethrionomys rutilus matykilensis</i> subsp. n.) с острова Матыкиль (северная часть Охотского моря) <i>Н. Е. Докучаев</i>	114

Contents

Volume 103, № 7, 2024

Species diversity and structural features of macrobenthos in coastal lagoon ecosystems, the Kandalaksha Bay, White Sea taken as an example <i>A. P. Stolyarov</i>	3
New faunistic and taxonomic data on oribatid mites (Acari, Oribatida) of Cuba <i>S. G. Ermilov, A. V. Tolstikov</i>	13
Pigmentation polymorphism of <i>Dikerogammarus villosus</i> (Amphipoda, Crustacea) from the Kuban River, Caucasus <i>D. N. Skafar, N. N. Givlyud</i>	23
<i>Allopsontus stepposus</i> sp. n., a new species of bristletail (Microcoryphia, Machilidae) from the western coast of Crimea <i>V. G. Kaplin</i>	33
New and little-known crickets of the subfamily Phalangopsinae (Orthoptera, Gryllidae). 16. The subtribe Luzarina from Panama and Peru <i>A. V. Gorokhov</i>	39
Reproductive potential of the Taimyr wild reindeer (<i>Rangifer tarandus</i>) in 1987–2021 <i>A. M. Shapkin</i>	57
Biomechanic potentials of the canine and carnassial teeth in the lines of American mink (<i>Neogale vison</i> Schreber 1777) following their selection for defensive behavior traits as compared to a natural population and related species <i>A. G. Vasil'ev, I. A. Vasil'eva, M. V. Chibiryak, N. A. Likhneva, O. V. Trapezov</i>	78
Development and haulout ecological capacities in the Baikal seal (<i>Pusa sibirica</i> Gmelin 1788, Phocidae) on Dolgiy Island, Ushkanyi Islands, Lake Baikal <i>M. E. Ovdin, E. A. Petrov</i>	92
A new subspecies of the Northern red-backed vole (<i>Clethrionomys rutilus matykilensis</i> subsp. n.) from Matykil Island, northern part of the Sea of Okhotsk <i>N. E. Dokuchaev</i>	114

УДК 574.5 (282.05+289)

ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ И СТРУКТУРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ МАКРОБЕНТОСА В ПРИБРЕЖНЫХ ЛАГУННЫХ ЭКОСИСТЕМАХ (КАНДАЛАКШСКИЙ ЗАЛИВ, БЕЛОЕ МОРЕ)

© 2024 г. А. П. Столяров*

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

*e-mail: macrobenthos@mail.ru

Поступила в редакцию 28.02.2024 г.

После доработки 05.04.2024 г.

Принята к публикации 08.04.2024 г.

Прибрежные лагунные экосистемы различаются по своему видовому разнообразию и структурным особенностям, в том числе макробентоса, изучению которого посвящено данное исследование (на примере Кандалакшского залива Белого моря). Изучены и проанализированы особенности видового состава, структуры и разнообразия макробентосных сублиторальных сообществ в четырех прибрежных лагунных экосистемах Белого моря. В сублиторали исследованных лагун было обнаружено 39 видов зообентоса и 4 вида морских трав и водорослей (*Zostera marina*, *Cladophora sericea*, *Ruppia maritima*, *Salicornia pojarkovae*). Наиболее низкими показателями видового разнообразия и биомассы макробентоса характеризовались значительно более отгороженные и удаленные от моря лагуны, где в основном доминировали литоральные эвритопные виды беспозвоночных животных (*Macoma balthica*, *Peringia ulvae*, *Tubificoides benedii*, *Littorina littorea*, *Mytilus edulis*, *Chironomus salinarius*). В лагунах, в которых связь с морем была сильнее, преобладали сублиторальные менее эвригалинные виды зообентоса с более высокими показателями видового разнообразия и общей биомассы сообщества макробентоса (*Nereimyra punctata*, *Terebellides stroemi*, *Caprella linearis*, *Asterias rubens*, *Molgula griffithsii*). Большинство рассмотренных нами лагунных экосистем, за исключением наиболее открытой к морю, характеризовались низкими значениями ABC-индексов и нарушенной структурой сообщества макробентоса с преобладанием в основном мелких видов детритофагов-собирателей, что связано с негативным влиянием заиления, углеродной нагрузки и солености (особенно весной или во время сильных дождей).

Ключевые слова: биота, бентос, распределение, структура доминирования, нарушение

DOI: 10.31857/S0044513424070015, **EDN:** ughpiy

В нашем исследовании мы исходим из того, что прибрежные лагуны — это мелководные водоемы с солоноватой или морской водой, отделенные от моря порогами, песчаной отмелью, баром (Kjerfve, 1994; Kennish, Paerl, 2010). Они могут быть частично или полностью отгорожены от моря, однако в основном соединяются с ним (постоянно или временно) одним или несколькими узкими проливами. Большинство лагун весьма мелководны (глубина 2–5 м) и различаются приливно-отливными и ветровыми течениями, пресноводным стоком с суши, скоростью осадко-накопления, характерными особенностями грунта, содержанием в нем органических веществ, pH и Eh среды, колебаниями солености (Bird, 1994; Лабай, 2015; Khlebovich, 2015; Столяров, 2017). Все это отражается на видовом составе, разнообразии

и структуре обитающих здесь сообществ живых организмов (Kennish, Paerl, 2010; Khlebovich, 2015; Lefrere et al., 2015; Gravina et al., 2020; Столяров, 2020; Magni et al., 2023).

Макробентос является важным компонентом лагунных экосистем и может служить одним из индикаторов состояния экосистемы, ее устойчивости при изменении климатических условий, гидрологического и солевого режимов водоема, а также при воздействии антропогенных факторов (Giangrande, Gravina, 2015; Brundu, Magni, 2021; Gravina et al., 2020; Giampaolletti et al., 2023; Magni et al., 2023).

Цель нашей работы заключалась в изучении особенностей видового состава, разнообразия и пространственной структуры макробентоса в четырех мелководных лагунных экосистемах Белого моря.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследование сублиторального макробентоса было проведено летом 2021, 2022 гг. в четырех прибрежных экосистемах лагунного типа в Кандакшском заливе Белого моря недалеко от ББС МГУ (рис. 1). В Ермолинской губе пробы отбирали с 11 сублиторальных станций, в губе Барсучья – с 10, в лагуне возле озера трехцветное – с 8 станций и в небольшой лагуне, расположенной на выходе из кутовой области губы Кислой, – с 7 станций. Пробы брали последовательно в направлении от кутовых более опресненных и заиленных местообитаний к мористым менее опресненным и заиленным районам. Следует отметить, что в лагуне недалеко от оз. Трехцветное и лагуне губы Барсучья исследования проводились впервые.

Сублиторальный макробентос отбирали с помощью дночерпателя Экмана-Берджи с площадью захвата 0.025 м². Грунт промывали на сите с ячейкой 1 мм. Полученные пробы макробентоса просматривались прижизненно в лаборатории (ББС МГУ). Для расчета биомассы определяли сырой вес организмов.

Параллельно со сбором гидробиологического материала измеряли важнейшие параметры среды, такие как соленость придонной воды, характер грунта (визуально четыре категории: ил, песчаный ил, илистый песок, песок), pH и Eh среды, а также глубину в сублиторали с помощью маркированного конца с якорем.

Таким образом, для каждой станции были определены плотность и биомасса макробентоса, а также индекс видового разнообразия Шеннона (Shannon, 1948).

Для оценки сходства макробентосных сообществ, формирующихся на разных станциях (количественные данные), проводили кластерный анализ методом среднего присоединения на основе матриц сходства Пианки (Pianka, 1974):

$$a_{ij} = \sum_{k=1}^S P_{ik} \times P_{jk} / \sqrt{\sum_{k=1}^S P_{ik}^2 \times P_{jk}^2},$$

где P_{ik} , P_{jk} – доля k -го вида для станций i и j , S – число видов.

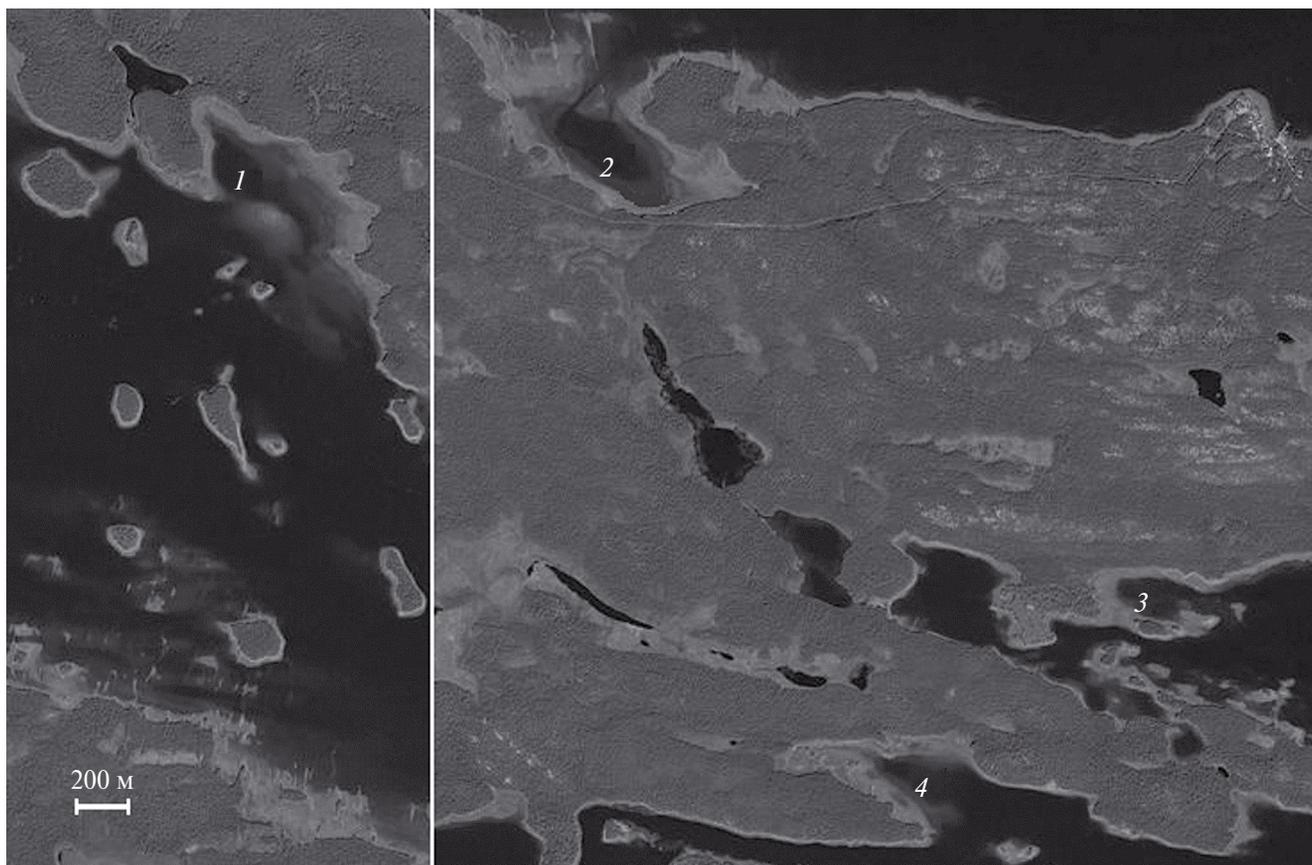


Рис. 1. Карта-схема района исследования: 1 – лагуна возле озера Трехцветное; 2 – лагуна Ермолинской губы; 3 – лагуна, расположенная на выходе из кутовой области Кислой губы; 4 – лагуна губы Барсучья.

Этот индекс мало чувствителен к различиям по редким признакам, что позволяет нивелировать влияние “следов” случайных видов.

Для выбора приемлемой степени дробности полученных кластеров использовался критерий “значимого сходства”, который рассчитывается как верхняя 95% доверительная граница среднего сходства между станциями.

В качестве меры нарушений в структуре бентосных сообществ использовался ABC-индекс (Warwick, 1986; Warwick et al., 1987; Meire, Dereu, 1990):

$$ABC = \sum_i (B_i - N_i) / W,$$

где B_i и N_i – накопленные проценты биомассы и численности i первых по порядку видов, W – общее число видов.

Учитывалось, что значения ABC-индекса могут принимать как отрицательные, так и положительные значения. Положительные значения индексов показывают, что доминирование по биомассе выражено сильнее, чем по плотности видовых популяций. Отрицательные значения ABC-индекса демонстрируют, что кривая рангового распределения “вид – обилие” убывает более резко по плотности популяций, чем по биомассе.

Статистический анализ данных проведен с помощью пакетов прикладных программ PAST ver. 3.24 (Hammer et al., 2001) и MS Excel 2010.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Абиотические условия и характеристика районов исследования

Подробная характеристика района исследований дана в предыдущих статьях (Столяров, 2017, 2020). Здесь только отметим, что лагунная экосистема Ермолинской губы расположена в 2.5 км от ББС МГУ (Кандалакшский залив, Белое море) и отделена от основного бассейна Ругозерской губы коргами, косами и лудами. Лагуна, расположенная недалеко от озера Трехцветное, находится в двух километрах от губы Ермолинская на другой стороне Ругозерской губы и защищена от морских волн и течений мелководным порогом, обнажающимся в малую воду. Эта лагуна расположена ближе к Пояконде, чем Ермолинская, но ближе к морю, чем Никольская (рис. 1). Лагунная экосистема, расположенная на выходе из кутовой области Кислой губы, находится южнее перечисленных лагун – в 2.5 км от ББС МГУ и отделена от основного акватории своими порогами, что несколько затрудняет водообмен с морем. Лагуна Барсучья расположена недалеко от лагуны кутовой области Кислой губы, но открывается не в губу Кислая, а в губу Чернореченская и испытывает большее

влияние пресноводного стока (рис. 1). Исследованные прибрежные лагунные экосистемы были мелководными (средние глубины 2–4 м на малой воде) и небольшой протяженности (400–600 м).

Сублитораль всех лагун была представлена в основном илами или песчанистыми илами (показатели Eh принимали отрицательные значения). Наименее заиленной была лагунная экосистема, находящаяся на выходе из кутовой области губы Кислой, осадки которой были представлены в основном илистыми песками, песчанистыми илами и илами. Более заиленными были осадки остальных исследованных лагун (лагуны губ Ермолинской, Барсучьей, а также лагуны, расположенные возле озера Трехцветное), часто со значительным содержанием детрита (много полуразложившихся морских трав и водорослей) и запахом сероводорода. Соленость придонной воды во всех лагунах в период взятия проб (июль 2021, 2022 гг.) была относительно высокой 21–25‰.

Видовой состав и общие показатели структуры сообщества

Всего в сублиторали исследованных лагун было обнаружено 39 видов бентосных беспозвоночных животных и 4 вида морских трав и водорослей (*Zostera marina*, *Cladophora sericea*, *Ruppia maritima*, *Salicornia pojarkovae*). При этом наибольшего разнообразия в зообентосе достигали полихеты (13 видов), моллюски (6 видов брюхоногих и 3 вида двустворчатых) и ракообразные (7 видов), меньше были обнаружены иглокожие и асцидии (по одному виду) (табл. 1). Также в сообществе макробентоса были найдены солоноватоводные олигохеты (1 вид) и хирономиды (3 вида), что свидетельствует о влиянии континентального (пресноводного) стока (особенно ранней весной или во время сильных дождей). В сублиторали лагуны, расположенной на выходе из кутовой области Кислой губы, было обнаружено 26 видов беспозвоночных животных, в лагуне губы Барсучья – 21 вид, в лагунной экосистеме Ермолинской губы – 27 видов макробентоса, а в лагуне возле озера Трехцветное – 17 видов. Таким образом, наименьшим видовым разнообразием характеризовалась лагуна, расположенная возле озера Трехцветное, что, вероятно, связано с ее большей опресненностью и близостью к кутовой области основного бассейна Ругозерской губы (табл. 1). Следует отметить, что чем более закрытой от моря была лагуна, тем больше было встречено литоральных морских эвригаллиных и солоноватоводных видов макробентоса (*Macoma balthica*, *Peringia ulvae*, *Tubificoides benedii*, *Scoloplos armiger*, *Littorina littorea*, *Mytilus edulis*). А чем сильнее лагуна была связана с морем (была более открытой), тем больше наблюдалось морских сублиторальных

Таблица 1. Список видов макробентоса, встреченных летом 2021–2022 гг. в сублиторали губы Ермолинская, губы Барсучья, лагуны возле озера Трехцветное и лагуны, расположенной на выходе из кутовой области губы Кислая

Макробентос	Лагуна возле озера Трехцветное	Лагуна губы Ермолинская	Лагуна губы Барсучья	Лагуна на выходе из кутовой области губы Кислая	Тип питания
Зообентос					
Класс Polychaeta					
1. <i>Harmothoe imbricata</i> (Linnaeus)	+	+	–	+	X
2. <i>Nereimyra punctata</i> (Müller)	+	+	+	+	X
3. <i>Pygospio elegans</i> Claparede	–	+	+	+	Д
4. <i>Ampharete acutifrons</i> (Grube)	–	+	–	+	Д
5. <i>Scoloplos armiger</i> (O.F. Müller)	+	+	+	+	Г
6. <i>Arenicola marina</i> (Linnaeus)	–	+	–	–	Г
7. <i>Fabricia sabella</i> (Ehrenberg)	–	+	–	–	ПС
8. <i>Micronephthys minuta</i> (Theel)	+	+	+	+	X
9. <i>Marenzelleria arctia</i> (Chamberlin)	–	–	+	–	Д
10. <i>Terebellides stroemi</i> Sars	+	+	+	+	Д
11. <i>Pectinaria koreni</i> (Malmgren)	–	+	+	+	Д
12. <i>Phyllodoce maculata</i> (Linnaeus)	+	+	+	+	X
13. <i>Pholoe assimilis</i> Örsted	–	–	–	+	X
Класс Enteropneusta					
14. <i>Saccoglossus mereschkowskii</i> (Wagner)	–	+	–	–	Г
Класс Oligochaeta					
15. <i>Tubificoides benedii</i> (d'Udekem)	+	+	+	+	Д
Класс Gastropoda					
16. <i>Littorina littorea</i> (Linnaeus)	+	+	+	+	СО
17. <i>Peringia ulvae</i> (Pennant)	+	+	+	–	Д
18. <i>Onoba aculeus</i> (Gould)	–	+	+	–	СО
19. <i>Cylichna alba</i> (Brown)	–	+	–	–	X
20. <i>Lacuna vincta</i> (Montagu)	–	–	–	+	СО
Класс Bivalvia					
21. <i>Mytilus edulis</i> Linnaeus	+	+	+	–	НС
22. <i>Macoma balthica</i> (Linnaeus)	+	+	+	+	Д
23. <i>Musculus discors</i> (Linnaeus)	–	–	–	+	ПС
Класс Crustacea					
24. <i>Pontoporeia femorata</i> Krøyer	+	+	+	+	Д
25. <i>Crassikorophium bonellii</i> (H. Milne Edwards)	–	+	+	+	ПС
26. <i>Atylus carinatus</i> (Fabricius)	–	–	+	+	П
27. <i>Gammarus duebeni</i> Lilljeborg	–	+	–	+	П
28. <i>Diastylis scorpioides</i> (Lepechin)	–	–	+	+	Д
29. <i>Jaera albifrons</i> Leach	+	–	–	+	Д
30. <i>Caprella linearis</i> (Linnaeus)	–	–	–	+	X
Класс Ascidiacea					
31. <i>Molgula griffithsii</i> (MacLeay)	–	+	–	+	НС

Таблица 1. Окончание

Макробентос	Лагуна возле озера Трехцветное	Лагуна губы Ермолинская	Лагуна губы Барсучья	Лагуна на выходе из кутовой области губы Кислая	Тип питания
Класс Asteroidea					X
32. <i>Asterias rubens</i> Linnaeus	–	–	–	+	X
Класс Insecta					
33. <i>Chironomus salinarius</i> Kieffer	+	+	+	–	Д
34. <i>Cladotanytarsus mancus</i> Walker	+	+	–	–	Д
35. <i>Orthocladus saxicola</i> Kieffer	–	–	+	–	Д
Тип Nematelminthes					
36. <i>Priapulius caudatus</i> Lamark	–	+	–	–	П
37. <i>Halicryptus spinulosus</i> von Siebold	+	–	–	–	П
Тип Nemertini					
38. <i>Amphiporus lactifloreus</i> (Johnston)	+	+	+	+	X
39. <i>Lineus gesserensis</i> (O.F. Müller)	–	–	–	+	X
Макрофиты (морские травы и водоросли)					
1. <i>Zostera marina</i> Linnaeus	+	+	+	+	
2. <i>Cladophora sericea</i> (Hudson) Kützing	+	–	–	–	
3. <i>Ruppia maritima</i> Linnaeus	–	–	+	–	
4. <i>Salicornia pojarkovae</i> N. Semenova	–	–	+	–	

Примечания. + – наличие вида, прочерк – вид не найден. НС – неподвижные сестонофаги, ПС – подвижные и малоподвижные сестонофаги, С – скоблительщики, О – обгрызатели, Д – собирающие детритофаги (поверхностные детритофаги), Г – грунтоеды (безвыборочно заглатывающие грунт), Х – хищники, П – полифаги. Указан преобладающий тип питания.

Таблица 2. Общие показатели структуры сублиторального сообщества макробентоса в различных лагунных экосистемах Белого моря (Кандалакшский залив)

Общие показатели структуры сообщества	Районы исследования			
	Лагуна около озера Трехцветное	Лагуна губы Ермолинская	Лагуна губы Барсучья	Лагуна на выходе из губы Кислая
S	5.75 ± 0.80	7.0 ± 1.0	6.7 ± 0.6	7.2 ± 1.0
N , экз./м ²	2600 ± 981	8349 ± 3733	5376 ± 1315	1520 ± 206
B , мг/м ²	28140 ± 11333	79908 ± 20790	55034 ± 14260	109155 ± 36603
H_N	1.58 ± 0.17	1.5 ± 0.3	1.4 ± 0.15	2.1 ± 0.2

Примечания. Для каждого показателя приведены среднее и стандартная ошибка.

S – число видов, N – общая плотность, B – общая биомасса, H_N – индекс Шеннона по плотности.

и менее эвригалинных видов зообентоса (*Nereimyra punctata*, *Pholoe assimilis*, *Terebellides stroemi*, *Caprella linearis*, *Asterias rubens*, *Molgula griffithsii*, *Musculus laevigatus*, *Diastylis scorpioides*).

Наиболее высокими общими показателями структуры сообщества (видовое разнообразие,

общая плотность и биомасса) характеризовались более открытые к морю лагуны: лагуна Ермолинской губы и лагуна, расположенная на выходе из кутовой области Кислой губы, а более низкими – более отгороженные и удаленные от моря лагуны: лагуна, расположенная рядом с озером

Трехцветное, и лагуна губы Барсучья (табл. 2). Исключением являются низкие показатели общей плотности зообентоса в лагуне на выходе из губы Кислой, что объясняется преобладанием в ней более крупных и менее многочисленных сублиторальных видов беспозвоночных животных, характеризующихся высокой биомассой.

Таким образом, полученные данные по качественному составу и общим показателям структуры сообщества макробентоса свидетельствуют, что в лагунах, которые располагались ближе к основному морскому бассейну и имели большую связь с морем (были более открытыми), преобладал сублиторальный комплекс менее эвригалинных сублиторальных видов зообентоса. В более закрытых лагунных экосистемах доминировали эвригалинные литоральные виды беспозвоночных животных, что является, по-видимому, следствием их большей заиленности, опресненности (особенно ранней весной во время снеготаяния или во время сильных дождей и т.д.) и удаленности от основного морского бассейна.

Пространственная структура сообществ (сходство станций)

При анализе дендрограмм сходства макробентосных сообществ (на основе средних показателей плотности популяций) исследованных лагун выявилось высокое сходство макробентоса лагуны возле озера Трехцветное (1) и лагуны губы Барсучья (4) (наиболее отгороженных от моря лагун) (рис. 2). Сообщество макробентоса лагуны, расположенной на выходе из кутовой области губы Кислой (3), характеризовалось наибольшим своеобразием (преобладали сублиторальные морские менее эвригалинные виды) и, соответственно, низким сходством с остальными бентосными сообществами исследуемых лагун (рис. 2). Макробентосное сообщество лагуны Ермолинской губы (2) в этом ряду занимало промежуточное положение и имело большее сходство макробентоса с более закрытыми лагунными экосистемами (рис. 2). Это свидетельствует о том, что, с одной стороны, лагунные экосистемы, которые по показателям водообмена схожи с внешней акваторией, характеризуются и схожестью видового состава и структуры макробентоса, а с другой стороны — макробентосное сообщество более открытой лагуны, расположенной на выходе из кутовой области губы Кислой, отличается от остальных сообществ (рис. 2).

Интеграция видов в сообществе

Проведенный аналогичный кластерный анализ по видам позволил выделить 4 комплекса видов, различающихся своим распространением по лагунам (рис. 3). Первый комплекс видов (7–10) в основном

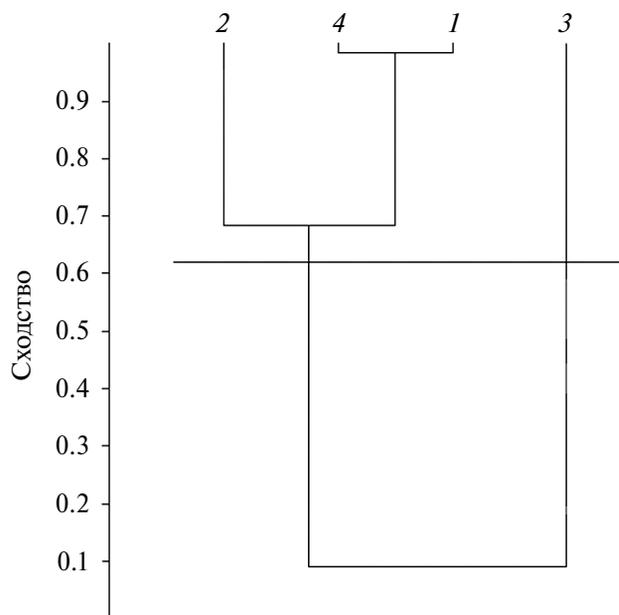


Рис. 2. Дендрограмма сходства сообществ макробентоса по плотности макробентоса (индекс Пианки) в исследованных лагунах: 1 – лагуна возле озера Трехцветное; 2 – лагуна Ермолинской губы; 3 – лагуна, расположенная на выходе из кутовой области Кислой губы; 4 – лагуна губы Барсучья. Горизонтальной линией показан уровень значимого сходства.

преобладал в лагуне на выходе из кутового района губы Кислой, второй комплекс видов (5–1) — в лагуне рядом с озером Трехцветное, третий комплекс видов (12–30) — в лагуне Ермолинской губы, а четвертый комплекс видов (4–21) — в лагунной экосистеме губы Барсучья (рис. 3). Кроме того, виды первого выделенного нами комплекса (преобладающие в лагуне на выходе из кутовой области губы Кислой) имели наименьшее сходство с остальными видовыми комплексами. Все это свидетельствует о специфических абиотических условиях в каждой экосистеме с характерными только для нее видовыми комплексами бентосных организмов. При этом по результатам проведенного анализа, для макробентоса лагун, имеющих сходную геоморфологию и водообмен с морскими водами, характерны сходные видовой состав и структура.

Соответственно, в самой открытой к морю лагуне, расположенной на выходе из кутовой области губы Кислой, преобладали менее эвригалинные сублиторальные виды беспозвоночных животных (*Nereimyra punctata*, *Pholoe assimilis*, *Terebellides stroemi*, *Caprella linearis*, *Asterias rubens*, *Molgula griffithsii*, *Musculus laevigatus*, *Diastylis scorpioides*, *Atylus carinatus*). В более отгороженных от моря лагунах — лагуне рядом с озером Трехцветное, губе

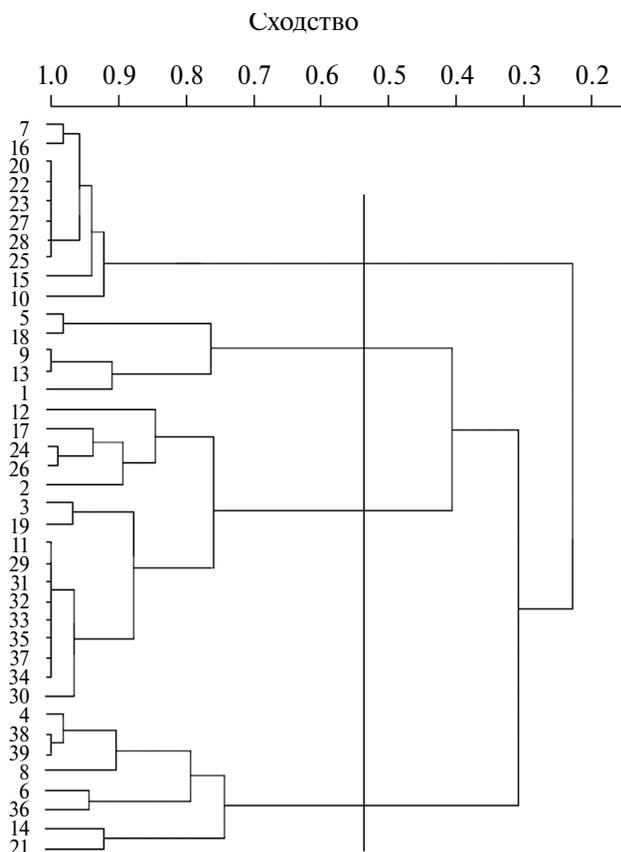


Рис. 3. Дендрограмма сходства видов по плотности популяций макробентоса (индекс Пианки) в исследованных лагунах: 1 – *Mytilus edulis*, 2 – *Phyllodoce maculata*, 3 – *Amphiporus lactifloreus*, 4 – *Chironomus salinarius*, 5 – *Jaera albifrons*, 6 – *Peringia ulvae*, 7 – *Nereimyra punctata*, 8 – *Littorina littorea*, 9 – *Micronephthys minuta*, 10 – *Pontoporeia femorata*, 11 – *Tubificoides benedii*, 12 – *Terebellides stroemi*, 13 – *Scoloplos armiger*, 14 – *Macoma balthica*, 15 – *Diastylis scorpioides*, 16 – *Gammarus duebeni*, 17 – *Crassikorophium bonellii*, 18 – *Halicryptus spinulosus*, 19 – *Cladotanytarsus mancus*, 20 – *Caprella linearis*, 21 – *Atylus carinatus*, 22 – *Asterias rubens*, 23 – *Lineus gesserensis*, 24 – *Harmothoe imbricata*, 25 – *Pholoe assimilis*, 26 – *Ampharete acutifrons*, 27 – *Musculus discors*, 28 – *Lacuna vincta*, 29 – *Saccoglossus mereschkowskii*, 30 – *Pygospio elegans*, 31 – *Arenicola marina*, 32 – *Cylichna alba*, 33 – *Fabricia sabella*, 34 – *Onoba aculeus*, 35 – *Molgula griffithsii*, 36 – *Pectinaria koreni*, 37 – *Priapululus caudatus*, 38 – *Orthocladus saxicola*, 39 – *Marenzelleria arctica*. Вертикальной линией показан уровень значимого сходства.

Барсучья и Ермолинская – доминировали в основном литоральные эвригаллинные виды беспозвоночных животных (моллюски *Macoma balthica*, *Peringia ulvae*, *Littorina littorea*, *Mytilus edulis*, полихеты *Scoloplos armiger*, *Marenzelleria arctica*, олигохеты *Tubificoides benedii* и хирономиды *Orthocladus saxicola*, *Chironomus salinarius*). Однако Ермолинская губа, имеющая большую связь с морем

по сравнению с лагуной губы Барсучья и лагуной возле озера Трехцветное, характеризовалась большим числом морских сублиторальных менее эвригаллинных видов (*Phyllodoce maculata*, *Crassikorophium bonellii*, *Harmothoe imbricata*, *Ampharete acutifrons*, *Cylichna alba*, *Onoba aculeus*). Т.е. Ермолинская губа в этом ряду занимала промежуточное положение между наиболее открытой лагуной Кислой губы и более закрытыми лагунами (лагуна губы Барсучья и лагуна рядом с озером Трехцветное).

Нарушение структуры сообщества и изменения АВС-индексов

Степень “нарушенности” структуры бентосных сообществ можно оценить с помощью различных математических методов и индексов, в частности АВС-индекса, который часто используется для тестирования экологического состояния донных сообществ. Этот индекс основан на сравнении кумулятивных кривых численности и биомассы, а его использование различными исследователями основано на том, что число видов и индивидуальная масса организмов увеличиваются с уменьшением стрессовой нагрузки (Warwick, 1986; Meire, Dereu, 1990).

В трех лагунах – в лагуне возле озера Трехцветное (-5.7 ± 3.1), лагуне губы Ермолинская (-1.3 ± 1.0) и лагуне губы Барсучья (-1.1 ± 1.9) – средние показатели АВС-индексов были отрицательными с нарушенной структурой сообщества макробентоса и преобладанием мелких видов детритофагов собирателей. Особенно нарушенной структурой характеризуется сообщество макробентоса лагуны возле озера Трехцветное. В наиболее открытой лагуне, расположенной на выходе из кутовой области губы Кислой, показатели индексов были положительными (8.7 ± 2.1) с преобладанием нормальных сообществ макробентоса с ненарушенной структурой и доминированием более крупных беспозвоночных животных – полихет *Nereimyra punctata*, *Terebellides stroemi*, *Ampharete acutifrons*, моллюсков *Macoma balthica* и *Musculus discors*, ракообразных *Diastylis scorpioides*, *Atylus carinatus*, *Caprella linearis*, морских звезд *Asterias rubens* и асцидий *Molgula griffithsii*.

Надо также отметить снижение показателей АВС-индексов в кутковых областях рассмотренных лагунных экосистем, где в основном преобладали мелкие виды моллюсков *Peringia ulvae* и олигохет *Tubificoides benedii*.

Из вышеизложенного следует, что лагунные экосистемы губы Барсучья, губы Ермолинская и возле озера Трехцветное характеризовались нарушенной структурой сообщества макробентоса. Они расположены в районах пониженной гидродинамики, повышенного осадконакопления, а также значительного влияния углеродной нагрузки и солености. Лагунная

экосистема кустовой области губы Кислой расположена в районе большей гидродинамической активности водных масс, несколько более высокой солености и характеризуется в основном нормальными сообществами макробентоса с ненарушенной структурой.

ОБСУЖДЕНИЕ

Всего в сублиторали исследованных лагун было обнаружено 39 видов бентосных беспозвоночных животных и 4 вида морских трав и водорослей. При этом наибольшего разнообразия достигали три группы макрозообентоса — полихеты (13 видов), моллюски (9 видов) и ракообразные (7 видов). В сообществе макробентоса были обнаружены солоноватоводные олигохеты (1 вид) и хирономиды (3 вида), что свидетельствует о влиянии пресноводного стока на эти экосистемы. Полученные данные по видовому составу и общим показателям структуры сообщества макробентоса свидетельствуют о преобладании в лагунах, имеющих большее сообщение с морем, сублиторальных менее эвригалинных видов зообентоса. В более закрытых лагунах экосистемах в основном доминировали литоральные эвригалинные виды беспозвоночных, что является следствием их заиленности, некоторой опресненности и удаленности от основного морского бассейна. Проведенный кластерный анализ выявил сходство макробентоса в более отгороженных от моря лагунах — лагуна рядом с озером Трехцветное, губе Барсучья и Ермолинская, где доминировали в основном литоральные эвригалинные виды беспозвоночных животных. В самой открытой к морю лагуна, расположенной на выходе из кустовой области губы Кислой, преобладали менее эвригалинные сублиторальные виды макробентоса. Ермолинская губа в этом ряду занимала промежуточное положение между наиболее открытой лагуной Кислой губы и более закрытыми лагунами (лагуна губы Барсучья и лагуна рядом с озером Трехцветное).

При этом наиболее высокими общими показателями структуры сообщества (видовое разнообразие и общая биомасса) характеризовались более открытые к морю лагуны, а более низкими — более отгороженные и удаленные от моря. За исключением показателей общей плотности, которые были выше в более отгороженных от моря лагунах, что объясняется преобладанием там мелких видов детритофагов-собирающих. В еще более отгороженных и удаленных от моря эстуарных экосистемах лагунальной экосистеме губы Никольская и солоноватом районе эстуария реки Черной — общие показатели структуры сообщества (включая общую плотность) были существенно сниженными по сравнению с рассмотренными нами лагунами. Однако если в губе Никольская это было связано с чрезмерным заилением осадков и процессами сульфатредукции, то в солоноватом районе эстуария реки Черной, как и в других типичных

эстуариях, — с воздействием низкой солености воды, что привело к падению видового разнообразия и преобладанию немногих пресноводных, солоноватоводных и морских эвригалинных видов (Khlebovich, 2015; Столяров, 2017, 2019; Лабай и др., 2022; Stolyarov, 2023). Более открытые морские лагуны, губы, небольшие морские заливы характеризуются, соответственно, более высокими значениями общих показателей структуры сообщества макробентоса (Комплексные исследования..., 2016; Брочкая и др., 1963; Chikina et al., 2014; Артемьев и др., 2017).

Полученные (Gravina et al., 1989; Лабай, 2015; Столяров, 2020; Gravina et al., 2020; Мардашова и др., 2020; Giampaolletti et al., 2023) данные по видовому разнообразию и структуре макробентоса в других лагунах экосистемах в зависимости от их соединения с морем хорошо согласуются с результатами наших исследований. Так, в пяти прибрежных лагунах на побережье Тирренского моря состав макрофауны в основном зависел от интенсивности связи с морем; чем сильнее была эта связь, тем большим числом видов характеризовалась лагуна (Gravina et al., 1989, 2020).

Рассмотренные лагунальные экосистемы за исключением лагуны, расположенной на выходе из кустовой области губы Кислой, характеризуются нарушенной структурой сообщества с преобладанием мелких видов детритофагов-собирающих. Особенно нарушенной структурой характеризуется сообщество макробентоса лагуны возле озера Трехцветное. В наиболее открытой лагуна, расположенной на выходе из губы Кислой, показатели ABC-индексов были положительными, что свидетельствует о преобладании в экосистеме нормальных сообществ макробентоса с ненарушенной структурой и доминированием более крупных видов зообентоса — полихет *Nereimyra punctata*, *Terebellides stroemi*, *Ampharete acutifrons*, моллюсков *Macoma balthica* и *Musculus discors*, ракообразных *Diastylis scorpioides*, *Atylus carinatus*, *Caprella linearis*, морских звезд *Asterias rubens* и асцидий *Molgula griffithsii*.

Таким образом, большинство рассмотренных нами лагунальных экосистем, за исключением наиболее открытой к морю, характеризуются нарушенной структурой сообщества макробентоса с преобладанием в основном мелких видов детритофагов-собирающих, что связано с негативным влиянием заиления, углеродной нагрузки и опреснения (особенно ранней весной во время снеготаяния или во время сильных дождей и т.д.).

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает благодарность руководству ББС МГУ, а также сотрудникам ББС МГУ за помощь в работе, предоставлении лаборатории, оборудования и судна.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках программы развития междисциплинарной научно-образовательной школы Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова «Будущее планеты и глобальные изменения окружающей среды».

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

- Артемов С.Н., Новоселов А.П., Левицкий А.Л.*, 2017. Таксономическое и видовое разнообразие макрозообентоса в Двинском заливе Белого моря // *Arct. Environ.* Т. 17. № 4. С. 308–320.
- Броцкая В.А., Жданова Н.Н., Семенова Н.Л.*, 1963. Донная фауна Великой Салмы и прилегающих районов Кандалакшского залива Белого моря // *Труды Беломорской биологической станции МГУ.* Т. 2. М.: Изд-во Моск. ун-та. С. 159–182.
- Комплексные исследования Бабьего моря, полуизолированной беломорской лагуны: геология, гидрология, биота – изменения на фоне трансгрессии берегов, 2016. Труды Беломорской биостанции МГУ. Т. 12 / Под общ. ред. Мокиевского В.О., Исаченко А.И., Дгебуадзе П.Ю., Цетлина А.Б. М.: Товарищество научных изданий КМК. 243 с.
- Лабай В.С.*, 2015. Видовой состав макрозообентоса лагуны о. Сахалин // *Изв. ТИНРО.* Т. 183. С. 125–144.
- Лабай В.С., Корнеев Е.С., Абрамова Е.В., Ушаков А.А., Ахмадеева Е.С.*, 2022. Макробентос эстуария типичной «лососевой» реки острова Сахалин (на примере р. Мануй) // *Известия ТИНРО.* Т. 202. № 3. С. 640–660.
- Мардашова М.В., Воронов Д.А., Краснова Е.Д.*, 2020. Бентосные сообщества прибрежных водоемов на разных стадиях изоляции от моря в окрестностях беломорской биостанции МГУ (Кандалакшский залив Белого моря) // *Зоологический журнал.* Т. 99. № 7. С. 819–837. [*Mardashova M.V., Voronov D.A., Krasnova E.D.*, 2020. Benthic Communities of Coastal Water Bodies at Different Stages of Isolation from the White Sea in the Vicinity of the White Sea Biological Station, Moscow State University, Kandalaksha Bay, White Sea // *Biology Bulletin.* V. 47. № 9. P. 159–1178. (in Russian)].
- Столяров А.П.*, 2017. Особенности структуры и тенденции изменений сообщества мак-робентоса лагуны экосистемы Ермолинской губы (Кандалакшский залив, Белое море) // *Зоологический журнал.* Т. 96. № 4. С. 383–399.
- Столяров А.П.*, 2019. Видовое разнообразие и трофическая структура литоральных сообществ макробентоса эстуария реки Черной (Кандалакшский залив, Белое море) // *Бюллетень МОИП. Отдел биологический.* Т. 124. № 4. С. 19–28.
- Столяров А.П.*, 2020. Видовое разнообразие и трофическая структура сообществ макробентоса в лагунах экосистемах (Кандалакшский залив, Белое море) // *Зоологический журнал.* Т. 99. № 1. С. 3–12. [*Stolyarov A.P.*, 2020. Species diversity and trophic structure of macrobenthos communities in lagoon ecosystems (Kandalaksha Bay, White Sea) // *Biology Bulletin.* V. 47. № 8. P. 887–896. (in Russian)].
- Bird E.C.F.*, 1994. Physical setting and geomorphology of coastal lagoons. In *Coastal Lagoon Processes.* Kjerfve B. (ed.). Amsterdam: Elsevier Oceanography Series. P. 9–39.
- Brundu G., Magni P.*, 2021. Context-dependent effect of serpulid reefs on the variability of soft-bottom macrobenthic assemblages in three Mediterranean lagoons (Sardinia, Italy) // *Estuarine, Coastal and Shelf Science.* V. 2625. art. no. 107589 (12 p.). <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2021>
- Chikina M.V., Spiridonov V.A., Mardashova M.V.*, 2014. Spatial and temporal variability of coastal benthic communities in the Keretsky Archipelago area and in the Velikaya Salma strait (Karelian coast, the White Sea) // *Oceanology.* V. 54. № 1. P. 54–65.
- Giangrande A., Gravina M.F.*, 2015. Brackish-water polychaetes, good descriptors of environmental changes in space and time // *Transit. Waters Bull.* V. 9. № 1. P. 42–55.
- Giampaolletti J., Sbrana A., Magni P., Gravina M.F.*, 2023. Macrobenthos of the Tortoli Lagoon: A peculiar case of high benthic biodiversity among Mediterranean lagoons // *Diversity.* V. 15. Iss. 6. № 783 (12 p.). <https://doi.org/10.3390/d15060783>
- Gravina M.F., Ardizzone G.D., Scaletta F., Chimenez C.*, 1989. Descriptive analysis and classification of benthic communities in some Mediterranean coastal lagoons (Central Italy) // *Marine Ecology.* V. 10. № 2. P. 141–166.
- Gravina M.F., Cabiddu S., Como S., Floris A., Padedda B.M., Pusceddu A., Magni P.*, 2020. Disentangling heterogeneity and commonalities in nanotidal Mediterranean lagoons through environmental features and macrozoobenthic assemblages // *Estuar. Coast. Shelf Sci.* V. 237. № 106688 (24 p.). <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2020>
- Kennish M.J., Paerl H.W.*, 2010. Coastal lagoons: critical habitats of environmental change. In *Coastal Lagoons: Critical Habitats of Environmental Change.* Kennish M.J., and Paerl H.W. (eds). Boca Raton: CRC Press. P. 1–15.

- Kjerfve B.*, 1994. Coastal Lagoons. In Coastal lagoon processes. Kjerfve B. (ed.). Amsterdam: Elsevier Oceanography Series. P. 1–8.
- Khlebovich V.V.*, 2015. Applied aspects of the concept of critical salinity // *Biol. Bull. Rev.* V. 5. № 6. P. 562–567.
- Lefrere L., Ouassas M., Guillois B., Gillet P., Moukrim A.*, 2015. Macrobenthic community structure of soft-bottom sediments in the Khnifiss lagoon, South of Morocco // *Mar. Environ. Sci.* V. 6. № 11. P. 2226–2236.
- Magni P., Vesal S.E., Giampaolletti J., Como S., Gravina M.F.*, 2023. Joint use of biological traits, diversity and biotic indices to assess the ecological quality status of a Mediterranean transitional system // *Ecological Indicators.* V. 147. № 109939 (14 p.)
<https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2023>
- Meire P.M., Dereu J.*, 1990. Use of the abundance/biomass comparison method for detecting environmental stress: some considerations based on intertidal macrozoobenthos and bird communities // *J. Appl. Ecol.* V. 27. P. 703–717.
- Pianka E.R.*, 1974. Niche overlap and diffuse competition // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* V. 71. P. 2141–2145.
- Shannon C.E.*, 1948. The mathematical theory of communication // *Bell System Technical Journal.* V. 27. P. 379–423, 623–656.
- Stolyarov A.P.*, 2023. Characteristics of the Specific, Spatial, and Trophic Structure of Macrobenthos in the Lagoon Ecosystem of Nikol'skaya Bay (Kandalaksha Gulf, White Sea) // *Moscow University Biological Sciences Bulletin.* V. 78. № 1. P. 31–38. DOI: 10.3103/S0096392523010054
- Warwick R.M.*, 1986. A new method for detecting pollution effects on marine macrobenthic communities // *Marine Biology.* V. 92. P. 557–562.
- Warwick R.M., Pearson R.H., Ruswahyuni*, 1987. Detection of pollution effects on marine macrobenthos: further evaluation of the species abundance/biomass method // *Mar. Biol.* V. 95. P. 193–200.

SPECIES DIVERSITY AND STRUCTURAL FEATURES OF MACROBENTHOS IN COASTAL LAGOON ECOSYSTEMS, THE KANDALAKSHA BAY, WHITE SEA TAKEN AS AN EXAMPLE

A. P. Stolyarov*

Lomonosov Moscow State University, Department of Biology, Moscow, 119234 Russia

*e-mail: macrobenthos@mail.ru

The Kandalaksha Bay of the White Sea taken as an example, the present study is devoted to its coastal lagoon ecosystems known to differ in their species diversity and structural features, including macrobenthos. Features of the species composition, spatial structure and diversity of macrobenthic sublittoral communities in 4 coastal lagoon ecosystems of the White Sea were studied and analyzed. In the sublittoral of the study lagoons, 39 species of zoobenthos and 4 species of sea weeds and algae (*Zostera marina*, *Cladophora sericea*, *Ruppia maritima*, *Salicornia pojarkovae*) were found. The lowest indices of species diversity and biomass of macrobenthos were revealed in lagoons significantly fenced off and remote from the sea, where littoral eurytopic small species of zoobenthos (*Macoma balthica*, *Peringia ulvae*, *Tubificoides benedii*, *Littorina littorea*, *Mytilus edulis*, *Chironomus salinarius*) were found to mainly dominate. In the lagoons in which the connection to the sea was stronger, less euryhaline sublittoral invertebrate species prevailed with higher indices of species diversity and total biomass of the macrobenthos community (*Nereimyra punctata*, *Terebellides stroemi*, *Caprella linearis*, *Asterias rubens*, *Molgula griffithsii*). Most of the lagoon ecosystems we examined, with the exception of the one most open to the sea, were characterized by low values of ABC-indices and a disturbed structure of the macrobenthos community with the predominance of mainly small species of detritophages, this being associated with the negative effects of siltation, carbon loading and salinity (especially in spring or during the times of heavy rain).

Keywords: biota, benthos, distribution, dominance structure, disturbance

УДК 595.4

NEW FAUNISTIC AND TAXONOMIC DATA ON ORIBATID MITES (ACARI, ORIBATIDA) OF CUBA

© 2024 S. G. Ermilov*, A. V. Tolstikov**

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

*e-mail: ermilovacari@yandex.ru

**e-mail: atolus@yahoo.com

Received November 22, 2024

Revised December 08, 2024

Accepted December 11, 2024

The present study is based on the oribatid mite material collected from the Pinar del Río Province, Cuba. A list of 22 species, belonging to 17 genera and 13 families, is presented. Nine species are reported from Cuba for the first time. Two new species are described from aquatic plants: *Tyrphonothrus pinarensis* Ermilov sp. n. (Malaconothridae) and *Scheloribates (Topobates) rioensis* Ermilov sp. n. (Scheloribatidae). The tritonymphal instar of *T. pinarensis* is described.

Keywords: *Tyrphonothrus*, *Scheloribates (Topobates)*, morphology, taxonomy, Neotropical fauna, new record, tritonymph

DOI: 10.31857/S0044513424070026, **EDN:** uggohq

The fauna and taxonomy of Cuba's oribatid mites (Acari, Oribatida) have been extensively studied in recent years (e.g., Subías, Shtanchaeva, 2021; Ermilov, 2023; Ermilov et al., 2023). Our work is based on materials collected from two locations in Pinar del Río (Cuba's westernmost province). The primary goal of our paper is to present a list of all identified taxa, including new records. The secondary goal is to describe two new species from aquatic plants. One of these species (represented by adults and tritonymphs) belongs to the genus *Tyrphonothrus* Knülle 1957 (family Malaconothridae), while the other (represented by adults) – to the subgenus *Scheloribates (Topobates)* Grandjean 1958 (family Scheloribatidae).

Tyrphonothrus comprises about 90 species (see different taxonomic opinions in Colloff, Cameron, 2013; Subías, 2022; Subías, 2023 online version), which have a cosmopolitan distribution. The main generic traits for adults were summarized by Colloff and Cameron (2013). *Scheloribates (Topobates)* comprises about 30 species (Subías, 2022; Subías, 2023 online version; Ermilov, Yurtaev, 2023), which have a cosmopolitan distribution except the Nearctic and Antarctic areas. The main subgeneric traits for adults were summarized by Weigmann and Miko (1998).

Before our research, *Scheloribates (Topobates)* had never been registered in Cuba, and only one *Tyrphonothrus* species – *T. hauseri* (Mahunka 1984) – was recorded from Cuba (Ermilov et al., 2016).

MATERIALS AND METHODS

S p e c i m e n s. Samples (unknown data and collector; collection of the Tyumen State University Museum of Zoology, Tyumen, Russia) were collected from two locations in Cuba: 1 – Pinar del Río Province, Las Terrazas, Baños de San Juan, aquatic plants; 2 – same but litter under palms.

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

T e r m i n o l o g y. Morphological terminology used in this paper mostly follows that of papers on *Tyrphonothrus* and *Scheloribates (Topobates)* (e.g., Grandjean, 1958; Ermilov, Rybalov, 2023; Ermilov, Yurtaev, 2023); also, see Norton (1977) for leg setal nomenclature and Norton and Behan-Pelletier (2009) for overview.

Abbreviations and notations. Pro-dorsum: *lam* = lamella; *car* = carina; *plam* = pro-lamella; *tlam* = translamella; *slam* = sublamella;

kf = keel-shaped ridge; *ro*, *le*, *in*, *bs*, *ex/ex*₁ = rostral, lamellar, interlamellar, bothridial, and exobothridial setae, respectively; *ex*₂ = vestige of second exobothridial seta; *D* = dorsophragma; *P* = pleurophragma. Notogaster: *mnr* = medial notogastral ridge; *sb* = striate band; *c*, *cp*, *d*, *e*, *f*, *da*, *dm*, *dp*, *la*, *lm*, *lp*, *h*, *p* = setae; *Sa*, *S1*, *S2*, *S3* = sacculi; *ia*, *im*, *ip*, *ih*, *ips* = lyrifissures/cupules; *gla* = opisthonotal gland opening. Gnathosoma: *a*, *m*, *h* = anterior, middle seta of gena and hypostomal seta of mentum, respectively; *d*, *l*, *cm*, *acm*, *ul*, *su*, *lt*, *vt*, *inf*, *sup* = palp setae; ω = palp solenidion; *ep* = postpalpal seta; *cha*, *chb* = cheliceral setae; *Tg* = Trägårdh's organ. Epimeral and lateral podosomal regions: *1a*, *1b*, *1c*, *2a*, *3a*, *3b*, *3c*, *4a*, *4b*, *4c* = epimeral setae; *z* = aperture of supracoxal gland; *Ah* = humeral porose area; *PdI*, *PdII* = pedotecta I and II, respectively; *dis* = discidium; *cir* = circumpedial carina. Anogenital region: *g*, *ag*, *an*, *ad* = genital, aggenital, anal, and adanal setae, respectively; *ian*, *iad* = anal and adanal lyrifissures/cupules, respectively; *po* = preanal organ. Legs: *Tr*, *Fe*, *Ge*, *Ti*, *Ta* = trochanter, femur, genu, tibia, and tarsus, respectively; *pa* = porose area; ω , σ , φ = solenidia; ε = famulus; *d*, *l*, *v*, *ev*, *bv*, *ft*, *tc*, *it*, *p*, *u*, *a*, *s*, *pv*, *pl* = setae. Instars: TN = tritonymph; AD = adult.

LIST OF IDENTIFIED TAXA

Trhypochthoniidae

Archezogetes magnus (Sellnick 1925): 1 (3 ex.), 2 (1 ex.). Distribution: Tropical.

Malaconothridae

Tyrphonothrus pinarensis Ermilov sp. n.: 1 (25 ex.).

Oppiidae

Aeroppia maldivesensis Ermilov et Joharchi 2022: 1 (9 ex.), 2 (2 ex.). Distribution: Maldives, Cuba.

Multioppia (Hammeroppia) insularis Mahunka 1985: 2 (3 ex.). Distribution: Neotropical. New record of the species in Cuba.

Pseudoamerioppia barrancensis (Hammer 1961): 1 (3 ex.). Distribution: Neotropical, Oriental, Western Africa, Canary Islands

Tectocephidae

Tectocephus sarekensis Trägårdh 1910: 1 (1 ex.). Distribution: Cosmopolitan. New record of the species in Cuba.

Carabodidae

Gymnobodes sp.: 2 (1 ex.).

Hydrozetidae

Hydrozetes lemnae (Coggi 1897): 1 (5 ex.). Distribution: Semicosmopolitan. New record of the species in Cuba.

Ceratozetidae

Heterozetes heleios Behan-Pelletier 1998: 1 (1 ex.). Distribution: Costa Rica. New record of the species in Cuba.

Punctoribatidae

Lamellobates botari Balogh et Mahunka 1977: 1 (13 ex.). Distribution: Neotropical.

Lamellobates molecula (Berlese 1916): 1 (47 ex.), 2 (16 ex.). Distribution: Tropical, Subtropical.

Mochlozetidae

Mochlozetes penetrabilis Grandjean 1930: 1 (3 ex.). Distribution: Tropical, Japan.

Schelorbitidae

Muliercula orixaensis (Badejo, Woas et Beck 2002): 1 (1 ex.). Distribution: Neotropical. New record of the species in Cuba.

Schelorbitates fimbriatus Thor 1930: 1 (16 ex.). Distribution: Tropical, Subtropical.

Schelorbitates praeincisus praeincisus (Berlese 1910): 1 (1 ex.), 2 (2 ex.). Distribution: Tropical.

Schelorbitates (Hemileius) major (Mahunka 1985): 2 (1 ex.). Distribution: Neotropical. New record of the species in Cuba.

Schelorbitates (Hemileius) suramericanus (Hammer 1958): 1 (1 ex.). Distribution: Neotropical, U.S.A. (Kentucky).

Schelorbitates (Topobates) rioensis Ermilov sp. n.: 1 (2 ex.).

Haplozetidae

Protoribatates paracapucinus (Mahunka 1988): 1 (12 ex.). Distribution: Tropical, Subtropical.

Oribatulidae

Phauloppia gracilis Sellnick 1952: 2 (3 ex.). Distribution: Bermuda. New record of the species in Cuba.

Galumnidae

Galumna australis (Berlese 1914): 1 (1 ex.). Distribution: Neotropical. New record of the species in Cuba.

Pergalumna silvatica Hammer 1961: 2 (1 ex.). Distribution: Neotropical. New record of the species in Cuba.

The list includes 22 species belonging to 17 genera and 13 families. Of these, two species are new to science and one species is unidentified. Nine species (*Multioppia (Hammeroppia) insularis*, *Tectocephus sarekensis*, *Hydrozetes lemnae*, *Heterozetes heleios*, *Muliercula orixaensis*, *Schelorbitates (Hemileius) major*, *Phauloppia gracilis*, *Galumna australis*, *Pergalumna silvatica*) are recorded for the first time from Cuba. Of the 19 identified known species, eight are known only from the Neotropical region, nine have a broader distribution (more than one geographical region), and two are cosmopolitan/semicosmopolitan. Four species (*Archezogetes magnus*, *Aeroppia maldivesensis*, *Lamellobates molecula*, *Schelorbitates praeincisus praeincisus*) were found in both of the

examined locations, while the rest of the species were collected from only one of the two locations (in particular, 13 species from aquatic plants and five species from litter under palms).

TAXONOMY

Tyrphonothrus pinarensis Ermilov sp. n.

(Figs 1–3)

Type material. Holotype (♀), 24 paratypes (♀♀) and three tritonymphs: Cuba, Pinar del Río Province, Las Terrazas, Baños de San Juan, aquatic plants (unknown data and collector; collection of the Tyumen State University Museum of Zoology, Tyumen, Russia).

The holotype is deposited in the collection of the Senckenberg Museum of Natural History, Görlitz, Germany; 24 paratypes and three tritonymphs are deposited

in the collection of the Tyumen State University Museum of Zoology, Tyumen, Russia. All specimens are preserved in 70% solution of ethanol with a drop of glycerol.

Diagnosis of adult. Body length: 555–585. Notogaster with small sparse foveolae. Lateral carina directed to insertion of lamellar seta. Rostral and lamellar setae medium-sized, setiform, barbed; interlamellar seta long, setiform, barbed; $in > le > ro$; exobothridial seta ex_1 short, setiform, barbed. Medioposterior part of notogaster slightly widening. Notogaster with two longitudinal medial ridges. Notogastral setae e_2, h_1, p_2, h_2 long (h_2 longest), subflagellate, barbed; others short, setiform, barbed; p_3 located anteriorly to p_2 . Epimeral setal formula: 3–1–2–3; all setae short, setiform, roughened. Six pairs of genital setae, all short, setiform, smooth or roughened, directed backwards; anal and adanal setae short, setiform, roughened. Tridactylous;

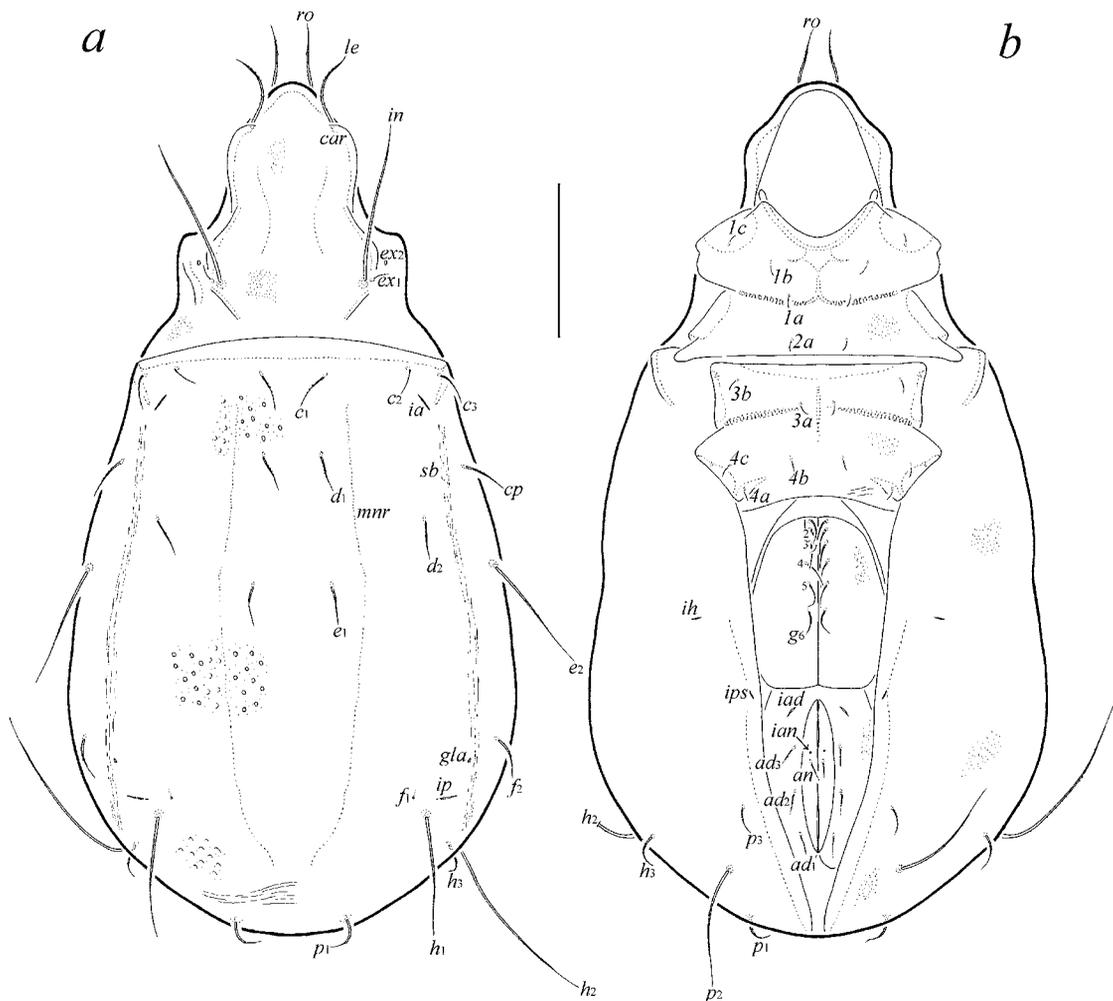


Fig. 1. *Tyrphonothrus pinarensis* Ermilov sp. n., adult (gnathosoma and legs not shown): *a* – dorsal view, *b* – ventral view. Scale bar 100 μ m.

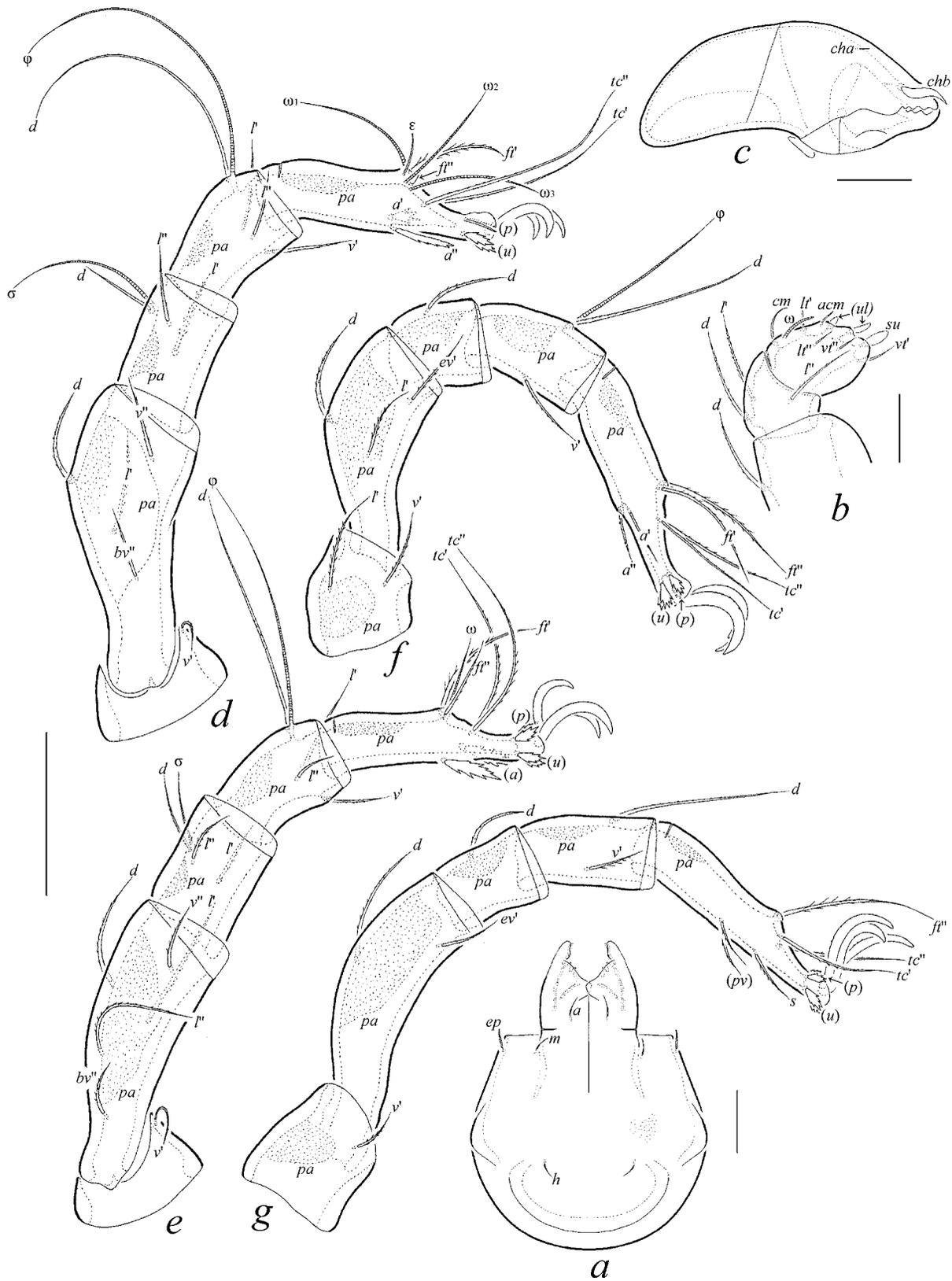


Fig. 2. *Tyrphonothus pinarensis* Ermilov sp. n., adult: *a* – subcapitulum, ventral view; *b* – distal part of palp, right, antiaxial view; *c* – chelicera, right, antiaxial view; *d* – leg I, right, antiaxial view; *e* – leg II, right, antiaxial view; *f* – leg III, left, antiaxial view; *g* – leg IV, left, antiaxial view. Scale bar, μm: *a*–*c* – 20; *d*–*g* – 50.

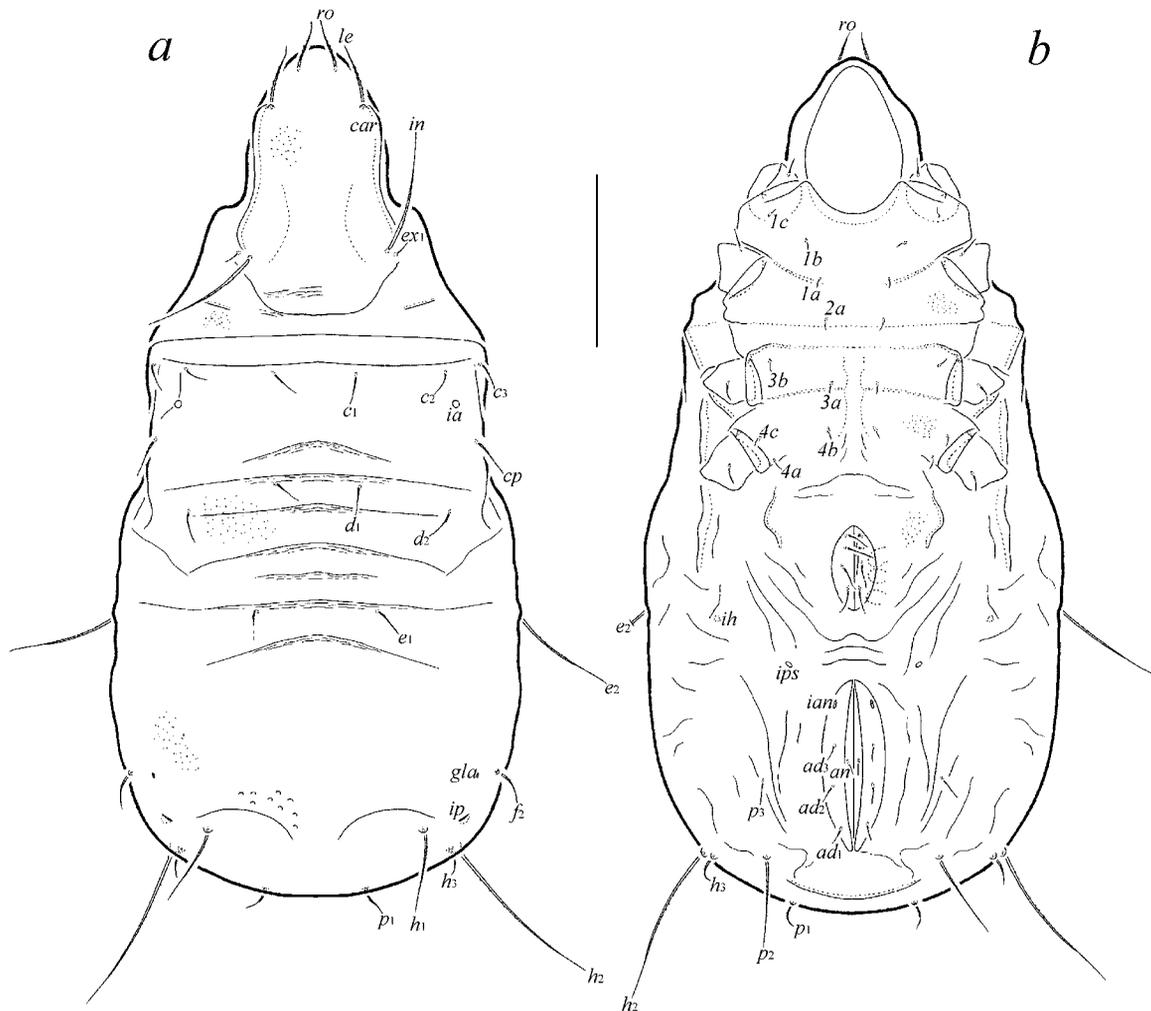


Fig. 3. *Tyrphonostrus pinarensis* Ermilov sp. n., tritonymph (gnathosoma and legs not shown): *a* – dorsal view, *b* – ventral view. Scale bar 100 μ m.

setae *p* on tarsi II–IV, *u* on tarsi I–IV, *a'* on tarsus I, and *a* on tarsus II short, phylliform, with distal spines; seta *ft'* on tarsus I tubercle-like.

Description of adult. Measurements. Body length: 585 (holotype), 555–585 (paratypes); notogastral width: 315 (holotype), 300–315 (paratypes).

Integument. Body color light brown. Body surface densely porose and covered by thin gel-like cerotegument; lateral part of notogaster (medial to setae *cp*, *e*₂, *f*₂) with longitudinal striate cerotegumental band; notogaster sparsely foveolate (diameter of foveola up to 7).

Prodorsum. Rostrum broadly rounded. Lateral carina well-developed (distinctly visible in dorsal view), directed to insertion of lamellar seta. Rostral (52–60), lamellar (60–67), interlamellar (94–106) setae, and

exobothridial seta *ex*₁ (15–19) setiform, barbed; exobothridial seta *ex*₂ vestigial.

Notogaster. Anterior margin slightly convex medially. Medioposterior part of notogaster slightly widening. Two longitudinal medial ridges present but often poorly observed in dorsal aspect (versus distinctly visible in dorsolateral aspect). Notogastral setae *e*₂, *h*₁, *p*₂ (86–94), and *h*₂ (135–150) subflagellate, barbed; *c*₂, *p*₃ (19–22) and others (30–34) setiform, barbed; *p*₃ located anteriorly to *p*₂, both distant from each other; alveolus of *f*₁ visible. Opisthonotal gland opening and all notogastral lyrifissures distinct in transmitted light.

Gnathosoma. Subcapitulum size: 97–101 × 75–82; subcapitular setae (*a*: 11; *m*, *h*: 7) setiform, roughened; three pairs of adoral setae (5) setiform, smooth. Palp length: 45–49; formula: 0–0–1–3–9(+ ω); postpalpal

Table 1. Leg setation and solenidia of adult and tritonymph *Tyrphonothrus pinarensis* Ermilov sp. n.

Leg	Tr	Fe	Ge	Ti	Ta
I	v'	d, l', bv'', v''	(l), dσ	(l), v', dφ	(ft), (tc), (p), (u), (a), ε, ω ₁ , ω ₂ , ω ₃
II	v'	d, (l), bv'', v''	(l), dσ	(l), v', dφ	(ft), (tc), (p), (u), (a), ω ₁
III	l', v'	d, l', ev'	d	v', dφ	(ft), (tc), (p), (u), (a)
IV	v'	d, ev'	d	d, v'	ft'', (tc), (p), (u), s, (pv)

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

seta (7) spiniform, barbed. Chelicera (length: 90–101) with two setae: *cha* (4) spiniform, smooth; *chb* (15) fal-ciform, smooth.

Epimeral region. Epimeral setal formula: 3–1–2–3; all setae (9–13) setiform, roughened.

Anogenital region. Six pairs of genital setae (22–26) setiform, smooth or roughened, directed backwards; anal (13–15) and adanal setae (19–22) setiform, rough-ened. Anal and adanal lyrifissures distinct.

Legs. Tridactylous; claws similar in size, dorsally slightly barbed. All segments with distinct dorsoantiax-ial porose area. Formulas of leg setation and solenidia: I (1–4–3–4–11) [1–1–3], II (1–5–3–4–10) [1–1–1], III (2–3–1–2–10) [0–1–0], IV (1–2–1–2–10) [0–0–0]; homology of setae and solenidia indicated in Table 1. Setae *p* on tarsi II–IV, *u* on tarsi I–IV, *a'* on tarsus I, and *a* on tarsus II have specific form (short, phylliform, with distal spines); seta *ft''* on tarsus I tu-bercle-like.

Description of tritonymph. Measurements. Total length of tritonymph: 525–530. Total width of tritonymph: 240–255.

Integument. Body colorless to light yellowish. Body surface densely porose (especially well visible in epimer-al region) and covered by gel-like and sparsely microtu-berculate cerotegument; additionally, gastronotum with transverse folds, anogenital region irregularly folded; posterior part of notogaster partially foveolate (diami-ter of foveola up to 7).

Prodorsum. Relatively short, about 1/2 length of gas-tronotic region. Rostrum broadly rounded. Lateral carina well-developed (distinctly visible in dorsal view). Rostral (41–49), lamellar (49–60), interlamellar (71–75) setae, and exobothridial seta *ex*₁ (15–17) setiform, barbed.

Gastronotic region. Posteriorly rounded. Notogastral setae *e*₂, *h*₁, *p*₂ (71–75), and *h*₂ (110–123) subflagellate, barbed; *c*₂, *p*₃ (15) and others (19–22) setiform, barbed; alveolus of *f*₁ not visible. Opisthonotal gland opening and all cupules distinct in transmitted light.

Gnathosoma. Generally, similar to adult, except smaller sizes.

Epimeral region. Epimeral setal formula: 3–1–2–3; all setae (7–11) setiform, roughened.

Anogenital region. Four pairs of genital setae (17–22) setiform, smooth or roughened, directed backwards; anal and adanal (11–15) setae setiform, roughened. Anal and adanal cupules distinct.

Legs. Generally, similar to adult but all tarsi with one claw.

Comparison. The adult *Tyrphonothrus pinarensis* Ermilov sp. n. is similar to *Tyrphonothrus crassipes* (Ram-adan, Ismail et Mustafa 2017) (= *Malaconothrus ramadani* Ramadan, Ismail et Mustafa 2018; = *Malaconothrus trans-versus* Ramadan, Ismail, Mustafa, 2018) from Egypt (see Ramadan et al., 2017, 2018; Ermilov, 2021) in having fove-olate notogaster, two longitudinal medial notogastral ridg-es, slightly widening medioposterior part of the notogaster, six pairs of genital setae, and tridactylous legs. The two species are also similar in the presence of phylliform setae *p* and *u* with distal spines on tarsi II–IV and I–IV, respec-tively. However, the new species differs from *T. crassipes* in the presence of barbed (versus smooth) notogastral setae *e*₂, *h*₁, *p*₂, *h*₂, distinctly shorter interlamellar setae, one (versus two) pair of setae on the epimere II, and setiform (versus phylliform, with distal spines) setae (*a*) and (*pv*) on leg tarsi III and IV, respectively.

Etymology. The specific epithet *pinarensis* re-fers to Pinar del Río, the province of origin of the new species.

***Schelorbates (Topobates) rioensis* Ermilov sp. n.**

(Figs 4, 5)

Type material. Holotype (♀) and one paratype (♂): Cuba, Pinar del Río Province, Las Terrazas, Baños de San Juan, aquatic plants (unknown data and collec-tor; collection of the Tyumen State University Museum of Zoology, Tyumen, Russia).

The holotype is deposited in the collection of the Senckenberg Museum of Natural History, Görlitz, Ger-many; one paratype is deposited in the collection of the Tyumen State University Museum of Zoology, Tyumen, Russia. All specimens are preserved in 70% solution of ethanol with a drop of glycerol.

Diagnosis of adult. Adult. Body length: 345–360. Pteromorph striate. Rostrum rounded.

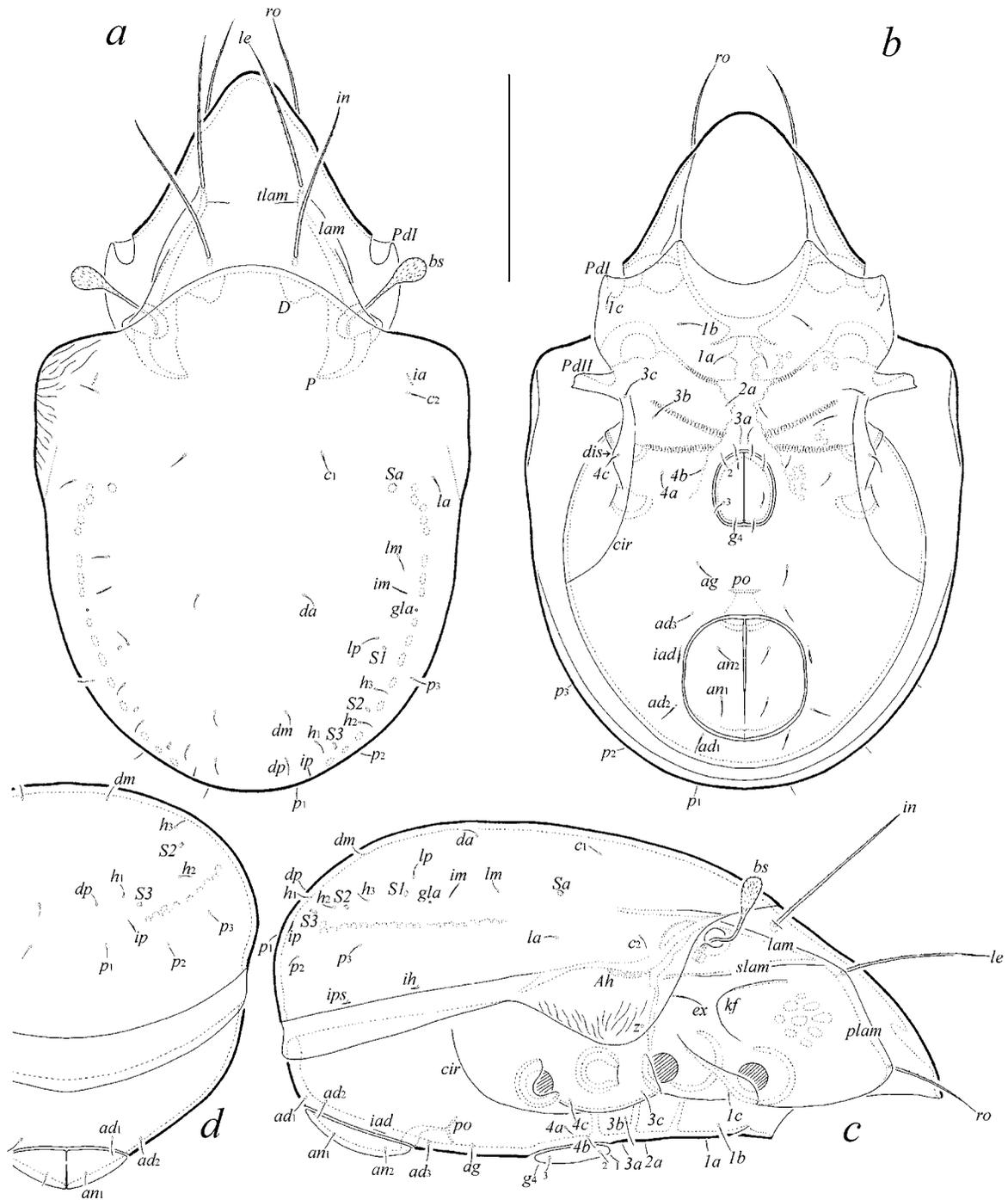


Fig. 4. *Schelorbates (Topobates) rioensis* Ermilov sp. n., adult (gnathosoma and legs not shown): *a* – dorsal view, *b* – ventral view, *c* – right lateral view, *d* – posterior view. Scale bar 100 μ m.

Prolamella complete; translamella present, interrupted medially. Rostral, lamellar and interlamellar setae long, setiform, barbed; $in > le > ro$; bothridial seta long, clavate, with large, rounded distally, barbed head. Fourteen pairs of notogastral setae (one seta of *c*-row absent), all short, setiform, roughened; *dm* and *dp* strongly

shifted in posterior part of notogaster. Four pairs of sacculi. Epimeral and anogenital setae short, setiform, roughened. Pedotectum II with small posterolateral tooth. Circumpedal carina long. Heterotridactylous; tibiae I, II with ventrobasal tooth; tarsus I with 19 setae (*l'* absent); genu I with two setae (*v'* absent).

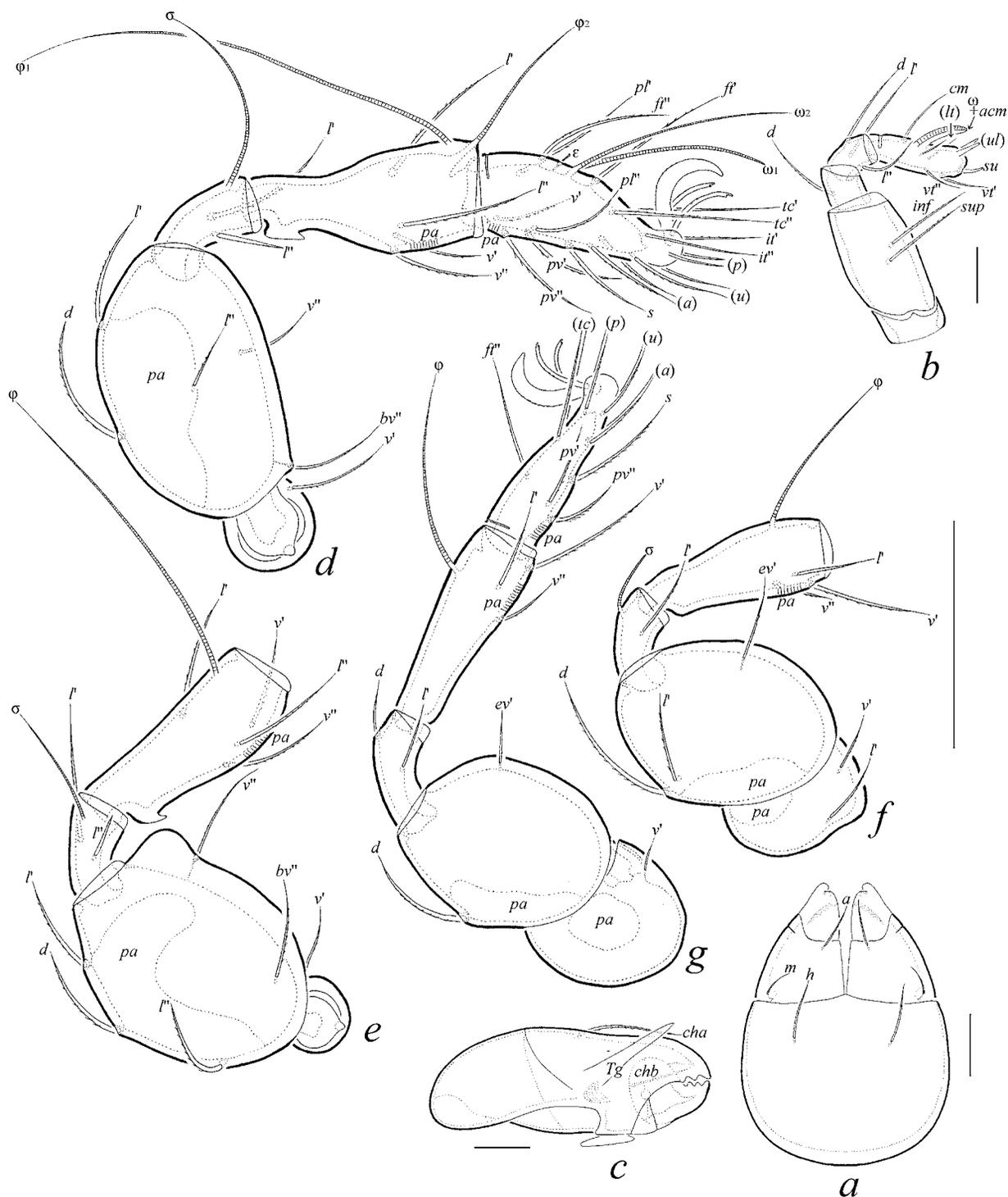


Fig. 5. *Schelolibates (Topobates) rioensis* Ermilov sp. n., adult: *a* – subcapitulum, ventral view; *b* – palp, right, antiaxial view; *c* – chelicera, left, paraxial view; *d* – leg I, right, antiaxial view; *e* – leg II (without tarsus), right, antiaxial view; *f* – leg III (without tarsus), left, antiaxial view; *g* – leg IV, left, antiaxial view. Scale bar, μm : *a*, *c* – 20; *b* – 10; *d*–*g* – 50.

Table 2. Leg setation and solenidia of adult and tritonymph *Schelorbates (Topobates) rioensis* Ermilov sp. n.

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

Notes. See Table 1 for explanations.

Description of adult. Measurements. Body length: 360 (holotype), 345 (paratype); notogaster width (level pteromorphs): 240 (holotype), 225 (paratype); ventral plate width: 210 (holotype), 180 (paratype).

Integument. Body color brown. Body surface densely microfoveolate (visible only under high magnification); additionally, pteromorph clearly striate.

Prodorsum. Rostrum rounded. Lamella about 1/2 length of prodorsum; prolamella complete (reaching insertion of *ro*); translamella present, and interrupted medially, represented by two lines nearly lamellae; sublammella and lateral keel-shaped ridge distinct; sublammellar porose area not observed. Rostral (52–60), lamellar (75–82) and interlamellar (90–94) setae setiform, barbed; exobothridial seta (17–19) setiform, slightly barbed; bothridial seta (49–56) with roughened stalk and large, clavate (rounded distally), barbed head. Dorsosejugal porose area not observed.

Notogaster. Pteromorph triangular, rounded; pteromorphical hinge absent. Fourteen pairs of notogastral setae present (one seta of *c*-row absent), all (7) setiform, roughened; *dm* and *dp* strongly shifted in posterior part of notogaster. Four pairs of sacculi with small opening and drop-like channel. Opisthotal gland opening and all lyrifissures distinct.

Gnathosoma. Subcapitulum size: 94–97 × 67–69; subcapitular setae (*a*: 17–19; *m*: 13–15; *h*: 19–22) setiform, roughened; *m* thinner than *a* and *h*; two pairs of adoral setae (11–13) setiform, barbed. Palp length: 60–64; formula: 0–2–1–3–9(+ω); postpalpal seta (7) spiniform, roughened. Chelicera length: 105–112; setae (*cha*: 35–37; *chb*: 22–26) setiform, barbed.

Epimeral and lateral podosomal regions. Epimeral formula: 3–1–3–3; all setae (*1b*, *3b*: 17–19; *3c*, *4c*: 13–15; others: 9–11) setiform, roughened. Humeral porose area *Ah* elongate oval, *Am* not observable. Pedotectum II with small posterolateral tooth. Discidium broadly triangular. Circumpedal carina long, directed to pedotectum II.

Anogenital region. Genital (7–9), aggenital (9–11), anal (9–11), and adanal (9–11) setae setiform, roughened. Adanal lyrifissure distinct. Marginal porose area not observed.

Legs. Heterotridactylous; median claw thick, lateral claws thin, with small tooth distoventrally, all claws

dorsally slightly barbed. Ventrobasal tooth of tibiae I, II well observable. Proximoventral porose area on tarsi I–IV, distoventral porose area on tibiae I–IV, dorso-paraxial porose area on femora I–IV and on trochanters III, IV distinct. Formulas of leg setation and solenidia: I (1–5–2–4–19) [1–2–2], II (1–5–2–4–15) [1–1–2], III (2–3–1–3–15) [1–1–0], IV (1–2–2–3–12) [0–1–0]; homology of setae and solenidia indicated in Table 2. Seta *s* on tarsus I setiform (not eupathidial), barbed, located between (*a*) and (*pv*).

Comparison. The adult of *Schelorbates (Topobates) rioensis* Ermilov sp. n. is similar to that of *S. (T.) alvaradoi* Pérez-Íñigo 1969 from Europe (see Pérez-Íñigo, 1969; Weigmann, Miko, 1998) in having heterotridactylous legs, short notogastral setae and clavate bothridial seta. However, the new species differ from *S. (T.) alvaradoi* in the presence of striate (versus not striate) pteromorphs, four (versus five) pairs of notogastral sacculi, and the position of the notogastral setae *dm* and *dp* (strongly shifted in the posterior part of the notogaster versus not shifted).

Etymology. The specific epithet *rioensis* refers to Pinar del Río, the province of origin of the new species.

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors are thankful to Prof. Em. Dania Prieto Trueba (University of Havana, Havana, Cuba) for long-term cooperation and providing references; two anonymous reviewers for valuable comments; and Dr. Denis V. Sharapov (Tyumen State University, Tyumen, Russia) for English language editing.

FUNDING

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

ETHICS APPROVAL AND CONSENT TO PARTICIPATE

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

CONFLICT OF INTEREST

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

REFERENCES

- Colloff M.J., Cameron S.L.*, 2013. A phylogenetic analysis and taxonomic revision of the oribatid mite family Malaconothridae (Acari: Oribatida), with new species of *Tyrphonothrus* and *Malaconothrus* from Australia // *Zootaxa*. V. 3681. № 4. P. 301–346.
- Ermilov S.G.*, 2021. Taxonomic notes on Malaconothridae (Acari, Oribatida) associated with water hyacinth in Egypt // *Zootaxa*. V. 4949. № 3. P. 589–590.
- Ermilov S.G.*, 2023. Taxonomic contribution to the knowledge of the oribatid mite genus *Schalleria* (Acari, Oribatida, Microzetidae), with description of a new species from Cuba // *Systematic and Applied Acarology*. V. 28. № 4. P. 695–703.
- Ermilov S.G., Rybalov L.B.*, 2023. Ontogenetic instars of the oribatid mite *Tyrphonothrus digeluensis* sp. nov. (Acari, Oribatida, Malaconothridae) from Ethiopia // *Zootaxa*. V. 5324. № 1. P. 24–36.
- Ermilov S.G., Yurtaev A.A.*, 2023. New *Scheloribates* (*Topobates*) (Acari, Oribatida, Scheloribatidae) from Mexico // *Systematic and Applied Acarology*. V. 28. № 10. P. 1632–1641.
- Ermilov S.G., Tolstikov A.V., Salavatulin V.M.*, 2016. Additions to the Cuban oribatid mite fauna (Acari, Oribatida), including new records and descriptions of two new species from the genera *Eupelops* (Phenopelopidae) and *Malaconothrus* (Malaconothridae) // *Acarologia*. V. 56. № 1. P. 99–114.
- Ermilov S.G., Kotschán J., Kolesnikov V.B., Klimov P.B., Sharapov D.V.*, 2023. Faunistic and taxonomic additions to the oribatid mites (Acari, Oribatida) of Cuba // *Acarologia*. V. 63. № 3. P. 770–782.
- Grandjean F.*, 1958. Scheloribatidae et Oribatulidae (Acariens, Oribates) // *Muséum National d'Histoire Naturelle*, 2^e Série. V. 30. № 4. P. 352–359.
- Norton R.A.*, 1977. A review of F. Grandjean's system of leg chaetotaxy in the Oribatei (Acari) and its application to the family Damaeidae // In: Dindal D.L., editor. *Biology of oribatid mites*. Syracuse: SUNY College of Environmental Science and Forestry. P. 33–61.
- Norton R.A., Behan-Pelletier V.M.*, 2009. *Oribatida // A Manual of Acarology (TX)*. Lubbock: Texas Tech University Press. P. 430–564.
- Pérez-Íñigo C.*, 1969. Nuevos Oribatidos de suelos españoles (Acari, Oribatei) // *Eos, Revista española de entomología*. V. 44. P. 377–403.
- Ramadan S.A., Ismail T.G., Mustafa A.N.*, 2017. A new aquatic oribatid mite, *Trimalaconothrus crassipes* n. sp. (Family: Malaconothridae), Sohag, Egypt // *Assiut University Journal of Zoology*. V. 46. № 2. P. 26–39.
- Ramadan S.A., Ismail T.G., Mustafa A.N.*, 2018. Description of two new species of aquatic oribatid mites (family: Malaconothridae, genus: *Malaconothrus*) from Sohag Governorate, Egypt // *Egyptian Journal of Zoology*. V. 70. P. 91–110.
- Subías L.S.*, 2022. Listado sistemático, sinonímico y biogeográfico de los ácaros oribátidos (Acariformes: Oribatida) del mundo (excepto fósiles) // *Monografías Electrónicas Sociedad Entomológica Aragonesa*. № 12. P. 1–538.
- Subías L.S.*, 2023. Listado sistemático, sinonímico y biogeográfico de los ácaros oribátidos (Acariformes: Oribatida) del mundo (excepto fósiles), 18^a actualización. P. 1–540. Available from: http://bba.bioucm.es/cont/docs/RO_1.pdf (accessed February 2023).
- Subías L.S., Shtanchaeva U.Ya.*, 2021. Contribución al conocimiento de la distribución de los ácaros oribátidos (Acari, Oribatida) tropicales // *Revista Ibérica de Aracnología*. № 38. P. 69–80.
- Weigmann G., Miko L.*, 1998. Taxonomy of European Scheloribatidae, 3. Remarks on *Scheloribates* Berlese, 1908 with description of two new species of the subgenus *Topobates* Grandjean 1958 (n. stat.) (Arachnida: Acari: Oribatida) // *Senckenbergiana Biologica*. V. 77. № 2. P. 247–255.

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

С. Г. Ермилов*, А. В. Толстиков**

Тюменский государственный университет, Тюмень, 625003 Россия

*e-mail: ermilovacari@yandex.ru

**e-mail: atolus@yahoo.com

Исследование базируется на орибатологическом материале, собранном в провинции Пинар дель Рио, Куба. Представлен перечень 22 видов, относящихся к 17 родам и 13 семействам. Девять видов отмечены для Кубы впервые. С водных растений описаны два новых вида, *Tyrphonothrus pinarensis* Ermilov sp. n. (Malaconothridae) и *Scheloribates* (*Topobates*) *riensis* Ermilov sp. n. (Scheloribatidae). Изучена тритонимфальная стадия *T. pinarensis*.

Ключевые слова: *Tyrphonothrus*, *Scheloribates* (*Topobates*), морфология, таксономия, неотропическая фауна, новая находка, тритонимфа

УДК 574.5; 595.36; 591.113

ПИГМЕНТАЦИОННЫЙ ПОЛИМОРФИЗМ *DIKEROGAMMARUS VILLOSUS* (AMPHIRODA, CRUSTACEA) ИЗ РЕКИ КУБАНЬ (КАВКАЗ)

© 2024 г. Д. Н. Скафарь^{a, b, *}, Н. Н. Гивлюд^{a, b}

^aАзово-Черноморский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии, Ростов-на-Дону, 344002 Россия

^bКубанский государственный университет, Краснодар, 350040 Россия

*e-mail: skafden@mail.ru

Поступила в редакцию 27.01.2024 г.

После доработки 11.04.2024 г.

Принята к публикации 18.04.2024 г.

Целью настоящей работы было определение количества морф и их соотношения в популяции *Dikerogammarus villosus* из реки Кубань, а также установление цветовых показателей и общего числа гемоцитов у каждой морфы. Амфипод для изучения отлавливали в окрестностях города Краснодар на месте впадения озера Старая Кубань в реку Кубань в октябре и ноябре 2023 г. Анализ цветовых показателей проводили в программах Adobe Photoshop (CIE Lab) и GIMP. Общее число гемоцитов определяли после акклимации особей к лабораторным условиям, которую проводили в течение трех суток. Установлено, что в реке Кубань для *D. villosus* характерны 4 типа пигментации: пятнистая или узорная (S), однородная – меланиновая (M), с дорсальными полосами (B) и янтарная (A). На основании этого мы выделили четыре морфы. При этом у морфы с дорсальными полосами мы выделили две подморфы: B1 – с широкими пигментными полосами вдоль всего переона и B2 – с тонкими пигментными полосами. Соотношение (%) морф было следующим: B – 72.1, S – 16.0, M – 7.7, A – 3.3 и T – 0.9. Различия по цветовым индексам между морфами отсутствовали, однако были обнаружены статистически достоверные различия между морфой M и другими морфами по яркости окраски, меланиновая морфа была в 1.5 раз темнее по сравнению с морфами B и S. ($p < 0.005$). Общее число гемоцитов *D. villosus* находилось в широком диапазоне от 2480 до 9020 шт./мкл, среднее количество гемоцитов составило 4858 ± 1684 шт./мкл. Корреляционные связи между размером особей и числом гемоцитов установлены не были ($p > 0.05$). Также не было установлено различий по числу гемоцитов между самцами и самками ($p > 0.05$). Различия по гематологии между пятью морфами также не были статистически достоверны ($p = 0.36$). Таким образом, впервые было определено соотношение морф амфипод вида *D. villosus* из равнинной части нижнего течения реки Кубань. Приведены данные по цветовым индексам морф и общему числу гемоцитов этого вида.

Ключевые слова: гаммариды, цветовая морфа, гемоциты

DOI: 10.31857/S0044513424070034, **EDN:** ugejjp

Цвет и цветовые узоры являются важными признаками для многих групп организмов, они используются для взаимодействия с особями внутри одного вида, в том числе и с потенциальными половыми партнерами, а также с хищниками или добычей, помимо этого они применяются для терморегуляции (Watt, 1968; Endler, Mappes, 2017). Наблюдаемое разнообразие цветов обусловлено структурной окраской и пигментами (Cuthill et al., 2017). Основным фактором, определяющим морфологическую окраску тела ракообразных, являются каротиноидные пигменты, в частности астаксантин и его производные (Drozdova et al., 2020).

Окраска ракообразных относительно хорошо изучена, установлены механизмы окраски тела, а также факторы, влияющие на нее. Известно, что на окраску тела ракообразных влияют следующие факторы: уровень освещенности, рацион, цвет окружающих субстратов и генотипическая изменчивость (Борисов, Печенкин, 2018; Nokelainen, 2018; Saranchina et al., 2021; Borisov et al., 2022; Zheng et al., 2023; Мадьярова и др., 2023).

Разнообразные полиморфизмы окраски и пигментации зачастую встречаются в естественных популяциях ракообразных. Эволюционное значение внутривидового полиморфизма пигментации

и его детерминизм были одной из наиболее актуальных тем исследований в экологической генетике (Endler, Mappes, 2017). Адаптивный полиморфизм окраски может быть результатом естественного отбора, благоприятствующего местной адаптации (Endler, 1978), как, например, при выборе добычи хищниками на основе особенностей окраски жертвы в гетерогенной среде обитания (Allen, 1988). Таким образом хищничество, неоднородность среды обитания и выбор полового партнера являются основными факторами поддержания полиморфизма пигментации у беспозвоночных (Devin et al., 2004).

Однако пигментационный полиморфизм и различные варианты окраски у амфипод не так хорошо изучены ввиду большого количества видов и их широкого распространения (Arfianti et al., 2018; Wattier et al., 2020). Амфиподы занимают чрезвычайно разнообразные экологические ниши, они обитают практически во всех водных экосистемах (Spicer et al., 1987; Villacorta et al., 2008; Wildish et al., 2012; Fišer et al., 2017; Brix et al., 2018; Гринцов, Щуров, 2021), что может являться причиной имеющегося у них разнообразия окрасок и узоров.

Одним из видов, изучение пигментационных морф которого имеет интерес, является *Dikerogammarus villosus* (Sowinsky 1894), широко распространенный в Понто-Каспийском бассейне и за его пределами. Вид населяет эстуарии большинства крупных рек Черного, Азовского и Каспийского морей, а также лиманы. Встречается чаще всего в прибрежной полосе на каменистом грунте, ракушечнике и среди макрофитов. Длина взрослых особей 8–21 мм (Определитель фауны Черного и Азовского морей, 1969). *D. villosus* является хищником и охотится на амфипод других видов, однако по данным трофической экологии, представители этого рода относятся к детритофагам, а на ранних стадиях развития – к активным фильтраторам, таким образом, этому виду могут быть свойственны эврифагия и высокая пищевая пластичность (Lipinskaya, Makarenko, 2019). Нативным ареалом является Понто-Каспийский бассейн, однако этот вид распространился широко за границами этого бассейна, став инвазивным в различных регионах Европы и за ее пределами (Dick, Platvoet, 2000; Devin et al., 2004; Koester, Gergs, 2014; Gusev et al., 2017; Lipinskaya, Makarenko, 2019; Paganelli et al., 2022; Soto et al., 2023). Эврифагия и эвригалинность *D. villosus* позволили ему быстро расширить ареал обитания и стать основным компонентом макробентосных сообществ в новых экосистемах.

Установлено, что этот вид имеет ряд морф, соотношение которых в той или иной популяции может быть различным (Nesemann et al., 1995; Devin et al., 2003). Однако морфы популяций из нативного ареала обитания остаются не изученными. Кроме того,

вызывает интерес наличие физиологических различий между морфами одной популяции *D. villosus*, поскольку амфипод можно рассматривать в качестве объектов биоиндикации и экологического мониторинга, а также тест-объектов для токсикологических исследований (Ingersoll et al., 1998; Alonso et al., 2010; Davolos et al., 2015; Jia et al., 2020; Wu et al., 2021). Это требует однородности по физиологическому состоянию особей, однако известно, что различные цветочные морфы могут иметь различия по некоторым физиологическим показателям. Так, установлено, что две цветочные морфы *Carcinus maenas* по-разному справляются с гипоксией, различными уровнями солености воды и экспозицией на воздухе. Это выражается как в поведенческих особенностях каждой морфы, так и в различиях по выживаемости и осморегуляции (Reid et al., 1997). Кроме того, существуют различия по репродуктивному и гонадосоматическому индексам (Styrishave et al., 2004), содержанию нейропептидов (Zhang et al., 2015) и регуляции линьки у морф этого вида (Abuhagr et al., 2014). Различия по некоторым физиологическим показателям также наблюдаются у цветочных морф других групп животных (Bai et al., 2015, 2018; Dijkstra et al., 2016; Amer et al., 2023).

Целью настоящей работы было определение количества морф и их соотношения в популяции *Dikerogammarus villosus* из реки Кубань, а также установление цветочных показателей и общего числа гемоцитов у каждой морфы.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объектом исследования являлся вид амфипод *Dikerogammarus villosus* из реки Кубань.

Отбор проб

Амфипод для изучения отлавливали в окрестностях города Краснодар на месте впадения озера Старая Кубань в реку Кубань (N44°98'54.82", E39°04'34.38"). Животных отлавливали на участке с каменистым грунтом на глубине 0.1–0.5 м гидробиологическим сачком или снимали вместе субстратом (раковины двухстворчатых моллюсков) на камнях. Отлов производили в октябре и ноябре 2023 г. и в марте 2024 г. при температуре воды 21.0–24.2 °С и рН 8.2–8.4. Животных перевозили в лабораторию в изолированных пластиковых сосудах, наполненных водой с места лова.

Анализ морфологии амфипод

Определение морф проводили в соответствии с классификацией, разработанной Devin et al. (2001, 2003, 2004), с нашими дополнениями.

Аналізу подвергали только живых особей. Для обездвиживания и анестезии использовали раствор



Рис. 1. Пигментационный полиморфизм *D. villosus* из реки Кубань: B1 – дорсальная с широкими полосами, B2 – дорсальная с тонкими полосами, S – пятнистая, M – меланиновая, A – янтарная.

гвоздичного масла. Далее с тела рачков удаляли воду фильтровальной бумагой. Особей длиной менее 5 мм, идентификация морф которых была затруднительна, не учитывали. Анализ проводили на микроскопе МБС-10. Фотографии изготовлены с помощью фотокамеры Canon EDS1100D.

Анализ полученных изображений выполняли в программе Adobe Photoshop CS6 по методике Борисова с соавторами (Borisov et al., 2022). Для всех изображений осуществлялась коррекция цвета по эталонному участку фона фотографии, после чего в цветовом пространстве CIE Lab (CIE $L^*a^*b^*$) измеряли показатели, характеризующие окраску особи. В цветовом пространстве CIE Lab яркостная составляющая – яркость, или светлота (изменяется от 0 до 100, т.е. от самого темного до самого светлого тона) задана координатой L , а хроматическая составляющая – двумя декартовыми координатами a и b . a обозначает положение цвета в диапазоне от зеленого до красного, b – от синего до желтого.

Для получения индекса R/B фотографии анализировали в программе GIMP v. 2.10.36. Уровень черного был установлен на черном фоне с помощью инструмента “Уровни”, как это было выполнено Дроздовой с соавторами (Drozdova et al., 2020). Для получения всех индексов анализировали 6-й сегмент переона с дорсальной стороны, участок без пигмента обозначен стрелкой на рис. 1.

Подсчет общего числа гемоцитов

Отловленных амфипод акклимировали к лабораторным условиям в аэрируемых пластиковых емкостях объемом 5 л, наполненных водой с места вылова, при температуре 23 °C в течение трех суток. В качестве укрытий для ракообразных в емкости

помещали камни с места отбора проб. Для анализа использовали особей длиной более 1 см.

После акклимации у рачков для анализа отбирали гемолимфу между шестой и седьмой мезосомами (Zolotovskaya et al., 2021). Подсчет общего числа гемоцитов (ОЧГ) проводили в камере Горяева с помощью микроскопа Микмед-1 (ЛОМО, Россия). Для подсчета ОЧГ использовали следующую формулу: ОЧГ в 1 мкл = $N \times 10$, где N – число всех гемоцитов в 25 больших квадратах на сетке камеры.

Статистическая обработка

Расчеты и графическое оформление полученных данных проводили с помощью программ Statistica v. 14 (TIBCO Software Inc.) и Origin v. 2022 (OriginLab Corporation). Для проверки статистической достоверности различий в группах использовали U -критерий Манна–Уитни и критерий Краскела–Уоллиса. Различия считали статистически достоверными при $p < 0.05$. Результаты представлены как среднее \pm стандартное отклонение (на бокс-плотах использованы медианные значения).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Выделенные морфы и их соотношение

В результате работы было установлено, что в реке Кубань для *D. villosus* характерны 4 типа распределения пигмента (рис. 1): пятнистая или узорная (S), однородная пигментация – меланиновая (M), с дорсальными полосами (B) и янтарная (A). На основании этого мы выделили четыре морфы. При этом у морфы с дорсальными полосами мы выделили две подморфы. У подморфы B1 наблюдаются две

Таблица 1. Распределение (%) в популяции *D. villosus* из р. Кубань в марте 2024 г. по морфам и полу

Морфа	Всего в популяции, %	В том числе, %		Длина, см
		самцы	самки	
B1	50.9	40.9	59.1	1.5 (1.0–2.1)
B2	23.3	60.7	39.3	1.6 (1.1–2.1)
S	18.3	22.7	77.3	1.5 (1.2–2.5)
M	6.7	12.5	87.5	1.3 (1.0–1.7)
A	0.8	100	–	(1.9–2.0)

Примечания. $n = 240$. Для длины указаны среднее, в скобках – пределы.

широкие пигментные полосы вдоль всего переона, подморфа B2 также имеет две пигментные полосы, однако они более тонкие, чем у B1. Можно было бы предположить, что у морфы B наличие тонких пигментных полос свойственно молодым особям, а более толстые полосы характерны для старших особей, однако это не так, две подморфы встречаются в популяции вне зависимости от возраста и размера. Также мы наблюдали особей с поперечными регулярными полосами (Т), однако они, ввиду низкой встречаемости (рис. 2), не подвергались дальнейшему анализу и фотофиксации.

Соотношение (%) морф в пробах представлено на рис. 2: дорсальная (B) 72.1, пятнистая (S) – 16.0, меланиновая (M) – 7.7, янтарная (A) – 3.3, форма с поперечными полосами (Т) 0.9.

В марте 2024 г. был проведен анализ размеров тела и соотношения полов амфипод, в зависимости от принадлежности их к той или иной морфе, результаты анализа приведены в табл. 1. В популяции *D. villosus* доминировали самки, их доля составила 59.2%, в то время как доля самцов – 40.8%, самки доминировали почти во всех морфах, кроме морфы B2, в ней доля самцов оказалась выше, и самой малочисленной морфы А, в которой было лишь несколько самцов.

Половой диморфизм проявлялся в размерах тела особей, самцы были статистически достоверно ($p < 0.001$) в 1.2 раза крупнее самок. Так, средний размер самцов 1.7 ± 0.3 , самок 1.4 ± 0.2 см.

Цветовые индексы окраски амфипод

Индекс a обозначает положение цвета в диапазоне от зеленого до красного, индекс b – положение цвета от синего до желтого, диапазон значений для этих двух индексов в программе Photoshop может составлять от –128 до 127. При этом различий между морфами по индексам a и b не обнаружено ($p > 0.05$) (рис. 3А), попарные сравнения также не показали статистически достоверных различий. Среднее значение индекса a в среднем по всем морфам в совокупности составило $2.2 \pm$

5.9, причем значения находились в промежутке от –9 до 16. Наибольшее среднее значение имела морфа М (3.9 ± 7.8), а наименьшее – морфа B1 (0.9 ± 5.3). Индекс b в среднем по всем морфам составил 35.1 ± 10.9 и находился в диапазоне от 14 до 71. Наибольшее значение было у морфы S (38 ± 11.5), наименьшее – у морфы B1 (32.9 ± 6.2).

Индекс L в цветовом пространстве CIE Lab характеризует яркость особей. Различия в яркости статистически достоверны между морфами по критерию Краскела–Уоллиса ($p < 0.0001$) (рис. 3В). Попарные сравнения групп по яркости показали, что различия в яркости морфы М были статистически достоверно ниже по сравнению с различиями этого показателя у других морф ($p < 0.005$). Так, меланиновая морфа была в 1.5 раз темнее морф В и S. Янтарная морфа (А) была тоже темнее, чем морфы В и S, однако статистически недостоверно ($p > 0.05$).

Различия между морфами по R/B индексу не были статистически достоверны (рис. 3Б) ($p > 0.05$). Попарные сравнения морф также не позволили обнаружить статистически достоверных различий. Среднее значение R/B индекса у всех морф

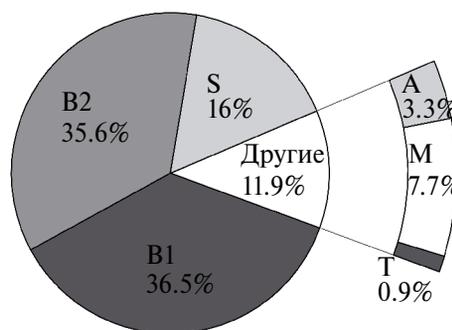


Рис. 2. Соотношение морф *D. villosus* из реки Кубань ($n = 1011$): B1 – дорсальная с широкими полосами, B2 – дорсальная с тонкими полосами, S – пятнистая, M – меланиновая, A – янтарная, Т – морфа с поперечными полосами.

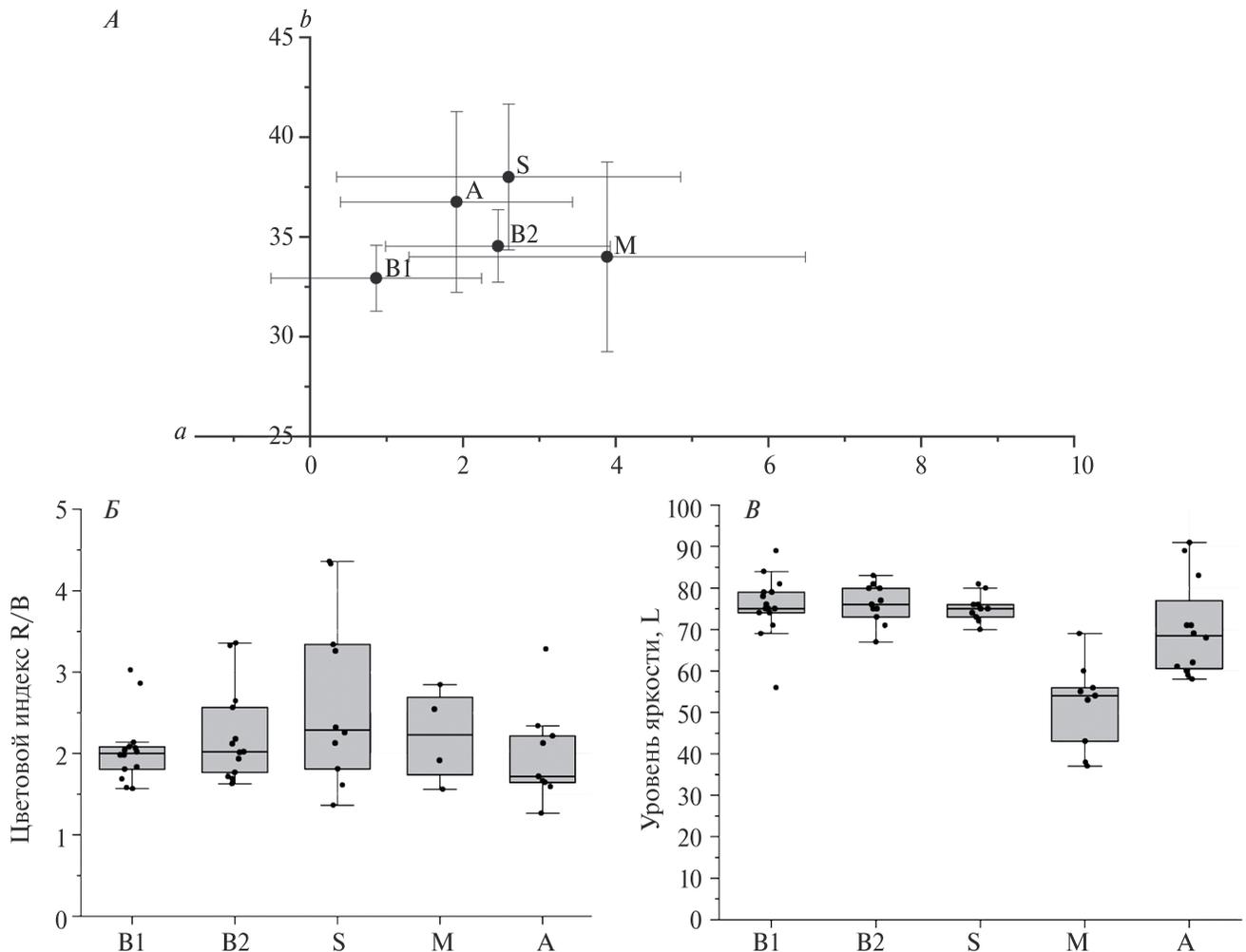


Рис. 3. Цветовые индексы морф *D. villosus* из реки Кубань ($n = 4-15$): *A* – показатели хроматической составляющей (координаты *a* и *b* в цветовом пространстве CIE Lab), *B* – R/B-индекс, *B* – показатели яркости цвета (координата *L* в цветовом пространстве CIE Lab).

в сумме составляло 2.2 ± 0.6 , наибольший диапазон значений был у морфы S, он составил от 1.4 до 4.4.

Была обнаружена корреляция между индексами *a* и *b* (рис. 4) по критерию Спирмена. Коэффициент корреляции индексов во всех группах составил 0.51 ($p < 0.001$), что было интерпретировано нами как умеренная корреляция, в морфе B2 $r = 0.64$, в морфе A $r = 0.65$ ($p < 0.05$), что также интерпретировалось нами как умеренная корреляция, только в морфе M отмечалась значительная корреляция $r = 0.81$ ($p < 0.05$) (Schober et al., 2018). У остальных морф корреляция была статистически недостоверной ($p > 0.05$).

Общее число гемоцитов

ОЧГ *D. villosus* находилось в широком диапазоне от 2480 до 9020 шт./мкл, среднее количество гемоцитов составило 4858 ± 1684 шт./мкл.

Корреляционных связей между размером особей и числом гемоцитов установлено не было ($p > 0.05$). Также не было установлено различий по ОЧГ между самцами и самками ($p > 0.05$). Различия между пятью морфами были статистически недостоверны ($p = 0.36$) (рис. 5). Статистически достоверные различия при попарном сравнении между морфами не наблюдались ($p > 0.05$), однако у морфы M ОЧГ было в 1.4 раза выше по сравнению с B2 ($p = 0.054$).

ОБСУЖДЕНИЕ

В настоящем исследовании доминирующими в популяции были особи, принадлежащие к морфе с дорсальными полосами (B), реже всего встречались особи морфы с поперечными регулярными полосами (T). Nesemann и соавторы выявили в Дунае 3 морфы *D. villosus*: пятнистая (S), меланиновая

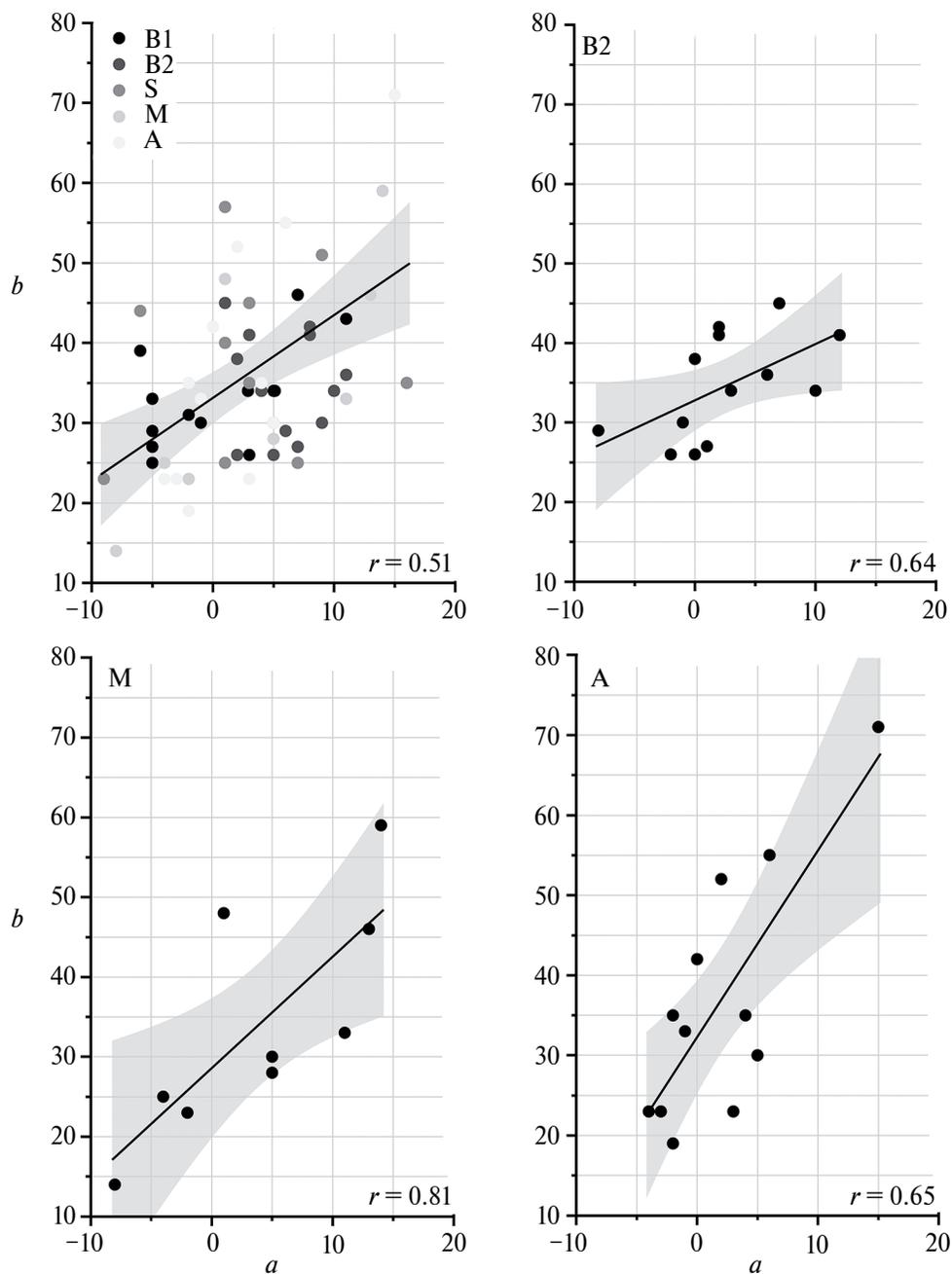


Рис. 4. Корреляционные связи между индексами a и b цветового пространства CIELab у различных морф *D. villosus* из реки Кубань.

(M) и морфа с дорсальными полосами (B); доминирующими были морфы S и B (Nesemann et al., 1995). Dean и соавторы наблюдали в разные годы на различных участках реки Мозель от трех до пяти морф *D. villosus*. Так, в 1999 и 2000 годах на французском участке реки Мозель отмечено наличие трех морф S, M, A в соотношении (%) 55: 41.6: 3.4, соответственно (Devin et al., 2003). В 2000 и 2001 годах на участках этой же реки вблизи города Мец

были обнаружены четыре морфы в следующем соотношении (%): T 21.9, S33.6, M 21.5 и B23 (Devin et al., 2003). В то же время на другом участке реки вблизи города Мец были обнаружены пять морф, их соотношение претерпевало изменения в течение года, средние значения были следующими (%): T 17.9, S32.3, M 25.3, B21.1, A 3.4. Данные из этих работ по соотношению морф были несопоставимы с нашими данными, поскольку в приведенных

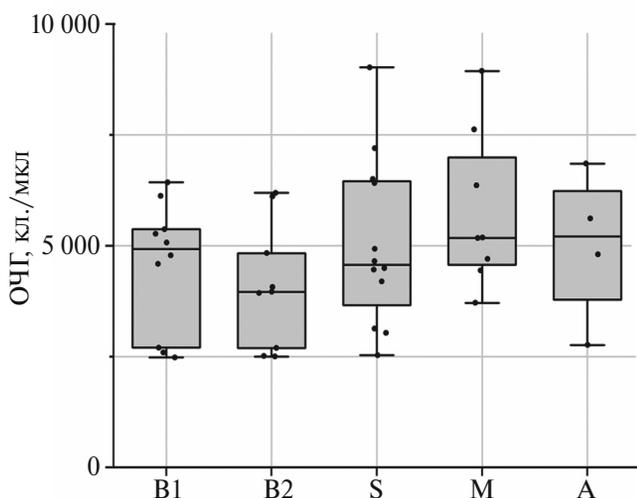


Рис. 5. Общее число гемоцитов у пяти морф *D. villosus* из реки Кубань ($n = 4-12$).

работах доминировали морфы S и M, по результатам наших исследований, доминирующей морфой была B.

Авторы приведенных выше работ связывают наблюдаемую неоднородность соотношения морф из различных участков одного водоема с субстратом, на котором находится бокоплав. По данным Devin и соавторов (2003), двустворчатый моллюск *Dreissena polymorpha*, возможно, представлял собой место обитания для гаммаруса. Аналогичное явление мы наблюдали на исследованном нами участке реки Кубань, дрейссена занимала около половины поверхности каменистого дна. Известно, что *Dreissena polymorpha* имеет множество морф, различающихся по рисункам и узорам (Pavlova, Izyumov, 2014). В ходе исследования мы обнаружили все известные морфы, однако преобладающими были AC, A, C (Pavlova, Izyumov, 2014). Мы можем предположить, что морфа с дорсальными полосами была менее заметна на фоне речной дрейссены, поэтому именно эта морфа была доминирующей в изученной нами популяции. Остается неясным, для чего такая окраска амфипод необходима в первую очередь: для того, чтобы быть незаметными во время охоты или чтобы быть незаметными для хищников?

Таким образом, количество морф и их соотношение могут быть различными в разных водоемах и на разных субстратах в этих водоемах. Учитывая, что протяженность реки Кубань составляет 870 км, а также то, что река проходит через различные ландшафты и имеет множество притоков, вполне вероятно, приведенные данные по соотношению

морф могут быть характерны только для указанного в настоящей работе участка реки.

Соотношение полов является важной характеристикой, преобладание самок в популяциях свидетельствует о стабильности развития и воспроизводства. Результаты наших исследований позволили подтвердить данные о доминировании самок в популяции этого вида, полученные ранее (Devin et al., 2001, 2004; Kley, Maier, 2003), однако соотношение полов может изменяться в зависимости от сезона года (Макаренко, 2019). Мы отметили, что в исследуемой нами популяции *D. villosus* самцы были крупнее самок, это согласуется с результатами других исследователей (Devin et al., 2004; Kley, Maier, 2003).

Результаты анализа цветовых индексов могут указывать на различное качественно-количественное соотношение пигментов у изучаемых морф (Saranchina et al., 2021). Полученные нами данные могут послужить основой для дальнейшего изучения пигментов у данного вида амфипод. В нашем исследовании различий по R/V индексу между особями, принадлежащими к разным морфам, не обнаружено, это подтверждает изложенное Drozdovoy et al. (2020) предположение, что R/V индекс подходит для сравнения особей, имеющих наиболее явные различия в цветах. Не было обнаружено достоверных различий по цветовым индексам *a* и *b* между морфами. При этом меланиновая морфа оказалась в полтора раза темнее, чем другие морфы. Наличие корреляционных связей между индексами *a* и *b* было впервые обнаружено нами, однако предположения о практическом применении этих связей у нас нет.

Одним из показателей, отражающим физиологическое состояние амфипод, является общее число гемоцитов (Labaude et al., 2017; Dos Santos et al., 2022, 2023). Гемоциты – клетки гемолимфы ракообразных. У амфипод, так же как и у других ракообразных, гемоциты играют важную роль в иммунной защите организма (Labaude et al., 2017; Zolotovskaya et al., 2021; Dos Santos et al., 2023). Эти клетки не только проявляют фагоцитарную активность, но также способны выделять различные соединения, участвующие в иммунной защите (Zolotovskaya et al., 2021). Нами не были установлены различия между морфами по ОЧГ, однако ОЧГ у меланиновой морфы по сравнению с морфой B2 в 1.4 раза больше (статистически не достоверно). Для получения более полных данных о гематологических показателях этого вида необходимо увеличить выборки, а также учитывать размер и пол особей, поскольку известно, что у некоторых видов имеются различия по гематологии в зависимости от пола (Dos Santos et al., 2023).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, впервые было установлено соотношение морф амфипод вида *D. villosus* из равнинной части нижнего течения реки Кубань. Приведены данные по цветовым индексам морф и общему числу гемоцитов этого вида.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

При проведении исследования были соблюдены все применимые международные принципы использования лабораторных животных. Ввиду проведения работ с беспозвоночными, этические стандарты, указанные во всемирной декларации прав животных, не были нарушены.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии явных и потенциальных конфликтов интересов, связанных с публикацией этой работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Борисов Р.Р., Печенкин Д.С., 2018. Влияние интенсивности освещения на окраску личинок камчатского (*Paralithodes camtschaticus* (Tilesius)) и синего (*Paralithodes platypus* (Brandt)) крабов (Decapoda, Lithodidae) // Зоологический журнал. Т. 97. № 10. С. 1231–1237.
- Гринцов В.А., Шуруп С.В., 2021. Амфиподы морских ферм побережья Севастополя (Черное море) // Водные биоресурсы и среда обитания. Т. 4. № 4. С. 27–35.
- Мадьярова Е.В., Широкова Ю.А., Мутин А.Д., Ржещицкий Я.А., Гурков А.Н., и др., 2023. Морфологическое разнообразие и генетическая однородность двух близкородственных видов байкальских эндемичных амфипод рода *Otmatogammarus* на разных глубинах озера Байкал // Развитие жизни в процессе абиотических изменений на Земле. № 4. С. 74–76.
- Макаренко А.И., 2019. Особенности процесса размножения чужеродных видов амфипод (Crustacea, Amphipoda) в условиях водотоков Беларуси // Вес. Нац. акад. наук Беларуси. Сер. біял. навук. Т. 64. № 1. С. 72–81. <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2019-64-1-72-81>
- Определитель фауны Черного и Азовского морей: Сводноживущие беспозвоночные ракообразные, 1969. Т. 2. Под общим руководством Ф.Д. Мордухай-Болтовского. Киев: Наукова думка. 536 с.
- Abuhagr A.M., Blindert J.L., Nimitkul S., Zander I.A., LaBere S.M., et al., 2014. Molt regulation in green and red color morphs of the crab *Carcinus maenas*: Gene expression of molt-inhibiting hormone signaling components // Journal of Experimental Biology. V. 217. № 100. P. 796–808.
- Allen J.A., 1988. Frequency-dependent selection by predators // Philosophical Transactions of the Royal Society of London B.V. 319. № 1196. P. 485–503.
- Alonso Á., De Lange H.J., Peeters E.T.H.M., 2010. Contrasting sensitivities to toxicants of the freshwater amphipods *Gammarus pulex* and *G. fossarum* // Ecotoxicology. V. 19. № 1. P. 133–140.
- Amer A., Spears S., Vaughn P.L., Colwell C., Livingston E.H., et al., 2023. Physiological phenotypes differ among color morphs in introduced common wall lizards (*Podarcis muralis*) // Integrative Zoology. V. 19. № 3. P. 12775.
- Arfianti T., Wilson S., Costello M.J., 2018. Progress in the discovery of amphipod crustaceans // Peer J.P. 6: e5187.
- Bai Y., Chen Y., Pan Y., Zhang L., Liu S., et al., 2018. Effect of Temperature on Growth, Energy Budget, and Physiological Performance of Green, White, and Purple Color Morphs of Sea Cucumber, *Apostichopus japonicas* // Journal of the World Aquaculture Society. V. 49. № 3. P. 625–637.
- Bai Y., Zhang L., Liu S., Ru X., Xing L., Cao X., Zhang T., Yang H., 2015. The effect of salinity on the growth, energy budget and physiological performance of green, white and purple color morphs of sea cucumber, *Apostichopus japonicas* // Aquaculture. № 437. P. 297–303.
- Borisov R.R., Nikonova I.N., Parshin-Chudin A.V., Kovacheva N.P., 2022. Effect of Background Color on the Coloration of Juvenile Giant Freshwater Prawn *Macrobrachium rosenbergii* // Russian Journal of Ecology. V. 53. № 1. P. 40–47.
- Brix S., Lörz A.-N., Jazdzewska A., Hughes L., Tandberg A.H., et al., 2018. Amphipod family distributions around Iceland // ZooKeys. V. 731. P. 41–53.
- Cuthill I.C., Allen W.L., Arbuckle K., Caspers B., Chaplin G., Hauber M.E., et al., 2017. The biology of color // Science. V. 357. № 6350. P. eaan0221.
- Davolos D., Chimenti C., Ronci L., Setini A., Iannilli V., et al., 2015. An integrated study on *Gammarus elvirae* (Crustacea, Amphipoda): Perspectives for toxicology of arsenic-contaminated freshwater // Environmental Science and Pollution Research. V. 22. № 20. P. 15563–15570.
- Devin S., Beisel J.N., Bachmann V., Moreteau J.C., 2001. *Dikerogammarus villosus* (Amphipoda: Gammaridae): another invasive species newly established in the Moselle river and French hydrosystems // Annales de Limnologie – International Journal of Limnology. V. 37. № 1. P. 21–27.
- Devin S., Piscart C., Beisel J.-N., 2003. Ecological traits of the amphipod invader *Dikerogammarus villosus* on a mesohabitat scale // Archiv Für Hydrobiologie. V. 158. № 1. P. 43–56.
- Devin S., Bollache L., Beisel J.N., Moreteau J.C., Perrot Minnot M.J., 2004. Pigmentation polymorphism in the invasive amphipod *Dikerogammarus villosus*: Some insights into its maintenance // Journal of Zoology. V. 264. № 4. P. 391–397.

- Devin S., Piscart C., Beisel J., Moreteau J.*, 2004a. Life History Traits of the Invader *Dikerogammarus villosus* (Crustacea: Amphipoda) in the Moselle River, France // International Review of Hydrobiology. V. 89. № 1. P. 21–34.
- Dick J.T.A., Platvoet D.*, 2000. Invading predatory crustacean *Dikerogammarus villosus* eliminates both native and exotic species // Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences. V. 267. № 1447. P. 977–983.
- Dijkstra P.D., Pierotti M.E.R., Seehausen O., Metcalfe N.B.*, 2016. Metabolism, oxidative stress and territorial behaviour in a female colour polymorphic cichlid fish // Behavioral Ecology and Sociobiology. V. 70. № 1. P. 99–109.
- Dos Santos A., Botelho M.T., Joviano W.R., Gomes V., Da Silva J.R.M.C., et al.*, 2023. Characterization of hemocytes from the marine amphipod *Parhyale hawaiiensis* (Dana 1853): Setting the basis for immunotoxicological studies // Invertebrate Biology. V. 142. № 1. P. e12394.
- Dos Santos A., Botelho M.T., Vannuci-Silva M., Arta M.C., Vacchi F.I., et al.*, 2022. The amphipod *Parhyale hawaiiensis* as a promising model in ecotoxicology // Chemosphere. V. 307. P. 135959.
- Drozdova P., Saranchina A., Morgunova M., Kizenko A., Lubyaga Y., et al.*, 2020. The level of putative carotenoid-binding proteins determines the body color in two species of endemic Lake Baikal amphipods // Peer J. P. e9387.
- Endler J.A.*, 1978. A Predator's View of Animal Color Patterns // Evolutionary Biology. Springer US. P. 319–364.
- Endler J.A., Mappes J.*, 2017. The current and future state of animal coloration research // Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences. V. 372. № 1724. P. 20160352.
- Fišer C., Konec M., Alther R., Švara V., Altermatt F.*, 2017. Taxonomic, phylogenetic and ecological diversity of *Niphargus* (Amphipoda: Crustacea) in the Hölloch cave system (Switzerland) // Systematics and Biodiversity. V. 15. № 3. P. 218–237.
- Gusev A.A., Guseva D.O., Sudnik S.A.*, 2017. New record of the Ponto-Caspian gammarid *Dikerogammarus villosus* (Sowinsky, 1894) in the southeastern part of the Baltic Sea (Kaliningrad oblast, Russia) // Russian Journal of Biological Invasions. V. 8. № 3. P. 218–225.
- Ingersoll C.G., Brunson E.L., Dwyer F.J., Hardesty D.K., Kemble N.E.*, 1998. Use of sublethal endpoints in sediment toxicity tests with the amphipod *Hyaella azteca* // Environmental Toxicology and Chemistry. V. 17. № 8. P. 1508–1523.
- Jia D., Shaodan X., Qingwei Z., Huanxuan L., Li F., et al.*, 2020. A review of microplastics in the aquatic environment: Distribution, transport, ecotoxicology, and toxicological mechanisms // Environmental Science and Pollution Research. V. 27. № 11. P. 11494–11505.
- Koester M., Gergs R.*, 2014. No evidence for intraguild predation of *Dikerogammarus villosus* (Sowinsky, 1894) at an invasion front in the Untere Lorze, Switzerland // Aquatic Invasions. V. 9. № 4. P. 489–497.
- Kley A., Maier G.*, 2003. Life history characteristics of the invasive freshwater gammarids *Dikerogammarus villosus* and *Echinogammarus ischnus* in the river Main and the Main-Donau canal // Archiv Fur Hydrobiologie. V. 156. № 4. P. 457–470.
- Labaude S., Moret Y., Cézilly F., Reuland C., Rigaud T.*, 2017. Variation in the immune state of *Gammarus pulex* (Crustacea, Amphipoda) according to temperature: Are extreme temperatures a stress? // Developmental & Comparative Immunology. V. 217. P. 25–33.
- Lipinskaya T.P., Makarenko A.I.*, 2019. Comparative Analysis of Predatory Behavior of Invasive Alien *Dikerogammarus villosus* (Sowinsky, 1894) and Native *Gammarus varsoviensis* (Jazdzewski, 1975) Amphipods // Russian Journal of Biological Invasions. V. 10. № 4. P. 349–357.
- Nesemann H., Pöckl M., Wittmann K.J.*, 1995. Distribution of epigeal Malacostraca in the middle and upper Danube (Hungary, Austria, Germany) // Miscellanea Zoologica Hungarica. V. 10. P. 49–68.
- Nokelainen O.*, 2018. Colour polymorphism in the coconut crab (*Birgus latro*) // Evol. Ecol. V. 32. P. 75–88.
- Paganelli D., Cianci M.A., Marchini A.*, 2022. Risk Screening and Distribution of the Invasive Amphipod *Dikerogammarus villosus* (Sowinsky, 1894) in the River Adda (Northern Italy) // Diversity. V. 14. № 10. P. 838.
- Pavlova V., Izyumov Y.*, 2014. Morphological variability of *Dreissena polymorpha* and *Dreissena rostriformis bugensis* (Mollusca: Bivalvia) // In book: Quagga and Zebra Mussels. Biology, Impacts and Control (T. Nalepa & D. Schloesser, eds). Edition: Second edition Publisher: CRC Press, Boca Raton. P. 287–314.
- Reid D.G., Abelló P., Kaiser M.J., Warman C.G.*, 1997. Carapace Colour, Inter-moult Duration and the Behavioural and Physiological Ecology of the Shore Crab *Carcinus maenas* // Estuarine, Coastal and Shelf Science. V. 44. № 2. P. 203–211.
- Saranchina A., Drozdova P., Mutin A., Timofeyev M.*, 2021. Diet affects body color and energy metabolism in the Baikal endemic amphipod *Eulimnogammarus cyaneus* maintained in laboratory conditions // Biological Communications. V. 66. № 3. P. 245–255.
- Schober P., Boer C., Schwarte L.A.*, 2018. Correlation Coefficients: Appropriate Use and Interpretation // Anesthesia & Analgesia. V. 126. № 5. P. 1763–1768.
- Soto I., Cuthbert R.N., Ahmed D.A., Kouba A., Domisch S., et al.*, 2023. Tracking a killer shrimp: *Dikerogammarus villosus* invasion dynamics across Europe // Diversity and Distributions. V. 29. № 1. P. 157–172.
- Spicer J.I., Moore P.G., Taylor A.C.*, 1987. The physiological ecology of land invasion by the Talitridae (Crustacea: Amphipoda) // Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences. V. 232. № 1266. P. 95–124.

- Styrishave B., Rewitz K., Andersen O.*, 2004. Frequency of moulting by shore crabs *Carcinus maenas* (L.) changes their colour and their success in mating and physiological performance // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. V. 313. № 2. P. 317–336.
- Villacorta C., Jaume D., Oromí P., Juan C.*, 2008. Under the volcano: Phylogeography and evolution of the cave-dwelling *Palmorchestia hypogaea* (Amphipoda, Crustacea) at La Palma (Canary Islands) // *BMC Biology*. V. 6. № 1. P. 7.
- Watt W.B.*, 1968. Adaptive Significance of Pigment Polymorphisms in *Colias* Butterflies. I. Variation of Melanin Pigment in Relation to Thermoregulation // *Evolution*. V. 22. № 3. P. 437.
- Wattier R., Mamos T., Copilaş-Ciocianu D., Jelić M., Ollivier A.*, 2020. Continental-scale patterns of hyper-cryptic diversity within the freshwater model taxon *Gammarus fossarum* (Crustacea, Amphipoda) // *Scientific Reports*. V. 10. № 1. P. 16536.
- Wildish D.J., Pavesi L., Ketmaier V.*, 2012. Talitrid amphipods (Crustacea: Amphipoda: Talitridae) and the driftwood ecological niche: a morphological and molecular study // *Journal of Natural History*. V. 46. № 43–44. P. 2677–2700.
- Wu M.-C., Dahms H.-U., Liu C.-H., Hsieh C.-Y., Wang C.-C., et al.*, 2021. Estuarine sediment toxicity testing with an indigenous subtropical amphipod // *Marine Pollution Bulletin*. V. 162. P. 111797.
- Zhang Y., Buchberger A., Muthuvel G., Li L.*, 2015. Expression and distribution of neuropeptides in the nervous system of the crab *Carcinus maenas* and their roles in environmental stress // *Proteomics*. V. 15. № 23–24. P. 3969–3979.
- Zheng X., Liao X., Zhang M., Mao J., Chen Y., et al.*, 2023. The effect of aquarium color background on the survival, growth performance, body coloration, and enzymatic activity of laboratory cultured *Cherax quadricarinatus* juveniles // *Aquaculture Reports*. V. 32. P. 101699.
- Zolotovskaya E., Nazarova A., Saranchina A., Mutin A., Drozdova P., et al.*, 2021. Hemocyte proteome of the Lake Baikal endemic *Eulimnogammarus verrucosus* (Crustacea: Amphipoda) sheds light on immune-related proteins // *Biological Communications*. V. 66. № 4. P. 290–301.

PIGMENTATION POLYMORPHISM OF *DIKEROGAMMARUS VILLOSUS* (AMPHIPODA, CRUSTACEA) FROM THE KUBAN RIVER, CAUCASUS

D. N. Skafar^{1,2,*}, N. N. Givlyud^{1,2}

¹*Azov-Black Sea Branch, Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Rostov-on-Don, 344002 Russia*

²*Kuban State University, Krasnodar, 350040 Russia*

*e-mail: skafden@mail.ru

The purpose of this work was to determine the number of morphs and their ratio in the population of *Dikerogammarus villosus* from the Kuban River, as well as to establish color indicators and the total number of hemocytes in each morph. Amphipods were caught for study in the vicinity of the city of Krasnodar at the confluence of Lake Staraya Kuban with the Kuban River in 2023 and 2024. The analysis of color indicators was carried out using Adobe Photoshop (CIELab) and GIMP software. The total number of hemocytes was determined after the acclimation of individuals to laboratory conditions, which was performed for three days. In the Kuban River, *D. villosus* was found to be characterized by 4 types of pigment distribution: spotted or patterned (S), homogeneous pigmentation – melanin (M), with dorsal stripes (B) and amber (A). Based on this, we identified four morphs. At the same time, in the morphs with dorsal stripes, we identified two sub-morphs: B1 with wide pigment stripes along the entire pereon, and B2 with thin pigment stripes. The ratio (%) of morphs was as follows: B – 72.1, S – 16.0, M – 7.7, A – 3.3, and T – 0.9. There were no differences in color indices between the morphs, but statistically significant differences were found between morph M and the other morphs in color brightness, the melanin morph was 1.5 times darker as compared to morphs B and S ($p < 0.005$). The total number of *D. villosus* hemocytes widely ranged from 2480 to 9020 pcs/ml, averaging 4858 ± 1684 pcs/ml. No correlations between the size of individuals and the number of hemocytes were established ($p > 0.05$). There were also no differences in the number of hemocytes between males and females ($p > 0.05$). Hematological variations between the five morphs were not statistically significant either ($p = 0.36$). Thus, for the first time, the ratio of amphipod morphs of the species *D. villosus* from the plain part of the lower reaches of Kuban River was determined. Data on the color indices of morphs and the total number of hemocytes of this species are presented.

Keywords: gammarid, color morph, hemocytes

УДК 595.715.1

ALLOPSONTUS STEPPUS SP. N., НОВЫЙ ВИД ЩЕТИНОХВОСТОК (MICROCORYPHIA, MACHILIDAE) С ЗАПАДНОГО ПОБЕРЕЖЬЯ КРЫМА

© 2024 г. В. Г. Каплин*

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

*e-mail: stenolepisma@mail.ru

Поступила в редакцию 10.01.2024 г.

После доработки 28.03.2024 г.

Принята к публикации 30.03.2024 г.

Из западного Крыма описан новый вид щетинохвосток *Allopsontus steppus* sp. n. По строению жгутиков усиков, хетотаксии нижнечелюстных и нижнегубных щупиков, степени развития сенсорного поля на передних бедрах и по строению брюшных стернитов и парамер вид наиболее близок к *A. tauricus* Kaplin 2024, описанному из близлежащего района западного Крыма. Эти два вида четко различаются рисунком, образованным чешуйками разного цвета на дорсальной стороне брюшка, а также цветом и формой парных глазков. Различаются виды также отношением ширины к длине парных глазков, строением 3-го членика нижнегубного щупика и величиной вершинного угла стернитов брюшка.

Ключевые слова: петрофитные разнотравно-ковыльные степи, первичнообескрылые насекомые, распространение

DOI: 10.31857/S0044513424070041, **EDN:** ugatsu

При обработке материалов, собранных на западе Крыма, выявлен новый вид щетинохвосток рода *Allopsontus* Silvestri 1911, насчитывающего 53 вида. Его описание приведено ниже. Голотип нового вида хранится в коллекции Всероссийского НИИ защиты растений, С.-Петербург (г. Пушкин).

Подсемейство Machilinae Kaplin 1985

Род *Allopsontus* Silvestri 1911

Подрод *Allopsontus* s. str.

Типовой вид: *Allopsontus annandalei* Silvestri 1911

Allopsontus steppus Kaplin sp. n.

(рис. 1, 2)

Материал. Голотип, самец (в препаратах), Республика Крым, Черноморский р-н, окр. п. Оленевка, западное побережье, 45°23' N, 32°33' E, 20 м над ур. м., петрофитно-кустарниково-разнотравно-ковыльная степь, под камнями, 14.IX.2023 (В.Г. Каплин).

Описание. Длина тела (без учета каудального филамента, церок и усиков) 9.0, ширина — 2.6 мм. Общая окраска тела беловато-коричневатая. Грудные тергиты, брюшные тергиты и стерниты, большая часть головы, нижнечелюстные и нижнегубные щупики, усики, ноги, церки, каудальный филламент с коричневым, буроватым или красноватым

пигментом. Наиболее интенсивно пигментированы лоб, бока наличника (рис. 1, 1), передняя часть основного членика и жгутик усиков, 1–5-й членики нижнечелюстных щупиков, передняя часть галеа и лацинии нижней челюсти, нижняя губа, передняя часть голени и бедра ног, тергиты груди и брюшка. Затылок, участки головы вокруг глаз и глазков белые, грифельки кокситов II–VII сегментов брюшка без пигмента, тазики ног, церки, грифельки кокситов VIII и IX сегментов брюшка слабо пигментированы.

Чешуйки покрывают все тело. Дорсальная сторона брюшка темно-бурая с широкой (0.50–0.55 его ширины) продольной полосой из более светлых чешуек. Тергиты груди с темно-бурыми стернитами и кокситы брюшка со светло-бурыми однотонно окрашенными чешуйками. Жгутики усика, лоб и бока наличника с почти черными чешуйками. На основном членике и ножке усика, а также на 1–5-м члениках нижнечелюстного щупика чешуйки темно-бурые.

Усики короче тела, отношение их длины к длине тела (без учета каудального филамента и церок) составляет около 0.54. В одном жгутике около 80, в другом — 65 тесно сближенных члеников. Апикальный членик закругленный, на его вершине на обоих жгутиках имеется по одной сравнительно

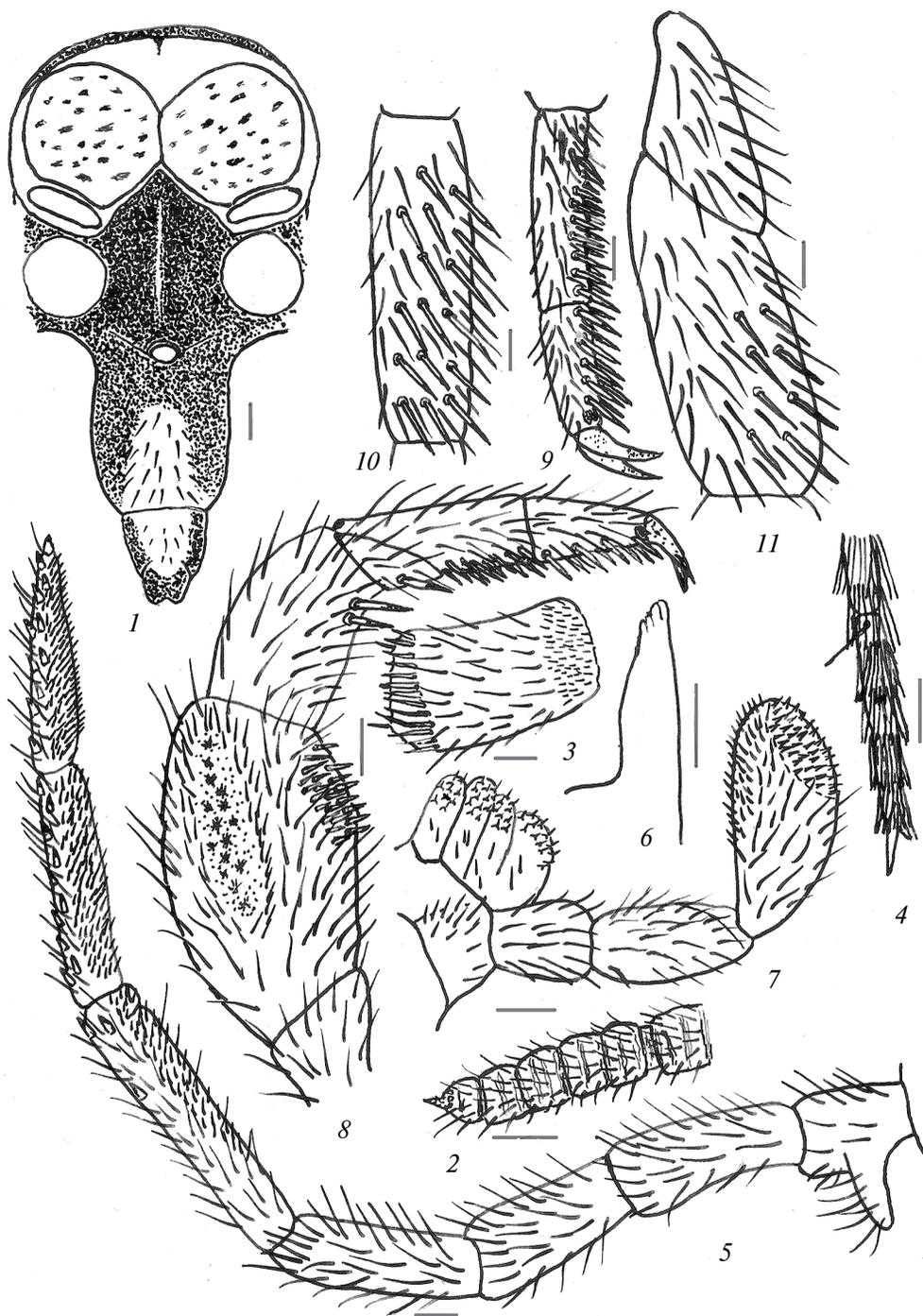


Рис. 1. *Allopsontus stepposus* sp. n., детали строения самца: 1 – передняя часть головы (сложные глаза, парные и непарный глазки, наличник и верхняя губа, основания усиков); 2 – апикальная цепочка и один членик преапикальной цепочки жгутика усика; 3 – основной членик (скапус) усика; 4 – апикальный членик церки; 5 – нижнечелюстной шупик; 6 – верхняя челюсть; 7 – нижнечелюстной шупик; 8 – вертлуг, бедро, голень и лапка передней ноги; 9–11 – соответственно задняя лапка (9), голень (10) и бедро (11) задней ноги (1–11 – голотип). Масштаб 0,1 мм.

крупной конической сенсилле (рис. 1, 2). Цепочки дистальной части жгутика 5-члениковые. Членики цепочек с тремя или четырьмя рядами чешуек и сходным распределением сравнительно коротких щетинок. Длина первого членика усика (скапуса) самца в 1.75 раза больше его ширины. Базальная часть этого членика с множеством мелких сенсорных щетинок, занимающих около 0.22 его длины (рис. 1, 3). Наличник без специализированных щетинок, с негустыми простыми щетинками средней длины. Длина церки около 3.8 мм. Отношение длины церки к длине тела около 0.39.

Вершина церки с двумя опорными шипами, один из которых сравнительно крупный и длинный, второй — небольшой, отклоняющийся в сторону и легко обламывающийся, что характерно для представителей рода *Allopsontus* (рис. 1, 4). Церки 12-члениковые. Все членики церки с четырьмя рядами чешуек. Внутренняя сторона члеников церки, начиная с 3-го членика от вершины, с одной—двумя утолщенными опорными игловидными щетинками с затемненными вершинами. Всего таких щетинок 16—17.

Глаза соприкасающиеся, в спирте их окраска беловатая с коричневыми пятнами средних и сравнительно крупных размеров. Общая ширина глаз 0.86, длина — 0.41 мм. Отношение длины одного глаза к его ширине 0.97. Длина линии контакта глаз составляет около 0.31 их длины. Парные глазки поперечные узкоовальные, расположены сублатерально по отношению к глазам, их окраска сероватая. Ширина парных глазков около 0.253, длина 0.075 мм, т.е. их длина в 3.4 раза меньше ширины. Расстояние между внутренними краями глазков 0.48, между наружными — 0.95 общей ширины глаз (рис. 1, 1). Непарный глазок также сероватый, небольшой, шириной 0.086 и длиной 0.071 мм.

Нижнечелюстные щупики 7-члениковые. Их апикальный членик немного короче субапикального: его длина составляет 0.94—0.98 длины 6-го членика. 5-й членик длиннее 4-го в 1.46 раза. Вентральная поверхность 5—7-го члеников нижнечелюстных щупиков с множеством мелких сравнительно темных щетинок (рис. 1, 5). Дорсальная поверхность 7-го членика нижнечелюстных щупиков с 10—13, 6-го — с 10—11, 5-го — с 2—3 зубьевидными щетинками со слабо затемненными вершинами. Вершины верхних челюстей 4-лопастные (рис. 1, 6).

Последний членик нижнегубных щупиков треугольно-овальный, его длина в 2.26 раза больше ширины. Апикальная поверхность этого членика с 35—38 крупными сенсорными конусами, а вентральная — с множеством мелких, сравнительно темных щетинок (рис. 1, 7).

Передние бедра с сенсорными полями, включающими 13—15 крупных розетковидных сенсилл,

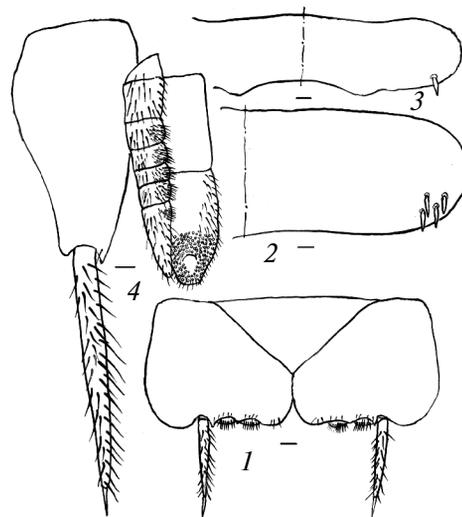


Рис. 2. *Allopsontus stepposus* sp. n., детали строения полового аппарата, тергитов, стернита и кокситов брюшка самца: 1 — пенис, парамер и коксит IX сегмента брюшка самца с грифельком; 2 — кокситы с грифельками и стернит IV сегмента брюшка; 3 — VIII тергит брюшка (часть); 4 — X тергит брюшка (часть) (пенис, парамер и коксит IX сегмента брюшка самца с грифельком (1—4 — голотип). Масштаб 0.1 мм.

расположенных в один или два ряда (рис. 1, 8). Длина сенсорного поля в 3.6 раза больше его ширины и составляет 0.54 длины бедра, а его ширина — около 0.25 ширины бедра. Сенсорное поле не доходит до основания бедра на 0.35—0.37, до его вершины — на 0.10—0.11 длины бедра; до дорсальной стороны бедра на 0.18, до вентральной его стороны — на 0.57 ширины бедра.

Передние голени и бедра заметно расширенные. Отношение длины к ширине передних голеней 1.62, средних — 2.12, задних — 3.37; бедер, соответственно, 1.52, 2.23 и 2.55. Передние бедра с вентральным выступом, в передней половине они с множеством крупных изогнутых щетинок и с 20—22 более короткими немного затемненными игловидными щетинками. Передние голени немного изогнутые, с дорсальным выступом и вентральной небольшой выемкой. Длинных волосовидных щетинок на ногах нет. Наиболее длинные: передние и задние лапки, задние голени и бедра. Передние лапки длиннее средних лапок в 1.24, задних — в 1.03 раза. Однако задние голени длиннее средних голеней в 1.46, передних — в 1.57 раза. В целом, длина задних ног у самца, включая лапку, голень, бедро и тазик, превышает длину средних ног в 1.10, а передних — в 1.12 раза. Тазики средних и задних ног с грифельками, их длина,

Таблица 1. Число игловидных щетинок на члениках ног у самца *Allopsontus stepposus* sp. n.

Ноги	Бедро	Голень	Членики лапки		
			1	2	3
Передние	20–22	2	1	12	8
Средние	8–10	8–10	6	8–10	16
Задние	8	16	6	14	10

Таблица 2. Отношения длины стернитов, кокситов и грифельков брюшка, а также вершинные углы стернитов у самца *Allopsontus stepposus* sp. n.

Сегменты брюшка	Стернит/коксит	Грифелек (без апикальной иглы)/коксит	Апикальная игла/грифельек	Вершинный угол стернита, градусы
II	0.60	0.61	0.23	96
III	0.61	0.62	0.24	96
IV	0.62	0.63	0.25	98
V	0.58	0.63	0.25	110
VI	0.52	0.63	0.25	114
VII	0.42	0.69	0.25	132
VIII	0.28	0.85	0.21	145
IX	—	1.02	0.11	—

Таблица 3. Количество сублатеральных игловидных макрохет на брюшных тергитах и кокситах у самца *Allopsontus stepposus* sp. n.

Сегмент брюшка	Тергиты брюшка	Кокситы брюшка
I	0	0
II	0	0
III	0	0
IV	2 + 1	0
V	2 + 2	0
VI	3 + 3	1 + 0
VII	3 + 3	0 + 1
VIII	4 + 4	0
IX	4 + 4	0
X	1 + 1	—

соответственно, около 0.60 и 0.55 мм. Отношение длины грифелька на тазаках средних ног к ширине тазака около 1.35, задних — 1.40. Грифельки средних ног с 6–7, задних — с 9 крупными щетинками. Лапки, голени и бедра с игловидными щетинками с затемненными вершинами (рис. 1, 9–11). Их распределение показано в табл. 1. Отношение длины апикального членика задней лапки к ее общей длине около 0.40.

Кокситы II–IX сегментов брюшка с одной парой грифельков. Кокситы I, VI и VII сегментов брюшка самца с 1 + 1, II–V сегментов

с 2 + 2 втяжными пузырьками. Вершинный угол II–IV стернитов брюшка 96°–98°, V–VI стернитов — 110°–114° (рис. 2, 1; табл. 2). Соотношения длин грифельков, стернитов и кокситов брюшка приведены в табл. 2. Грудные тергиты без макрохет. IV–X тергиты (рис. 2, 2, 3) и VI, VII кокситы брюшка с сравнительно темными и утолщенными игловидными макрохетами. Их количество и распределение на тергитах и кокситах брюшка приведены в табл. 3.

Генитальный аппарат самца с одной парой крупных парамер на IX сегменте брюшка. Парамеры 1+5-члениковые. Пенис и парамеры немного выступают за вершины кокситов IX сегмента брюшка. Терминальный членик пениса в 1.21 раза длиннее его базального членика (рис. 2, 4).

Дифференциальный диагноз. *Allopsontus stepposus* sp. n. относится к типовому подроду *Allopsontus* s. str., включающему в настоящее время 21 вид. В состав этого подрода входят, в частности, *A. tauricus* Kaplin 2024 из близлежащего района Западного Крыма (Каплин, 2024) и *A. europaeus* (Kaplin 1983) с южного побережья Крыма (Каплин, 1983). Среди них *Allopsontus stepposus* sp. n. наиболее близок к *A. tauricus*. Нижнечелюстные щупики самцов *A. europaeus* без мелких прижатых щетинок на их вентральной поверхности. Однако вентральная поверхность 5–7-го члеников нижнечелюстных щупиков самцов *A. tauricus* и *A. stepposus* sp. n. с множеством мелких сравнительно темных щетинок. Их усики значительно короче тела,

Таблица 4. Диагностические признаки самца *Allopsontus stepposus* sp. n. в сравнении с самцом *A. tauricus* (Каплин, 2024)

Морфологический признак	<i>A. tauricus</i>	<i>A. stepposus</i> sp. n.
Длина тела, мм	9.8	9.0
Цветовой рисунок чешуек на брюшных тергитах	Образуют темные и светлые чередующиеся поперечные полосы	Образуют продольную полосу шириной 0.50–0.55 ширины брюшка с более светлыми чешуйками
Отношение длины основного членика усиков к его ширине	2.2	1.75
Крупная сенсилла на вершине апикального членика жгутика	Отсутствует	Имеется
Отношение длины поля с множеством мелких сенсорных щетинок в базальной части основного членика к длине этого членика	0.12	0.22
Отношение длины церки к длине тела	0.35	0.39
Число члеников церки	16	12
Отношение длины линии контакта глаз к длине глаза	0.35	0.31
Цвет сложных глаз (в спирте)	Беловатые с мелкими и средними коричневыми пятнами	Беловатые со средними и сравнительно крупными коричневыми пятнами
Цвет (в спирте) и форма парных глазков	Светло-коричневые с белым ободком, подошвообразные	Сероватые без ободка, поперечно-овальные
Отношение ширины парного глазка к его длине	2.5–2.6	3.4
Отношение длины апикального (7-го) к длине субапикального (6-го) членика нижнечелюстного щупика	0.86–0.88	0.94–0.98
Количество зубьевидных щетинок на члениках нижнечелюстного щупика		
на 7-м	9–10	10–13
на 6-м	13–15	10–11
Отношение длины последнего (3-го) членика нижнегубного щупика к его ширине	1.7–1.8	2.3
Количество сенсорных конусов на апикальной поверхности 3-го членика нижнегубного щупика	55–60	35–38
Отношение длины к ширине сенсорного поля с розетковидными сенсиллами на переднем бедре	4.0	3.6
Отношение длины задней голени к длине передней голени	1.33	1.57
Количество игловидных щетинок на бедрах		
передних	14–16	20–22
средних и задних	2–3	8–10
Отношение длины грифелька (без апикальной иглы) к длине коксита IX	1.13	1.02
Вершинный угол стернитов брюшка, градусы		
II–IV	90–92	96–98
VI, VII	106–113	114–132
Количество сублатеральных игловидных щетинок на тергитах брюшка		
VIII, IX	3 + 3	4 + 4
X	2 + 2	1 + 1
Отношение длины терминального к длине базального члеников пениса	1.16	1.21

с короткими расширенными и сближенными члениками жгутиков; цепочки дистальной части жгутиков также плотно сближены, в то время как у других видов рода *Allopsontus* цепочки жгутиков сравнительно тонкие с удлинёнными члениками, заметно разделены перетяжками. Апикальный членик жгутика усиков у самца у *A. stepposus* sp. n. закругленный, на его вершине на обоих жгутиках имеется по одной сравнительно крупной впервые обнаруженной у видов рода *Allopsontus* конической сенсилле. Основные диагностические признаки, позволяющие различить самцов *A. tauricus* и *A. stepposus* sp. n., приведены в табл. 4. Главные различия самцов этих видов: рисунок, образованный цветом чешуек дорсальной стороны брюшка, а также цвет, форма и отношение ширины к длине парных глазков, строение 3-го членика нижнегубного щупика, величина вершинного угла стернитов брюшка.

Этимология. Название нового вида образовано от названия растительного сообщества, в котором он был собран.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследования проведены в рамках государственного задания по теме 1021052806501-9-4.1.6 лаборатории

фитосанитарной диагностики и прогнозов Всероссийского НИИ защиты растений «Цифровизация, картирование, мониторинг и прогноз в области изучения биоразнообразия агроландшафтов и агроэкосистем с учетом новых угроз (FGEU-2022-0002)».

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

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

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет, что у него нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Каплин В. Г.*, 1983. К фауне шетинохвосток (Thysanura) южного побережья Крыма // Вестник зоологии. № 5. С. 15–20.
- Каплин В. Г.*, 2024. Новый вид шетинохвосток рода *Allopsontus* Silv. (Microcoryphia, Machilidae) из западного Крыма // Зоологический журнал. Т. 103. № 2. С. 13–19.

***ALLOPSONTUS STEPPOSUS* SP. N., A NEW SPECIES OF BRISTLETAIL (MICROCORYPHIA, MACHILIDAE) FROM THE WESTERN COAST OF CRIMEA**

V. G. Kaplin*

All-Russian Research Institute of Plant Protection

Saint Petersburg, sh. Podbelskogo, 3, Pushkin, 196608 Russia

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

A new species of bristletail, *Allopsontus stepposus* sp. n., is described from the western Crimea. In the structure of the antennal flagella, the chaetotaxy of the maxillary and labial palps, the sensory field on the fore femora, the abdominal sternites and parameres, it seems to be especially similar to *A. tauricus* Kaplin 2024, described from a nearby area in western Crimea. These two species are clearly distinguished by the pattern formed by differently colored scales on the dorsal side of the abdomen, as well as the color and shape of the paired ocelli. The species also differ in the width to length ratio of the paired ocelli, the structure of the 3rd article of the labial palp, and the size of the apical angle of the abdominal sternites.

Keywords: petrophytic forb-feather grass steppe, Apterygota insect, distribution

НОВЫЕ И МАЛОИЗВЕСТНЫЕ СВЕРЧКИ ПОДСЕМЕЙСТВА PHALANGOPSINAE (ORTHOPTERA, GRILLIDAE). 16. ПОДТРИБА LUZARINA ИЗ ПАНАМЫ И ПЕРУ

© 2024 г. А. В. Горохов*

Зоологический институт РАН, С.-Петербург, 199034 Россия

*e-mail: gorochovandrei3@gmail.com

Поступила в редакцию 21.01.2024 г.

После доработки 06.05.2024 г.

Принята к публикации 07.05.2024 г.

Кратко рассмотрены положение и диагностические признаки подтрибы *Luzarina* Hebard 1928, а также родов *Niquirana* Hebard 1928, *Luzara* Walker 1869, *Amusodes* Hebard 1928 и *Prosthama* Hebard 1928; последний род здесь возвращен в состав этой подтрибы. С территории Панамы и Перу описаны следующие новые таксоны *Luzarina*: *Niquirana? chiriqui* sp. n., *Luzara cusco* sp. n., *L. cerroazul* sp. n., *Prosthama chagres* sp. n., *P. amistad* sp. n., *Azulzara minutissima* gen. et sp. n. Для *Amusodes* и *Prosthama* впервые описаны и изображены гениталии самцов, а также на основе нового материала переописан *A.? festae* Hebard 1928.

Ключевые слова: пауковидные сверчки, триба *Phalangopsini*, Центральная Америка, Южная Америка, новые таксоны

DOI: 10.31857/S0044513424070054, **EDN:** ufualq

Данное сообщение продолжает частичную ревизию неотропических представителей подсемейства пауковидных сверчков (*Phalangopsinae*), начатую в этой серии публикаций (Горохов, 2007, 2009, 2011, 2011a, 2023). Кроме того, новые данные по американским *Phalangopsinae* были опубликованы в некоторых других статьях того же автора, из которых наиболее значимы статьи по мексиканским и перуанским пауковидным сверчкам (Gorochov, 2007, 2019), а также статья по надродовой классификации группы подсемейств “*Phalangopsidae*” (Gorochov, 2014: *Phalangopsinae* subfamily group).

В новом сообщении рассмотрены следующие роды подтрибы *Luzarina* Hebard 1928 из Панамы и Перу: *Niquirana* Hebard 1928, *Luzara* Walker 1869, *Amusodes* Hebard 1928, *Prosthama* Hebard 1928 и *Azulzara* gen. n. Эти роды (кроме *Amusodes* и *Prosthama*) впервые указаны для Панамы. Работа основана на материалах из Зоологического института РАН в С.-Петербурге (ЗИН). Интернет-каталог “*Orthoptera Species File*” (Cigliano et al., 2024) цитируется здесь как “OSF”.

ТАКСОНОМИЧЕСКИЕ ЗАМЕЧАНИЯ И ОПИСАНИЯ

Триба ***Phalangopsini***

Подтриба ***Luzarina***

Подтриба *Luzarina* была первоначально описана как группа *Luzarae* в подсемействе *Phalangopsinae* (Hebard, 1928). Позднее она была возведена в ранг трибы в том же подсемействе (Chopard, 1968), а затем в ранг подсемейства в семействе *Phalangopsidae* (Vickery, 1977), но последнее мнение базировалось на недостаточно обоснованной идее о целесообразности повышения в ранге всех надродовых таксонов отряда прямокрылых в связи с разделением его на два отряда. В более привычный вид ранги этих таксонов были приведены Гороховым (1995: *Luzarini* и *Phalangopsinae*), но после дополнительного изучения гениталий самца им же была предложена несколько иная классификация *Phalangopsinae* и родственных таксонов (Gorochov, 2014), в которой *Phalangopsinae* были разбиты на пять триб и тринадцать подтриб, причем бывшая группа *Luzarae* была включена в трибу *Phalangopsini* в качестве ее подтрибы *Luzarina*. Эта классификация (особенно включение *Luzarina* в состав *Phalangopsini*) была частично поддержана

молекулярными данными, и в нее были включены две дополнительные подтрибы (Chintauan-Marquier et al., 2016; Gorochov, 2019; Горохов, 2020), но в “OSF” эта подтриба почему-то продолжает ошибочно рассматриваться как подсемейство. Отличия *Luzarina* от других подтриб Phalangopsini не очень четкие, состоят главным образом в почти шаровидной форме головы, укороченных и более или менее кожистых верхнем или обоих надкрыльях (если они не сильно редуцированы), отсутствии задних крыльев (рис. 1; 3; 4; 5; 6, 1–5) и однотипном строении гениталий самца (рис. 2; 6, 6–18). В подтрибу *Luzarina* было включено 22–23 рода (Gorochov, 2014; OSF), но некоторые из них нуждаются в уточнении систематического положения; кроме того, род *Prostama* Hebard 1928 здесь возвращен в *Luzarina* и еще один новый род этой подтрибы описан.

Род *Niquirana* Hebard 1928

Этот род был описан для единственного вида из Никарагуа (*N. politus* Hebard 1928). Однако его автор (Hebard, 1928) осторожно предположил, что к этому роду может быть отнесен и *Amusus mexicanus* Saussure 1897 из Мексики, который также имеет лишь внутренний тимпанум, но боковая плоскость его надкрылий не с тремя продольными жилками, а с четырьмя, что больше согласуется с диагнозом рода *Luzara* Walker 1869 (согласно той же публикации *Amusus* Saussure 1878 – младший синоним *Luzara*). Гениталии самца первого вида были изучены лишь недавно (Desutter-Grandcolas, 2014), а самец второго вида неизвестен, но позднее к этому роду условно были отнесены еще два мексиканских вида с четырьмя продольными жилками в боковой плоскости надкрылий (*N. ? vera cruzi* Gorochov 2007 и *N. ? chiapasi* Gorochov 2007), причем гениталии их самцов были описаны и изображены, а про “*A. mexicanus*” было сказано, что он может оказаться синонимом одного из них (Gorochov, 2007). Кроме того, в этот же род был помещен еще один вид, первоначально описанный как *Luzara phyxelis* Otte 2006 из Коста-Рики (Desutter-Grandcolas, 2014). В строении гениталий самца этих видов были обнаружены заметные отличия как от таковых *Luzara*, так и внутри *Niquirana*, что усложнило понимание различий между этими родами, дополняющих различия по строению тимпанумов (*Luzara* имеет как наружный, так и внутренний тимпанумы, а *Niquirana* – лишь внутренний тимпанум). Но новый вид, рассматриваемый здесь, показывает большее сходство в гениталиях самца с одним из видов *Luzara*, чем с вышеупомянутыми представителями *Niquirana* (см. видовое описание ниже), хотя строение тимпанумов вполне соответствует диагнозу последнего рода. Не исключено, что *Niquirana* – лишь

подрод рода *Luzara*, но для решения этого вопроса нужно провести дополнительные исследования.

Niquirana? chiriqui Gorochov sp. n.

(рис. 1, 1–9; 2, 1–4)

М а т е р и а л. Голотип ♂, **Панама**, провинция “Chiriqui”, окрестности “La Amistad International Park” недалеко от границы с Коста-Рикой, гора “Totumas”, 1800–2000 м, первичный лес, среди сухих листьев в подстилке ночью, 29.I–13.II.2022, А. Горохов (ЗИН). Паратипы: 12 ♂♂, 9 ♀♀, те же данные (ЗИН).

О п и с а н и е. С а м е ц (голотип). Тело слабо опушено или почти не опушено, блестящее, но голени опушены немного сильнее и почти не блестящие. Окраска головы и переднеспинки темно-коричневая (почти черноватая, т.е. как на рис. 1, 1, 2), но: глазки и мембраны усиковых впадин беловатые; глаза и маленькие отметины вокруг боковых глазков и около них серо-коричневые; ротовые части пятнистые (мандибулы темно-коричневые с коричневыми пятнами, наличник и пальпы дополнительно со светло-коричневыми отметинами, лабрум и остальные структуры с участками от коричневых до желтоватых); усики с желтоватыми проксимальными частями (но скапус и педицел темно-коричневые снизу) и серо-коричневыми остальными частями (последние части с редкими и мелкими светлыми пятнышками); переднеспинка со светло-коричневым передним и коричневыми нижними краями. Надкрылья также темно-коричневые и блестящие, но спинная плоскость нижнего надкрылья беловатая с почти прозрачным жилкованием (рис. 1, 3); ноги светло-коричневые с рыжеватым оттенком во многих местах, темно-коричневыми дистальными участками всех бедер, коричневыми частями и косыми штрихами на наружной поверхности остальной (не дистальной) части заднего бедра, слабопятнистыми (с коричневыми и почти светло-коричневыми участками) всеми голеними и лапками (но лапки еще более однотонные); остальные части груди от коричневых и светло-коричневых до желтоватых и даже почти беловатых. Брюшко коричневое с темно-коричневыми задней половиной генитальной пластинки и поперечными полосками на тергитах вдоль их задних краев, а также с несколькими мелкими светловатыми пятнышками дорсально и почти однотонными серо-коричневыми церками. Наружное строение тела типично для рода: голова почти шаровидная, с крупными и умеренно выпуклыми глазами, заметным рострумом (этот рострум короткий, широко округлый в профиль и несколько сужается к вершине, а его ширина между усиковыми впадинами едва больше ширины скапуса, как на рис. 1, 2), умеренно короткими

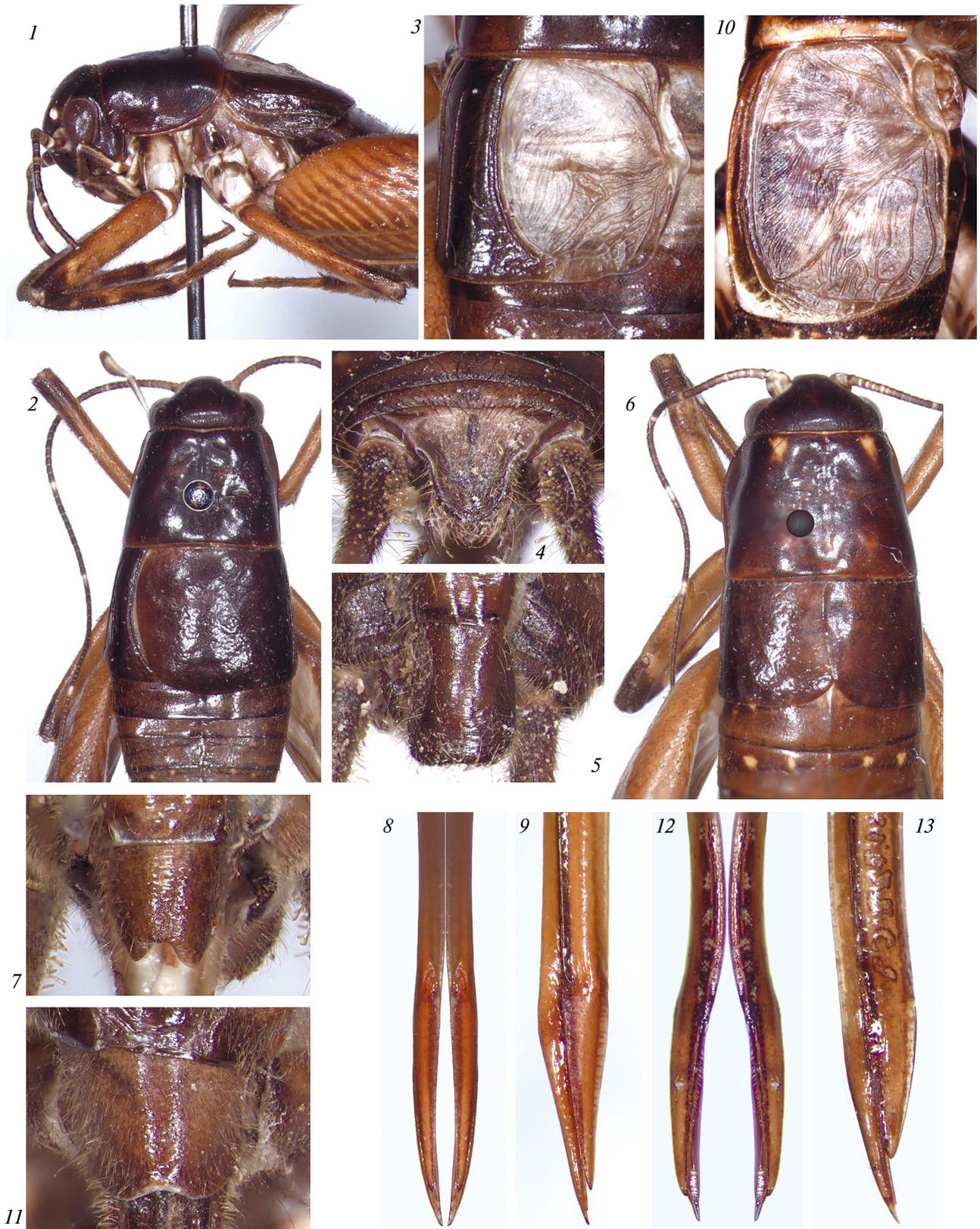


Рис. 1. *Niquirana* Heb. и *Luzara* Walk.: 1–9 – *N.?* *chiriqui* sp. n.; 10 – *N.?* *veracruzii* Gor.; 11–13 – *L. cerroazul* sp. n. Тело самца (1, 2) и самки (6) без дистальной части сбоку (1) и сверху (2, 6); спинная плоскость нижнего надкрылья самца (3, 10); анальная пластинка самца сверху/сзади (4); генитальная пластинка самца (5) и самки (7, 11) снизу; вершина слегка деформированного яйцеклада сверху (реконструкция) (8, 12) и сбоку (9, 13).

ротовыми частями, почти прямым клипеальным швом и средней длины максиллярными пальпами (вершинный членик этих пальп заметно длиннее, чем другие членики, и лишь слегка длиннее, чем высота глаза); переднеспинка заметно шире головы, слабо поперечная, в передней половине округло сужающаяся к голове, со слегка выпуклым диском, почти прямым передним краем диска, едва вогнутым задним краем диска, умеренно высокими и почти вертикальными боковыми лопастями (но в поперечном сечении они чуть наклонные, т.е. переднеспинка незначительно расширяется книзу), а также с выпуклым нижним краем каждой из этих лопастей, переходящим спереди и сзади в широко округленные углы между этим краем и вертикальными передним и задним краями (рис. 1, 1); надкрылья достигают середины второго тергита брюшка и дистально почти обрублены, но с округлыми дистолатеральным и дистомедиальным углами, слегка выпуклым дистальным краем верхнего надкрылья (как на рис. 1, 2) и слегка косым дистальным краем нижнего надкрылья (рис. 1, 3), а также с невысокой боковой плоскостью, округло переходящей в значительно более широкую спинную плоскость и снабженной тремя продольными и практически параллельными жилками (в нижнем надкрылье две самые костальные из них с четырьмя короткими продольными веточками, а в верхнем – две наиболее анальные из этих жилок с одной парой длинных продольных ветвей каждая; рис. 1, 1); стридуляционный аппарат нижней спинной плоскости мембранозный с морщинистой поверхностью и слабозаметным жилкованием в медиальной половине (рис. 1, 3), а в верхней спинной плоскости он представлен тонкой и дуговидной стридуляционной жилкой, видимой лишь на нижней поверхности этой плоскости (остальная часть данной плоскости кожистая и более или менее гладкая, т.е. без заметного жилкования; как на рис. 1, 2); задних крыльев нет; ноги умеренно короткие и довольно тонкие (но задние бедра сильно утолщенные – адаптированы к сильным прыжкам), с заметным (но не крупным) овальным внутренним тимпанумом и практически без наружного тимпанума в передних голенях, а также с вооружением всех голеней и лапок – как у других видов рода (Hebard, 1928; Gorochov, 2007); сегменты брюшка простые; анальная пластинка почти треугольная, но ее вершинная часть округлена, дорсальная поверхность слабо вогнута и снабжена небольшим срединным продольным вдавлением у основания (рис. 1, 4); генитальная пластинка слабо удлиненная (примерно в 1.5 раза более длинная, чем анальная), полутрубчатая, с почти параллельными боковыми краями и более или менее широко обрубленной вершиной (рис. 1, 5). Гениталии (рис. 2, 1, 3, 4) более сходны с таковыми

некоторых видов *Luzara* (*L. erasmios* Otte et Perez Gelabert 2009), чем с гениталиями мексиканских видов, отнесенных к *Niquirana* (Gorochov, 2007: figs 55, 57, 59, 61), поскольку эктопарамеральные склеротизации не объединены в одну пару компактных структур, а состоят (как у *L. erasmios*) из нескольких обособленных или почти обособленных парных склеритов; у нового вида этих склеритов три [1) короткий и палочковидный нижний склерит, сочлененный с вершиной задней эндопарамеральной руки и снабженный двумя передними язычками – направленным вперед (к рахису) и направленным вверх-назад (к остальным эктопарамеральным склеритам); 2) почти овальная пластинка, расположенная в поперечно-вертикальной плоскости, но несколько косо и над предыдущим склеритом; 3) дуговидно изогнутая лента, охватывающая предыдущую пластинку снизу и спереди, а также неясно слитая в медиальной части с ней и с вершиной верхнего язычка палочковидного склерита]; заднебоковые лопасти эпифаллуса довольно тонкие, и каждая с коротким субапикальным выступом снизу; эндопарамеральные аподемы, направленные вперед, довольно короткие; рахис в виде маленького V-образного склерита; формула в передней части с одной парой направленных в стороны аподем, более сходных с таковыми *Luzara* (Горохов, 2011: рис. 2, 2, 5).

Вариации. Темные участки на скапусе и педицелле иногда заметно светлее (со светлой срединной частью на скапусе и едва затемненной на педицелле); переднеспинка часто с одной парой мелких светловатых пятнышек на передней части диска; передние и средние коксы могут быть с почти беловатыми участками; надкрылья могут достигать более задних участков брюшка в зависимости от его непостоянной длины; число и положение веточек в их боковых плоскостях незначительно варьируют; расположение эктопарамеральных склеритов может несколько различаться из-за их подвижности (рис. 2, 2).

С а м к а. Внешний вид – как у более светлых самцов, но: рostrum вокруг срединного глазка иногда с рыжеватыми штрихами; наличник часто более светлый в нижней половине; переднеспинка всегда с одной парой светло-коричневых или почти желтоватых пятнышек в передней части диска (эти пятнышки часто крупнее, чем у самца) и иногда со светло-коричневой или коричневой узкой полоской вдоль заднего края диска; надкрылья с более узкими и одинаково кожистыми (без заметного жилкования) спинными плоскостями, которые не налегают одна на другую как у самца, а лишь слегка перекрываются посередине тела (рис. 1, б); генитальная пластинка довольно маленькая, продолговато-треугольная, но с довольно широко

обрубленной вершиной, снабженной отчетливой и округленной выемкой посередине (рис. 1, 7); яйцеклад с вершиной — как на рис. 1, 8, 9.

Д л и н а (мм). Тело: самец 10–13, самка 12.5–14.7; переднеспинка: самец 2.8–3.2, самка 3.3–3.8; надкрылья: самец 3–3.8, самка 3.2–3.7; задние бедра: самец 9.5–10.5, самка 12.5–13.8; яйцеклад 11–11.7.

С р а в н е н и е. Новый вид отличается от *N. politus* из Никарагуа более короткими и более однотонно темными надкрыльями самца, а также более светлыми передними и средними ногами (у *N. politus* верхнее надкрылье более чем в 1.5 раза длиннее переднеспинки, светло-коричневое и с еще более светлой полоской вдоль дистального края, а передние и средние ноги однотонно темные). От *N. phyxelis* (Otte 2006) из Коста-Рики, вероятно, близкого к *N. politus*, новый вид отличается не отчетливо белыми максиллярными пальпами и другой формой эпифаллуса. От мексиканских видов, относимых к этому же роду, новый вид отличается более короткими надкрыльями с менее многочисленными ветвями Sc и заметно более короткой и сильнее изогнутой диагональной жилкой в спинной плоскости нижнего надкрылья самца (сравни рис. 1, 3 и рис. 1, 10), а также не компактными эктопарамеральными склеротизациями в гениталиях самца. От *Luzara brevipennis* Desutter-Grandcolas 2014 (Коста-Рика), который, возможно, относится к роду *Niquirana* (но смотри обсуждение этого рода выше), новый вид отличен более длинными надкрыльями и более длинным субапикальным выступом каждой заднебоковой лопасти эпифаллуса.

Э т и м о л о г и я. Новый вид назван по названию провинции, где он был собран.

Род *Luzara* Walker 1869

Род *Luzara* был описан для самца *L. rufipennis* Walker 1869 из Колумбии и еще одного вида из Шри Ланки (Walker, 1869), отнесенного к этому роду под вопросом и ныне включенного в другой род и другую трибу Phalangopsinae. В связи с этим *L. rufipennis* считается типовым видом *Luzara* по монотипии (OSF). Позднее был описан род *Amusus* Saussure 1878 по обоим полам одного вида (*A. kirschianus* Saussure 1878) из Венесуэлы (Saussure, 1878). Еще позднее эти видовые и родовые названия были синонимизированы (Hebard, 1928), а затем виды были восстановлены, но синонимия родовых названий была поддержана (Gorochov, 1996). Кроме того, в этот род было добавлено еще семь видов (OSF), из которых *L. idolicus* Otte et Perez-Gelabert 2009 (Тринидад) к этому роду, подтрибе и, возможно, трибе Phalangopsini не относится, а *L. brevipennis*, как отмечено выше, может принадлежать роду *Niquirana*. Род *Luzara* отличается от *Niquirana* практически только наличием обоих

тимпанумов, поэтому не исключено, что виды последнего рода могут быть включены в состав *Luzara* как представители одного или двух его подродов (в дополнение к номинативному подроду).

Luzara cusco Gorochov sp. n.

(рис. 2, 5–8; 3, 1–5)

М а т е р и а л. Голотип ♂, Перу, департамент “Cusco”, провинция “La Convencion” или провинция “Calca”, 50–55 км к С от г. “Quillabamba”, окрестности биостанции “Huillcapampa” (SERNANP), 12.34083° ю.ш., 72.65147° з.д., 600–800 м, первичный/вторичный лес ночью, среди сухих листьев в подстилке, 16–22.X.2018, А. Горохов (ЗИН). Паратипы: 3 ♂♂, 6 ♀♀, те же данные (ЗИН).

О п и с а н и е. С а м е ц (голотип). Внешне очень похож на *L. sapani* Gorochov 2011 из Перу: окраска головы, переднеспинки, передних и средних кокс и бедер черная, но с желтоватыми глазками, беловатыми мембранами усиковых впадин и пятном на дорсальной поверхности каждого скапуса близ его основания, сероватыми глазами и отметинами на наличнике и лабруме, светловатой вертикальной срединной линией на эпикраниуме под срединным глазком, серо-коричневыми максиллами и лабиумом (включая их пальпы), сероватыми и беловатыми мелкими и редкими пятнами на остальных частях усиков, темно-коричневыми участками усиков между проксимальными из последних пятен, а также желтоватой передней и сероватой задней линиями вдоль переднего и заднего краев диска переднеспинки (рис. 3, 1, 2); надкрылья с темно-коричневыми боковыми плоскостями, коричневой (почти светло-коричневой) спинной плоскостью верхнего надкрылья и полупрозрачной сероватой спинной плоскостью нижнего надкрылья, но вдоль всех краев последней плоскости развиты очень светлые коричневатые и узкие полосы (рис. 3, 3); заднее бедро коричневое с темно-коричневой дистальной половиной; задняя кокса серо-коричневая; передняя голень однотонно черноватая со светлыми тимпанумами, средняя — темно-коричневая со слегка более светлым средним участком, а задняя — серо-коричневая с едва более светлыми участками; лапки серо-коричневые с малозаметными чуть более темными участками; стерниты груди и брюшка, а также анальная пластинка серо-коричневые с немного более темной задней половиной этой пластинки (рис. 3, 4); видимая часть тергитов брюшка и генитальная пластинка темно-коричневые (рис. 3, 5); церки почти светло-коричневые сверху и серо-коричневые снизу (рис. 3, 4, 5). Строение тела также очень сходно с таковым *L. sapani* (см. Горохов, 2011): надкрылья достигают восьмого тергита брюшка и с 4–5 продольными ветвями Sc в боковых плоскостях (рис. 3, 1, 2), спинные плоскости надкрылий

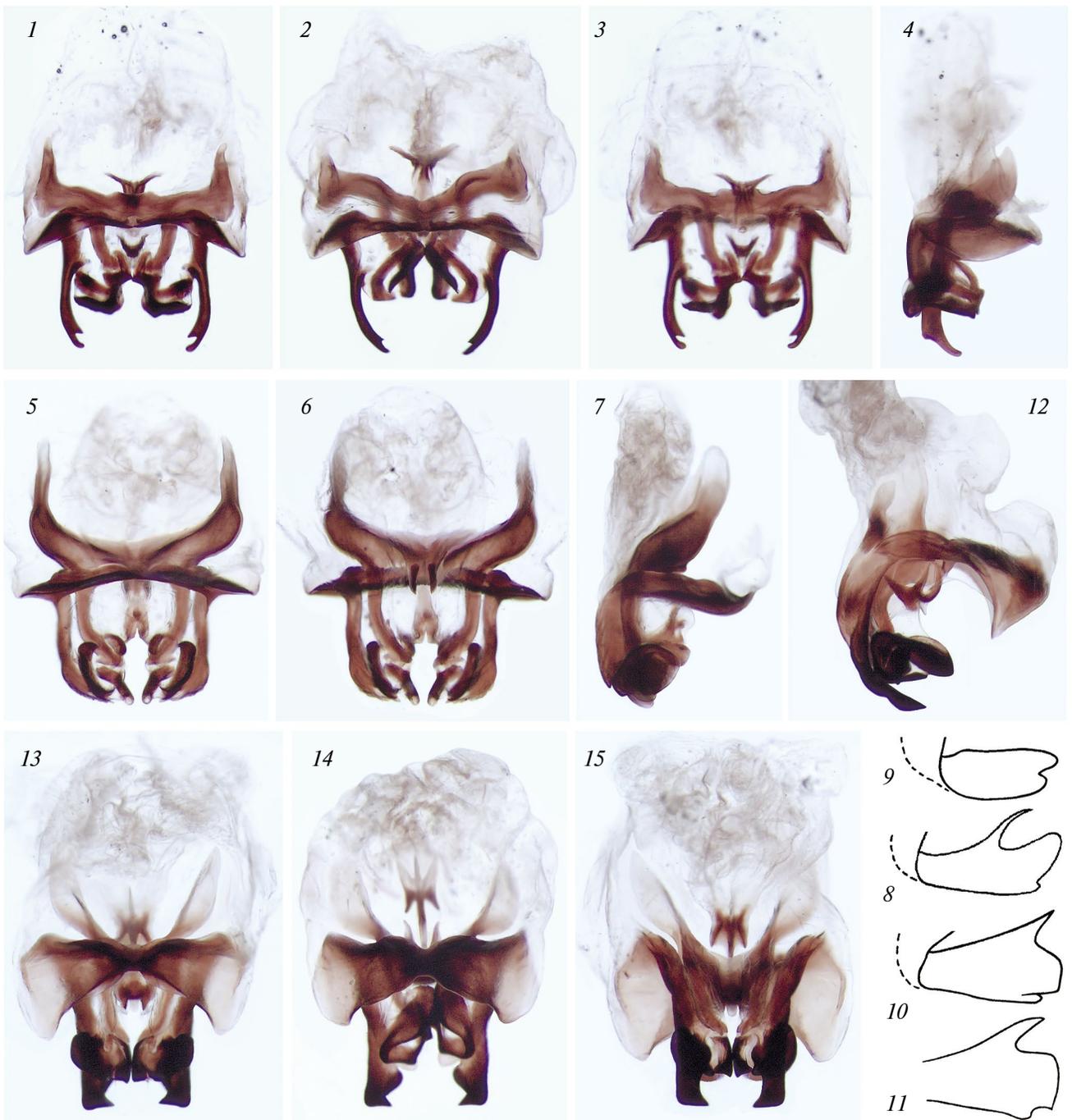


Рис. 2. Гениталии самца сверху (1, 2, 5, 13, 14), снизу (3, 6, 15) и сбоку (4, 7, 12), а также заднебоковая лопасть эпифаллуса сбоку (8–11): 1–4 – *Niquirana? chiriqui* sp. n. (2 – с втянутыми эктопарамерами); 5–8 – *Luzara cusco* sp. n.; 9 – *L. ucayali* Gor.; 10 – *L. venado venado* Gor.; 11 – *L. v. major* Gor.; 12–15 – *Amusodes? festae* Heb. (14 – с втянутыми эктопарамерами). [9, 10, 11 – по: Gorochov (2019).]

и вершина брюшка как на рис. 3, 2–5, а гениталии (рис. 5–7) отличаются от таковых *L. sapani* главным образом направленной вверх вершинной лопасти каждой заднебоковой лопасти эпифаллуса и наличием тонкого шиповидного и полумембранозного придатка на дорсальном крае этой лопасти перед вышеупомянутой лопастиной (рис. 2, 8; последний признак присутствует также у *L. venado* Gorochochov 2011).

Вариации. Окраска анальной пластинки и дорсальной части последнего тергита иногда светло-серо-коричневая и практически не отличается от окраски церок; надкрылья достигают шестого–девятого тергитов брюшка; анальная пластинка иногда более закруглена сзади; тонкий шиповидный придаток на дорсальном крае каждой заднебоковой лопасти эпифаллуса часто мембранозный и почти незаметный.

С а м к а. По окраске и строению тела сходна с самцами, но часто незначительно светлее и почти по всем признакам неотличима от самки *L. sapani* (лишь яйцеклад немного длиннее, в 1.1–1.2 раза короче заднего бедра, тогда как это соотношение у *L. sapani* равно 1.3–1.4).

Д л и н а (мм). Тело: самец 12–15.5, самка 14–20; переднеспинка: самец 3–3.7, самка 4–4.8; надкрылья: самец 7–8.2, самка 4.7–5.8; задние бедра: самец 13–15, самка 16–18.5; яйцеклад 13.5–16.

С р а в н е н и е. От наиболее похожего вида (*L. sapani*) новый вид отличается заднебоковыми лопастями эпифаллуса с дорсальным шиповидным придатком, отсутствующим у *L. sapani*, и с вершинной лопастиной, направленной вверх, а не назад (сравни рис. 2, 8, 9). От обоих подвидов *L. venado*, известных также из Перу и очень сходных с новым видом, *L. cusco* sp. n. отличается более темной окраской (переднее и среднее бедра однотонно черные у нового вида, но заметно светлее у *L. venado*) и направленной вверх вершинной лопастиной каждой заднебоковой лопасти эпифаллуса (сравни рис. 2, 8, 10, 11).

Э т и м о л о г и я. Новый вид назван по перуанскому департаменту “Cusco”, где этот вид был собран.

Luzara cerroazul Gorochochov sp. n.

(рис. 1, 11–13; 3, 6–8)

М а т е р и а л. Голотип ♀, **Панама**, провинция “Panama” недалеко от г. Панама (Panama City), горы “Cerro Azul [Голубой холм]”, окрестности “Chagres National Park”, 600–800 м, первичный/вторичный лес, на тропе ночью, 14–25.II.2022, А. Горохов (ЗИН).

О п и с а н и е. С а м к а (голотип). Величина тела и внешний облик наиболее сходны с таковыми *L. erasmios* из Тринидада, но со следующими

особенностями: окраска коричневая с желтоватыми глазками и двумя парами продольных линий позади верхних частей глаз, почти темно-коричневыми ростромом и крупными участками эпикраниума над клипеальным швом и позади глаз (включая глаза), светло-коричневыми лабруммом и отметинами на других ротовых частях (включая пальпы), редкими и мелкими светловатыми пятнышками на проксимальных частях усиков, темно-коричневыми боковыми лопастями переднеспинки (но с маленьким светловатым пятнышком в каждом передненижнем углу) и боковыми плоскостями надкрылий, светло-коричневыми одной парой полосок на диске переднеспинки вдоль его боковых краев и мелкими малозаметными пятнышками вдоль заднего края этого диска, желтоватой полоской вдоль бокового края каждой спинной плоскости надкрылий, светловатыми тонкими следами жилкования на последней плоскости (рис. 3, 6, 7), темно-коричневыми ногами (но задние бедра с немного более светлыми проксимальными участками, каждая средняя голень со светловатым пятнышком в базальной части, задняя голень с частично светло-коричневыми шипами и шпорами, а лапки едва более светлые базально и с еще чуть более светлыми отметинами дистально), пятныстыми тергитами брюшка (пятна довольно многочисленны, темно- и светло-коричневые, и среди них выделяется одна пара продольных светлых полос сверху; рис. 3, 7), серо-коричневыми всеми стернитами и генитальной пластинкой (рис. 1, 11), а также светло-серо-коричневыми анальной пластинкой и церками (рис. 3, 8); рострум немного более узкий, приблизительно в 1.5 раза уже скапуса (рис. 3, 7); переднеспинка слабо поперечная, довольно высокая, заметно шире головы и равномерно сужающаяся в передней трети (но со слабо отогнутыми в стороны нижними частями этой трети; рис. 3, 7); надкрылья одинаковые, достигают середины четвертого тергита брюшка, сверху едва перекрываются вдоль срединной линии, округленно обрубленные на вершинах, с кожистыми и несущими следы жилкования спинными плоскостями (рис. 3, 7), а также лишь с четырьмя продольными ветвями Sc в каждой боковой плоскости (рис. 3, 6); ноги по строению типичны для рода, с небольшим овальным внутренним тимпанумом и несколько более маленьким наружным тимпанумом (рис. 3, 6); анальная пластинка почти треугольная с округленной вершинной частью (рис. 3, 8); генитальная пластинка и вершина яйцеклада как на рис. 1, 11–13.

С а м е ц неизвестен.

Д л и н а (мм). Тело 18; переднеспинка 4.5; надкрылья 7.3; задние бедра 16.7; яйцеклад 13.

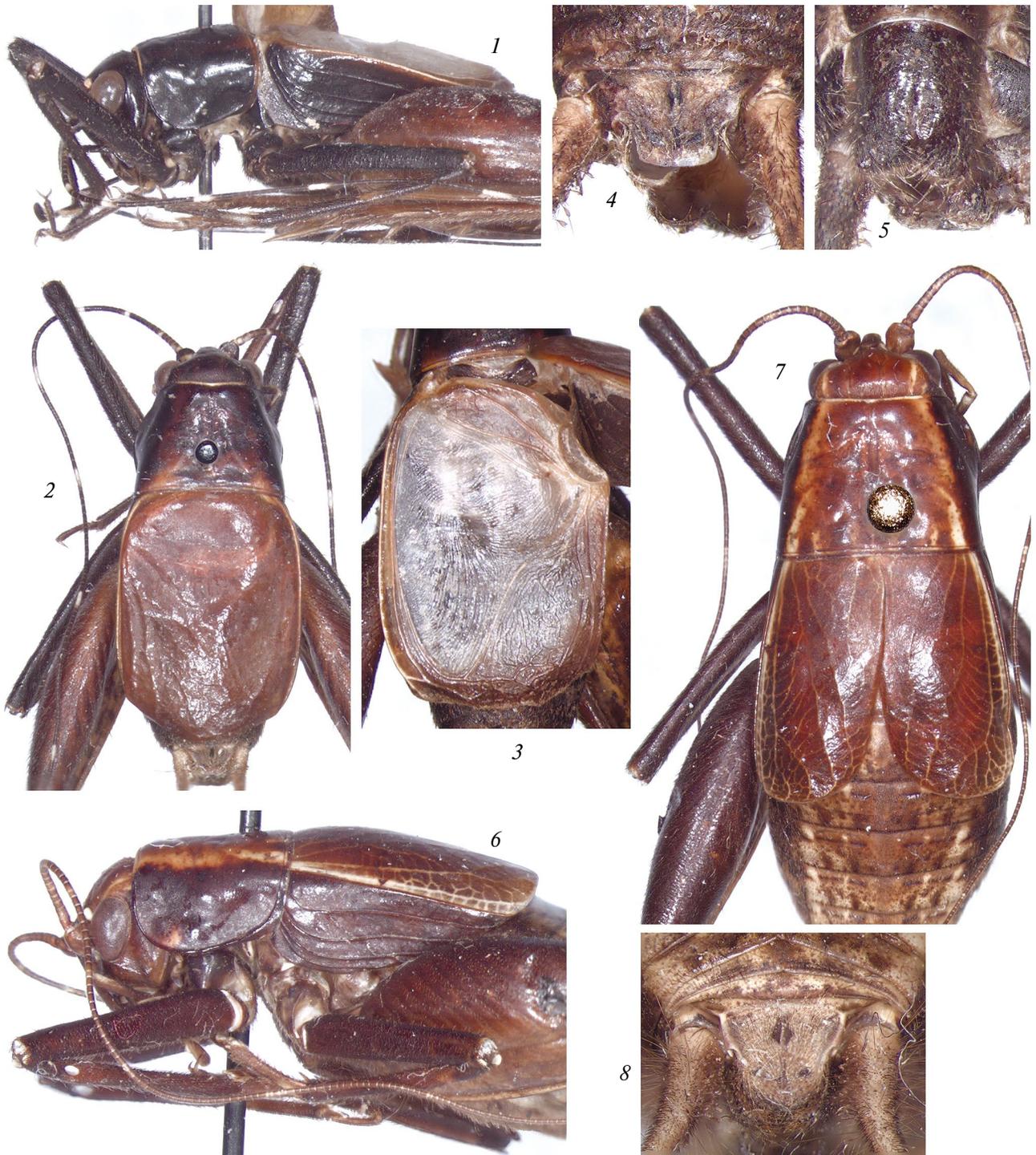


Рис. 3. *Luzara* Walk.: 1–5 – *L. cusco* sp. n.; 6–8 – *L. cerroazul* sp. n. Тело самца (1, 2) и самки (6, 7) без дистальной части сбоку (1, 6) и сверху (2, 7); спинная плоскость нижнего надкрылья самца (3); анальная пластинка самца (4) и самки (8) сверху/сзади; генитальная пластинка самца снизу (5).

С р а в н е н и е. Крупными размерами и окраской новый вид наиболее похож на *L. erasmios*, но хорошо отличается от него более узким рострумом головы и более длинными надкрыльями самки. От остальных видов этого рода новый вид отличен следующим сочетанием признаков: крупным телом; узким рострумом; полосатой окраской головы, переднеспинки и надкрылий; отчетливо пятнистыми тергитами брюшка самки.

Э т и м о л о г и я. Название нового вида дано по названию гор (Cerro Azul), где он был собран.

Род *Amusodes* Hebard 1928

Род *Amusodes* был установлен для четырех видов (Hebard, 1928): *Amusus festae* Giglio-Tos 1897 из Панамы, *Amusodes estrellae* Hebard 1928 из Коста-Рики, *A. albifrons* Hebard 1928 из Гайаны, *A. andeanum* Hebard 1928 из Перу. Род *Amusus*, как уже здесь упоминалось, считается ныне младшим синонимом *Luzara*, а *A. festae*, известный из разных районов Панамы и одной точки в Колумбии, в указанной выше статье обозначен как типовой вид *Amusodes*. Но до сих пор был известен самец лишь одного вида рода — *A. albifrons*, причем его гениталии не изучены, а сам автор рода не был уверен в принадлежности последнего вида и *A. andeanum* к тому же роду, что и *A. festae*. И такое положение с таксономией рода *Amusodes*, видимо, сохранилось до настоящего времени. Так, гениталии самца *Amusodes* sp. из Колумбии (Desutter-Grandcolas, 2014: figs 5, E, F) не очень похожи на таковые панамского вида, определенного здесь как вероятный типовой вид этого рода, и могут относиться к какому-то другому роду. Здесь гениталии самца, вероятно, относящегося к *A. festae*, впервые описаны и изображены (рис. 2, 12–15), что могло бы помочь уточнению диагноза *Amusodes*. Тем не менее, диагностировать этот род по признакам гениталий самца пока не удастся, поскольку не изучены самцы его других возможных видов, но сравнение этих гениталий с таковыми близких родов будет дано в переописании вероятного *A. festae* на базе нового материала. Следует указать лишь, что по признакам внешней морфологии род *Amusodes* отличается от других родов подтрибы, имеющих две пары тимпанумов, умеренно укороченными и довольно узкими спинными плоскостями надкрылий самца, наличием стридуляционного аппарата (сходного по строению с таковым *Luzara* и *Niquirana*) на этих плоскостях, относительно более длинными ногами и наличием пары заднебоковых лопастинок на анальной пластинке самца.

Amusodes? festae (Giglio-Tos 1897)

(рис. 2, 12–15; 4)

М а т е р и а л. **Панама:** 7 ♂♂, 3 ♀♀, провинция “Panama” недалеко от г. Панама (Panama City),

горы “Cerro Azul [Голубой холм]”, окрестности “Chagres National Park”, 600–800 м, первичный/вторичный лес ночью, среди сухих листьев в подстилке или на листьях и ветках в нижней части подлеска, 14–25.II.2022, А. Горохов (ЗИН).

П е р е о п и с а н и е. С а м е ц. Тело блестящее, но ноги, стерниты груди и брюшко более или менее опущенные. Окраска от коричневой до темно-коричневой со следующими отметинами: голова с беловатыми глазками и мембранами усиковых впадин, шестью желтоватыми или светло-коричневыми узкими продольными полосками на задней части темени, светло-коричневым пятном между глазом и боковым глазком, несколькими беловатыми или светло-коричневыми мелкими пятнышками на эпикраниуме под срединным глазком и усиковыми впадинами и на наличнике, крупными сероватыми или более мелкими светло-коричневыми пятнами на нижней части щек, беловато-сероватыми или желтовато-сероватыми остальными ротовыми частями со слегка затемненными отметинами на пальцах и часто на некоторых других структурах (лабрум, максиллы, лабиум), светло-коричневыми проксимальными частями усиков (но скапусы с беловатым или желтоватым участком на верхней поверхности и иногда с коричневыми пятнами на остальных поверхностях) и темно-коричневыми остальными частями усиков, несущими редкие и мелкие беловатые или сероватые пятнышки (рис. 4, 1, 2); переднеспинка с отчетливо беловатым или желтоватым пятном в передненижнем углу каждой боковой лопасти и часто с беловатыми или несколько светловатыми мелкими отметинами вдоль переднего края диска и/или нижних краев боковых лопастей (рис. 4, 1, 2); надкрылья обычно с незначительно более светлой (серо-коричневой или почти светло-коричневой) боковой плоскостью и сероватой полупрозрачной либо почти прозрачной спинной плоскостью нижнего надкрылья (но вершинное поле этого надкрылья слегка или заметно затемнено; рис. 4, 1–3); ноги с беловатыми или серовато-желтоватыми коксами, снабженными мелкими слабо затемненными отметинами, и со светло-коричневыми остальными частями, но бедра и голени слабо пятнистые (с коричневыми и более редкими желтоватыми пятнами на передних и средних ногах; с коричневой или темно-коричневой дистальной частью заднего бедра, снабженного также коричневыми косыми штрихами и мелкими пятнышками на остальной части его наружной поверхности; с коричневой или почти темно-коричневой задней голенью, имеющей несколько светло-коричневых и почти желтоватых пятен); остальные части груди от беловатых до светло-коричневых и с мелкими и легкими затемнениями на некоторых местах; брюшко светло-коричневое

с многочисленными более темными крапинками, которые в верхней части задних тергитов сливаются в крупные коричневые или иногда темно-коричневые участки, с немногочисленными темноватыми пятнами на анальной пластинке, светло-серовато-коричневой или серо-коричневой генитальной пластинкой и светло-коричневыми либо серо-коричневыми церками (рис. 4, 4, 5). Наружное строение тела сходно с таковым *Niquirana* и *Luzara*, но: максиллярные пальпы более длинные (их вершинный членик длиннее высоты глаза); расстояние между усиковыми впадинами приблизительно равно ширине скапуса; переднеспинка менее поперечная, с передненижними частями боковых лопастей, сильнее выступающими вниз и более отогнутыми в стороны, а также с прямыми и немного скошенными назад/вверх нижними краями (рис. 4, 1, 2); надкрылья достигают шестого или седьмого тергита брюшка, округло угловатые на вершине, с боковой плоскостью, несущей лишь 5–6 почти параллельных продольных жилок, и с умеренно узкой спинной плоскостью, которая в нижнем надкрылье мембранозная и по строению почти как у *Luzara* и *Niquirana* (но ее диагональная жилка значительно длиннее, а вершинное поле менее редуцировано, т.е. не мембранозное и с почти нормальным жилкованием; рис. 4, 1, 3), а в верхнем — кожистая, но с заметными следами жилкования (рис. 4, 2); ноги длиннее, чем у вышеупомянутых родов, с умеренно крупными и овальными внутренним и наружным тимпанумами, а также с вооружением голеней и лапок, сходным с таковым этих родов; брюшко отличается от такового *Luzara* и *Niquirana* более широкой дистальной частью анальной пластинки с одной парой заметных заднебоковых лопастинок и коротким широко округленным выступом между ними (рис. 4, 4), а также отчетливой срединной (продольной) вдавленностью на вентральной поверхности задней половины генитальной пластинки (рис. 4, 5). Гениталии похожи на таковые этих же родов по общей форме эпифаллуса и эндопарамеров, а также по укороченному рахису и редукции рамусов (рис. 2, 12–15); эктопарамеральные склеротизации представлены двумя парами склеритов, напоминающих таковые *N. chiriqui* sp. n. и *Luzara* (один из этих склеритов небольшой и вентрально расположенный, возможно, гомологичен палочковидному склериту *N. chiriqui* sp. n.; другой склерит более крупный и в форме полукольца, возможно, гомологичен дуговидной ленте этого вида), а также частично подвижных по отношению к иным структурам гениталий — в разных положениях эти склериты кажутся не идентичными (сравни рис. 2, 13 и 14); рахис снабжен небольшим непарным склеритом, который снизу в разных позициях выглядит почти V-образным или почти H-образным;

формула также сходна с таковой вышеназванных таксонов, но ее передние аподемы почти не направлены в стороны (рис. 2, 14); отличия в форме некоторых эпифаллических частей от *Luzara* и *Niquirana* не очень значительны: отогнутая вверх передняя часть эпифаллуса немного выше и менее короткая в срединной части, а ее верхнебоковые углы сильнее оттянуты назад; заднебоковые лопасти эпифаллуса не расширены, почти крючковидные и без каких-либо вершинных или предвершинных выступов или шипов, но с ясной медиальной выпуклостью в средней части каждой из этих лопастей (рис. 2, 12–14).

С а м к а. Внешний вид похож на таковой самцов, но: окраска головы немного светлее — эпикраниум от коричневого со светло-коричневым и желтоватым рисунком до почти светло-коричневого с еще более светлым рисунком, а пальпы почти полностью светлые; переднеспинка от однотонно коричневой со светлыми отметинами на передних частях боковых лопастей до рыжевато-коричневой с отметинами как у самцов и одной парой черноватых пятен на диске (рис. 4, 6); надкрылья от коричневых до почти темно-коричневых с немного более светлыми жилками в боковой плоскости; ноги незначительно светлее и еще менее пятнистые, чем у самцов (заднее бедро со слабо затемненной вершиной, а задняя голень в целом от коричневой до почти светло-коричневой); брюшко и видимая часть тергитов груди светло-коричневые с темноватыми поперечными полосками и мелкими пятнышками на тергитах брюшка, а остальные части груди и брюшка окрашены как у самцов или с почти желтоватыми стернитами брюшка, анальной и генитальной пластинками, а также церками; надкрылья достигают основания второго тергита брюшка, с широко округленными (почти обрубленными) вершинами, кожистыми спинными плоскостями обоих надкрылий, которые значительно уже, чем у самцов, и едва перекрывают одна другую посередине тела, а также с боковыми плоскостями, сходными с таковыми самцов, но несколько более короткими (рис. 4, 6); анальная пластинка с дистальной частью, которая сужается к округло-угловидной вершине и рельеф которой сверху как у самца; генитальная пластинка похожа на таковую *N. chiriqui* sp. n., но незначительно короче и со слегка округло вогнутой (почти обрубленной) вершиной (рис. 4, 9); яйцеклад с вершиной как на рис. 4, 7, 8.

Д л и н а (мм). Тело: самец 15–18, самка 20–21; переднеспинка: самец 3.7–4, самка 4.5–4.7; надкрылья: самец 7.6–8.3, самка 4.3–4.7; задние бедра: самец 16–17.5, самка 17.5–18.5; яйцеклад 12.8–13.2.

Род *Prosthama* Hebard 1928

Род известен лишь по одному виду с неизученными до сих пор гениталиями самца (*P. tessellata*



Рис. 4. *Amusodes?festae* Heb.: 1–6 – тело самца (1, 2) и самки (6) без дистальной части сбоку (1) и сверху (2, 6); спинная плоскость нижнего надкрылья самца (3); анальная пластинка самца сверху (4); генитальная пластинка самца (5) и самки (9) снизу; вершина слегка деформированного яйцеклада сверху (реконструкция) (7) и сбоку (8).

Hebard 1928). Этот вид был описан из Коста-Рики и Панамы, причем голотипом был назван самец из Коста-Рики (Hebard, 1928). Самец из Панамы был автору неизвестен, но для самок из этих стран им были указаны следующие различия: передне-спинка у коста-риканских самок в 1.7–1.8 раза длиннее надкрылий, а у панамской самки это соотношение приблизительно равно 2.5. Вероятно, эти самки относятся к разным видам, один из которых может быть новым и идентичным описываемому здесь виду из Панамы. Другой вид, также описываемый в этом роде ниже, имеет гениталии самца, весьма отличные от этого панамского вида, и может принадлежать к отдельному подроду. Однако все три вида характеризуются следующими общими признаками: надкрылья самца существенно укорочены, достигают лишь вершины второго тергита брюшка, а их спинные плоскости значительно (но не полностью) прикрывают сверху одну другую; последняя плоскость в верхнем надкрылье полностью кожистая, а в нижнем – частично кожистая (рис. 5, 2, 4, 12, 14); надкрылья самки значительно короче таковых самца, боковые, сверху не соприкасаются одно с другим (рис. 5, 3, 13). Кроме того, оба новых вида близки по наличию сходной метанотальной железы (рис. 5, 5, 15) и по некоторым особенностям гениталий самца: их передняя эпифаллическая часть сначала отогнута вверх, а затем – вперед (рис. 6, 11, 13–15, 17, 18); заднебоковые лопасти эпифаллуса сильно (дуговидно) загнуты кверху и каждая с двумя тонкими отростками, направленными назад (рис. 6, 10, 18); каждый эктопарамер с характерным выростом, в нормальном положении направленный назад и вбок (рис. 6, 11, 12, 14, 16).

Prosthama chagres Gorochov sp. n.

(рис. 5, 1–10; 6, 10–13)

М а т е р и а л. Голотип ♂, **Панама**, провинция “Panama” недалеко от г. Панама (Panama City), горы “Cerro Azul [Голубой холм]”, окрестности “Chagres National Park”, 600–800 м, первичный лес ночью, среди сухих листьев в подстилке, 14–25.II.2022, А. Горохов (ЗИН). Паратипы: 7 ♂♂, 7 ♀♀, те же данные (ЗИН).

О п и с а н и е. С а м е ц (голотип). Тело маленькое, опушенное, с довольно многочисленными щетинками, которые особенно заметны на голове, передне-спинке, надкрыльях и ногах (рис. 5, 1, 2). Окраска светло-коричневая со следующими отметинами (рис. 5, 1, 2, 4–7): щетинки на вышеуказанных частях тела темные; глаза и одна пара продольных полос от глаз до заднего края передне-спинки (эти полосы занимают верхние половины боковых лопастей передне-спинки) темно-коричневые; дуговидная полоска на эпикраниуме

между нижними частями глаз (эта полоска в срединной части проходит вдоль клипеального шва) и одна пара вертикальных штрихов между нижними частями усиковых впадин светло-коричневые; короткая линия в нижней части каждой усиковой впадины и узкие каемки вокруг беловатых глазков коричневые; ротовыми частями желтоватые с двумя мелкими темноватыми отметинами на наличнике и беловатыми пальцами; усики светло-серо-коричневые с почти желтоватыми скапусами и основаниями жгутов; надкрылья и ноги желтоватые со светло-коричневыми боковыми плоскостями обоих надкрылий, почти коричневым крупным пятном в средней части спинной плоскости верхнего надкрылья (это пятно расположено у медиального края этой плоскости), более или менее прозрачной медиальной частью нижнего надкрылья, светло-коричневыми пятнами на задней голени и слабо заметными и редкими светло-серо-коричневыми пятнами на лапках; остальные части груди беловато-желтоватые, а брюшко серо-коричневое с желтовато-сероватыми церками и со светло-коричневыми анальной и генитальной пластинками, стернитами и отметинами в срединных частях четырех последних тергитов. Наружное строение напоминает таковое *Niqairana* и *Luzara*, но: скапус едва уже расстояния между усиковыми впадинами; максиллярные пальпы очень длинные (их последний членик почти в 1.4 раза длиннее высоты глаза; рис. 5, 1, 2); передне-спинка слабо поперечная и с почти вертикальными боковыми лопастями (рис. 5, 1, 2); метанотальная железа развита (см. рис. 5, 5); спинные плоскости надкрылий частично налегают одна на другую, немного разные по длине и строению (эта плоскость в верхнем надкрылье достигает вершины второго тергита брюшка, кожистая и почти без следов жилкования; в нижнем – достигает середины этого тергита, с кожистой латеральной и почти мембранозной медиальной частями, причем последняя часть с заметным жилкованием), но с широко округленными обеими вершинами (рис. 5, 2, 4); боковые плоскости надкрылий только с двумя или тремя продольными жилками (рис. 5, 1); ноги довольно короткие и тонкие, но с хорошо утолщенными (прыгательными) задними бедрами, а также с небольшим и овальным внутренним тимпанумом и без наружного тимпанума; срединные части трех последних тергитов и анальная пластинка почти блестящие, причем анальная пластинка сужается в задней половине и с округло обрубленной вершиной (рис. 5, 6), а генитальная пластинка более продолговатая (примерно в 1.5 раза длиннее анальной) и постепенно сужается к отчетливо обрубленной вершинной части (рис. 5, 7). Гениталии со следующими особенностями: передняя часть эпифаллуса полумембранозная и отогнута почти

вертикально вверх, но затем отогнута еще раз вперед, причем отогнутая вперед часть по бокам довольно длинная (рис. 6, 11, 13); заднебоковые эпифаллические лопасти также частично мембранозные, но довольно широкие и дуговидные в профиль, с двумя задними выростами каждая (более длинным и очень тонким верхним выростом, выдающимся назад за пределы всех других структур гениталий, и немного более коротким и менее тонким палочковидным нижним выростом, снабженным округленной вершиной; рис. 6, 10, 11, 13); каждый эктопарамер состоит из двух склеритов — более крупного нижнего склерита с почти пальцевидным выступом, направленным в сторону, и менее крупного верхнего склерита с немного более толстым и широко округленным на вершине выступом, направленным назад и с сторону (рис. 6, 11, 12); рахис и эндопарамеры сходны с таковыми *Luzara* и *Niquirana*, но первый с дополнительным срединным склеритиком, вероятно, являющимся частью формулы, а эндопарамеры с более длинными, чем у этих родов, передними аподемами; остальная часть формулы представлена одной парой небольших дуговидных пластинок (рис. 6, 12); рамусы полуредуцированные (довольно короткие и полупрозрачные; рис. 6, 11–13).

Вариации. Окраска от чуть более светлой до незначительно более темной; эпикраниум бывает с более заметными узкими затемнениями вдоль верхних краев усиковых впадин; затемненный участок на спинной плоскости верхнего надкрылья немного крупнее или мельче, а на нижнем надкрылье часто имеются следы затемнения в латеральной части его спинной плоскости.

Самка. Похожа на самцов, но: надкрылья одинаковые и значительно меньше (боковые, достигающие лишь основания второго тергита брюшка, узко закругленные на вершине и со светло-коричневой спинной плоскостью, которая почти равна по величине боковой плоскости); метанотальная железа отсутствует; тергиты груди и брюшка серо-коричневые с многочисленными мелкими светло-коричневыми пятнышками (рис. 5, 3); анальная пластинка с более закругленной вершиной; генитальная пластинка едва короче анальной, с почти широко обрубленной вершиной и округленными заднебоковыми углами (рис. 5, 8), а также иногда с округло угловидной (но пологой) вершинной выемкой. Яйцеклад с дистальной частью как на рис. 5, 9, 10.

Длина (мм). Тело: самец 8–10.5, самка 10–11; переднеспинка: самец 1.7–2, самка 2–2.3; надкрылья: самец 2–2.3, 1.7–2, самка 0.8–1; задние бедра: самец 6.5–7, самка 7.7–8.3; яйцеклад 6.5–7.

Сравнение. Новый вид отличается от *P. tessellata* из Коста-Рики более короткими

надкрыльями, длина которых у самца различна (надкрылье у самца нового вида длиннее переднеспинки в 1.1–1.2 раза или равно ей по длине, а у его самки оно короче переднеспинки в 2.3–2.5 раза; но у *P. tessellata* эти соотношения равны 1.35 для самца и 1.7–1.8 для самки), а также значительно более крупным светлым дистальным участком в спинной плоскости надкрылий самца.

Этиология. Новый вид назван по заповеднику “Chagres National Park”, рядом с которым он был собран.

***Prosthama amistad* Gorochoy sp. n.**

(рис. 5, 11–16; 6, 14–18)

Материал. Голотип ♂, **Панама**, провинция “Chiriqui”, окрестности “La Amistad International Park” недалеко от границы с Коста Рикой, гора “Totumas”, 1800–2000 м, первичный лес, среди сухих листьев в подстилке ночью, 29.I–13.II.2022, А. Горохов (ЗИН). Паратипы: 8 ♂♂, 7 ♀♀, те же данные (ЗИН).

Описание. Самец (голотип). Внешне очень похож на *P. chagres* sp. n., но со следующими особенностями: эпикраниум сверху почти коричневый с четырьмя продольными светло-коричневыми полосками позади глазков, более крупным и почти темно-коричневым пятном вдоль каждого верхнего края усиковых впадин (это пятно охватывает также ближайший боковой глазок), одной парой темно-коричневых участков под глазами и боковыми частями усиковых впадин, коричневым участком между ними и под срединным глазком, широким желтоватым пятном под этим участком (это пятно внизу не достигает наличника) и светло-коричневой нижней половиной щеки, снабженной крупным серо-коричневым задненижним участком; вершинный членик максиллярных пальп лишь незначительно длиннее высоты глаза; переднеспинка с темно-коричневыми боковыми лопастями, имеющими по светло-коричневому передненижнему пятну на каждой из них, и с коричневыми отметинами на задней части диска (рис. 5, 11, 12); метанотальная железа — см. рис. 5, 15; надкрылья достигают середины четвертого тергита брюшка (верхнее) и вершины третьего тергита брюшка (нижнее), серо-коричневые (почти светло-серовато-коричневые) и каждое с беловатым небольшим дистальным участком, менее заметным на нижнем надкрылье (рис. 5, 12, 14); ноги отличаются от таковых *P. chagres* sp. n. лишь отсутствием тимпанумов, а также немного более темными (коричневыми) вершинной частью заднего бедра и частыми косыми штрихами на остальной наружной поверхности этого бедра; анальная пластинка с несколько расширенной и ясно обрубленной сзади вершинной частью (рис. 5, 16); генитальная

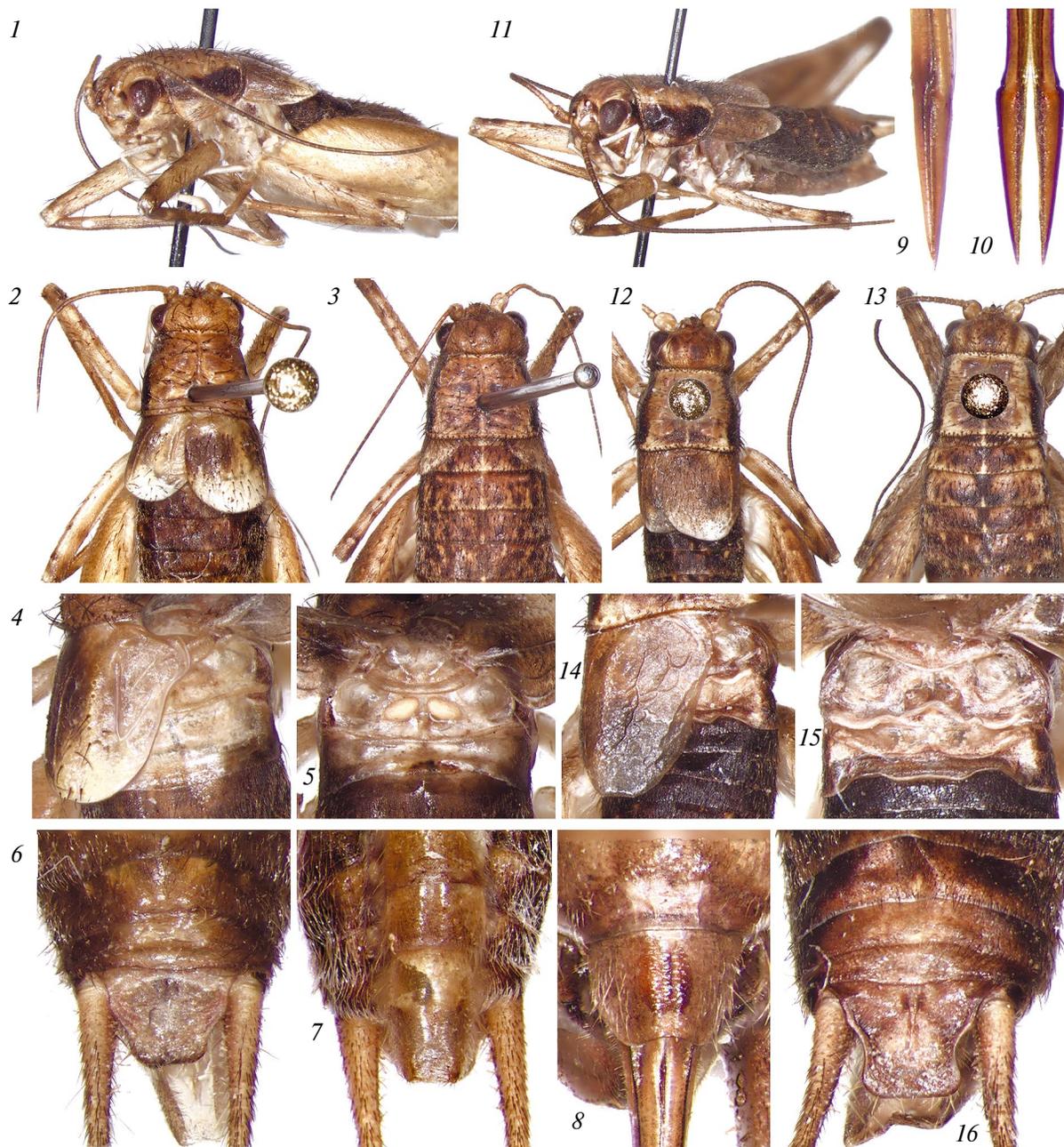


Рис. 5. *Prosthama* Heb.: 1–10 – *P. chagres* sp. n.; 11–16 – *P. amistad* sp. n. Тело самца (1, 2, 11, 12) и самки (3, 13) без дистальной части сбоку/спереди (1, 11) и сверху (2, 3, 12, 13); спинная плоскость нижнего надкрылья самца (4, 14); метанотальная железа самца (5, 15); анальная пластинка самца сверху (6, 16); генитальная пластинка самца (7) и самки (8) снизу; вершина яйцеклада сбоку (9) и сверху (10).

пластинка похожа на таковую *P. chagres* sp. n., но с несколько более широкой задней половиной и широко обрубленной вершиной, а ее задняя часть с неглубокой срединной вогнутостью снизу. Гениталии заметно крупнее, чем у этого вида; их эпифаллус с более короткой загнутой вперед частью и еще более сильно загнутыми вверх заднебоковыми лопастями; каждая из этих лопастей

хорошо склеротизована и с крепкими верхним (вершинным) выростом (который так же сильно выступает назад, латерально сжат, слегка загнут вниз и с тонкой вершинной частью, отогнутой медиально и несущей два тонких крючочка) и более коротким и острым нижним выростом (этот вырост прямой и почти шиповидный, расположен проксимальнее вершинного выроста и направлен

назад) (рис. 6, 14, 17); нижний склерит эктопарамера крупный и сильно склеротизован, но похож по форме на таковой *P. chagres* sp. n., а его верхний склерит мельче, практически без выроста и плотнее прижат к нижнему (рис. 6, 14, 16, 17); рахис и формула также похожи на таковые этого вида, а эндопарамеры со значительно более толстыми передними аподемами (рис. 6, 16).

Вариации. Окраска боковых частей тергитов брюшка варьирует от коричневой до черноватой, а стернитов брюшка — от светло-коричневой до коричневой; надкрылья иногда достигают вершины пятого тергита брюшка (верхнее) и середины этого тергита (нижнее); гениталии могут быть с разным положением эктопарамеров и некоторых других структур в связи с их подвижностью по отношению к эпифаллусу (рис. 6, 15, 18).

С а м к а. По окраске и строению тела сходна с самцами, но: диск переднеспинки часто с коричневыми пятнами также на его наружной и средней частях; метанотальной железы нет; надкрылья светловатые, очень короткие (боковые), едва выдаются сзади из-под переднеспинки, а их вершины округленные (рис. 5, 13); окраска и строение брюшка и тергитов груди напоминают таковые самок *P. chagres* sp. n., но анальная пластинка темная, а генитальная пластинка и яйцеклад почти неотличимы от таковых этих самок.

Длина (мм). Тело: самец 8–9.5, самка 9–11.5; переднеспинка: самец 1.9–2.1, самка 2–2.3; надкрылья: самец 2.4–2.7, 1.9–2.2, самка (видимая часть) 0–0.2; задние бедра: самец 7–8, самка 8.2–9.3; яйцеклад 7–8.

С р а в н е н и е. Новый вид отличается от *P. tessellata* и *P. chagres* sp. n. отсутствием всех тимпанумов на передних голених у обоих полов и значительно более короткими надкрыльями самки, а от последнего вида — также вышеперечисленными особенностями строения гениталий самца.

Род *Azulzara* Gorochoy gen. n.

Типовой вид *Azulzara minutissima* sp. n.

Д и а г н о з. Тело очень маленькое и обильно опушенное, с многочисленными щетинками на верхней части головы, переднеспинке и брюшке, с более редкими щетинками на ногах и более мелкими — на надкрыльях. Голова полушаровидная в верхней половине и немного скошенная в профиль в нижней половине (рис. 6, 1, 2); эпикраниум с ростромом между усиковыми впадинами, примерно равным скапусу по ширине (рис. 6, 1), и с блестящей нижней частью под глазами, усиковыми впадинами и средним глазком; глаза очень крупные, а максиллярные пальпы умеренно длинные, но с последним члеником почти треугольным и незначительно более коротким,

чем высота глаза. Переднеспинка полутрубчатая, поперечная, невысокая, сужающаяся к голове в передней половине, со слабо вогнутым нижним краем каждой боковой лопасти и с почти прямыми передним и задним краями диска (рис. 6, 1, 2); метанотальная железа самца частично редуцирована (от нее остаются лишь одна пара крупных низких выпуклостей по бокам и одна пара мелких и слабых выпуклостей между ними; рис. 6, 3); надкрылья самца сильно укороченные (не соприкасаются одно с другим) и кожистые, т.е. без видимого жилкования (рис. 6, 3); задних крыльев нет; ноги довольно короткие, но не толстые, без тимпанумов, с утолщенными (прыгательными) задними бедрами и вооружением голеней и лапок, похожим на таковое ранее рассмотренных здесь таксонов (рис. 6, 1, 2). Брюшко самца с голым и почти блестящим срединным участком последнего тергита; анальная пластинка самца слегка поперечная, слабо сужающаяся кзади и с широко округлой вершиной (рис. 6, 4); генитальная пластинка самца примерно в 1.5 раза длиннее анальной, с почти параллельными боковыми краями и широко обрубленной вершиной (рис. 6, 5). Гениталии самца типичные для *Luzarina*, но со следующими особенностями: передняя часть эпифаллуса загнута вверх и затем далеко назад (рис. 6, 9); заднебоковые лопасти эпифаллуса длинные и довольно узкие, каждая постепенно сужающаяся к шиповидной вершине (рис. 6, 6–9); эктопарамер состоит из крупной, почти вертикальной и направленной назад пластинки, а также из двух маленьких склеритов у ее основания (рис. 6, 7–9); эти склериты частично связаны один с другим и с крупной серповидной горизонтальной пластинкой, лежащей под (и вдоль) заднебоковой лопасти эпифаллуса (рис. 6, 8); эндопарамеры H-образные, но со сравнительно длинными задними руками и довольно широкими (но не длинными) передними аподемами (рис. 6, 8, 9); рахис, вероятно, слит с формулой в удлиненную склеротизованную структуру (рис. 6, 8); рамусы развиты, в виде умеренно длинных боковых пластинок или ленточек (рис. 6, 7, 9).

С о с т а в. Типовой вид только.

С р а в н е н и е. От других родов подтрибы новый род отличается следующей комбинацией признаков: обильно опушенным телом; незначительно скошенной и блестящей в нижней половине головой; немного расширенной переднеспинкой; сильно укороченными, кожистыми и не соприкасающимися надкрыльями самца; отсутствием тимпанумов; короткими ногами; перечисленными выше особенностями гениталий самца, из которых следует отметить загнутую далеко назад переднюю часть эпифаллуса, длинные и шиповидные заднебоковые лопасти эпифаллуса, крупные пластинки

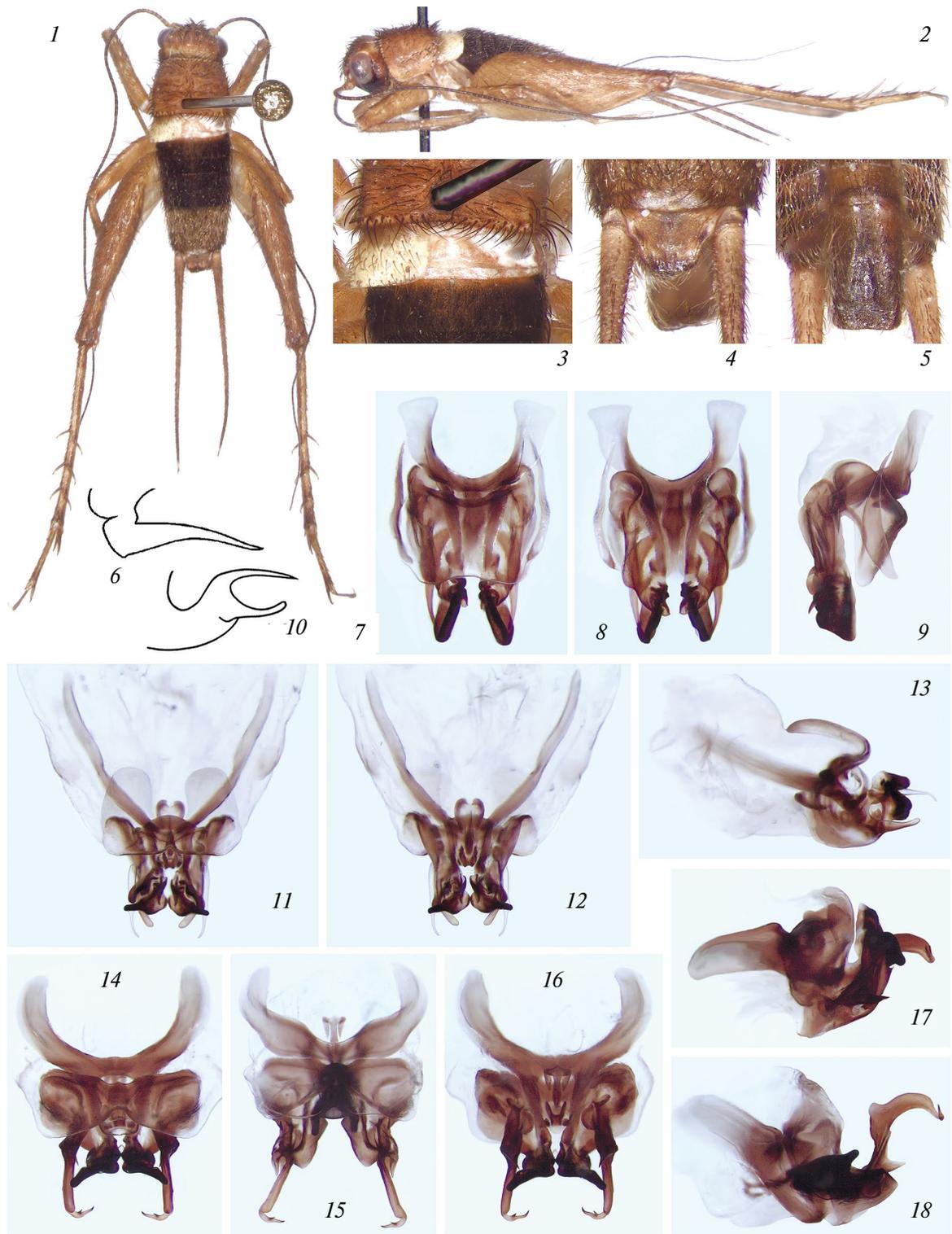


Рис. 6. *Azulzara* gen. n. и *Prosthama* Heb.: 1–9 – *A. minutissima* sp. n.; 10–13 – *P. chagres* sp. n.; 14–18 – *P. amistad* sp. n. (15, 18 – с втянутыми эктопарамерами). Тело самца сверху (1) и сбоку (2); левое надкрылье и правая половина метанотальной железы самца сверху (3); анальная (4) и генитальная (5) пластинки самца сверху (4) и снизу (5); заднебоковая лопасть эпифаллуса сбоку (6, 10); гениталии самца сверху (7, 11, 14, 15), снизу (8, 12, 16) и сбоку (9, 13, 17, 18).

эктопарамеров, развитие уникальных дополнительных серповидных пластинок под вышеупомянутыми лопастями, слияние рахиса и формулы в единый склерит и наличие нормальных рамусов.

Э т и м о л о г и я. Название нового рода состоит из названия гор, где он был собран (Cerro Azul), и части родового названия *Luzara*.

Azulzara minutissima Gorochoy sp. n.

(рис. 6, 1–9)

М а т е р и а л. Голотип ♂, **Панама**, провинция “Panama” недалеко от г. Панама (Panama City), горы “Cerro Azul [Голубой холм]”, окрестности “Chagres National Park”, 600–800 м, первичный лес ночью, среди сухих листьев в подстилке, 14–25. II.2022, А. Горохов (ЗИН).

О п и с а н и е. С а м е ц (голотип). Окраска довольно пестрая (рис. 6, 1–5): верхняя часть эпикраниума и переднеспинка рыжевато-коричневые с черноватыми щетинками и ободками вокруг глазков; глаза серо-коричневые; эпикраниум позади глаз коричневый, а ниже (под глазами, усиковыми впадинами и срединным глазком) темно-коричневый; наличник также темно-коричневый, но с мелкими светловатыми отметинами; остальные ротовые части светло-коричневые с желтоватыми и серо-коричневыми пятнами, но два дистальных членика максиллярных пальп белые; усики серо-коричневые со светло-коричневыми скапулами и педицелами; надкрылья желтоватые; видимые части средне- и заднегруди беловатые с очень светло-коричневой срединной частью заднегруди; ноги светло-коричневые с рыжеватым оттенком, немногочисленными и короткими косыми штрихами на наружных поверхностях задних бедер и почти серо-коричневыми вершинами этих бедер, а также вершинами задних голеней и дистальными участками на задних лапках; четыре передних тергита брюшка черные, а остальные брюшные тергиты серо-коричневые со светло-серо-коричневым срединным участком последнего тергита; стерниты и плейриты груди серовато-беловатые; стерниты брюшка коричневые; анальная пластинка светло-коричневая с коричневой вершиной; генитальная пластинка темно-коричневая; церки серо-коричневые со светловатыми основаниями. Голова незначительно уже переднеспинки (рис. 6, 1); надкрылья относительно широкие, достигают основания первого тергита брюшка и с округленно обрубленными вершинами (рис. 6, 1–3); метанотум, анальная и генитальная пластинки – см рис. 6, 3–5; гениталии (рис. 6, 6–9) с удлинненным, полутрубчатым, немного расширенным в средней части и сужающимся к вершине склеритом из слившихся рахиса и формулы, а также с почти продольно прямоугольной передней частью этого склерита.

С а м к а неизвестна.

Д л и н а (мм). Тело 6.7; переднеспинка 1.6; надкрылья (видимая часть) 0.8; задние бедра 5.8.

С р а в н е н и е. От других представителей подтрибы отличается теми же признаками, что и род.

Э т и м о л о г и я. Название нового вида – латинское слово “minutissima” (самая маленькая, мельчайшая), данное в связи с соответствующими размерами тела.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарен своим компаньонам по полевой работе в Панаме – лепидоптерологу М.М. Омелько и арахнологу М.М. Омелько, а также за помощь в организации поездки в перуанский департамент “Cusco” коллегам из Консорциума биосферного заповедника “Aviregi Vraem” (Перу) В.В. Изерскому и В.А. Позднякову.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках Государственного исследовательского проекта № 122031100272-3 (Российская Федерация).

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

- Gorochoy A. V., 1995. Система и эволюция прямокрылых подотряда Ensifera (Orthoptera). Часть 2 // Труды Зоологического института РАН. Т. 260. С. 1–213.
- Gorochoy A. V., 2007. Новые и малоизвестные сверчки подсемейства Phalangopsinae (Orthoptera, Gryllidae). 4. Неотропический род *Uvaroviella* // Зоологический журнал. Т. 86. № 10. С. 1183–1195.
- Gorochoy A. V., 2009. Новые и малоизвестные сверчки подсемейства Phalangopsinae (Orthoptera, Gryllidae). 5. Неотропические таксоны трибы Paragryllini // Зоологический журнал. Т. 88. № 7. С. 809–822.
- Gorochoy A. V., 2011. Новые и малоизвестные сверчки подсемейства Phalangopsinae (Orthoptera, Gryllidae). 6. Неотропические таксоны триб Phalangopsini и Paragryllini // Зоологический журнал. Т. 90. № 6. С. 674–687.

- Gorokhov A. V., 2011a. Новые и малоизвестные сверчки подсемейства Phalangopsinae (Orthoptera, Gryllidae). 7. Неотропические таксоны триб Paragryllini и Luzarini // Зоологический журнал. Т. 90. № 9. С. 1055–1069.
- Gorokhov A. V., 2020. Новые и малоизвестные сверчки подсемейства Phalangopsinae (Orthoptera, Gryllidae). 13. Подтриба Phaeophilacridina subtrib. n. // Зоологический журнал. Т. 99. № 11. С. 1268–1282.
DOI: 10.31857/S004451342009010X
- Gorokhov A. V., 2023. Новые и малоизвестные сверчки подсемейства Phalangopsinae (Orthoptera, Gryllidae). 15. Триба Paragryllini из Панамы // Зоологический журнал. Т. 102. № 6. С. 643–656.
DOI: 10.31857/S0044513423050069
- Cigliano M. M., Braun H., Eades D. C., Otte D., 2024. Orthoptera Species File (Version 5.0/5.0). Available at: <http://orthoptera.speciesfile.org/HomePage/Orthoptera/HomePage.aspx> (accessed 20 January 2024).
- Chintauan-Marquier I. C., Legendre F., Hugel S., Robillard T., Grandcolas Ph., Nel A., Zuccon D., Desutter-Grandcolas L., 2016. Laying the foundations of evolutionary and systematic studies in crickets (Insecta, Orthoptera): a multilocus phylogenetic analysis // Cladistics. V. 32. P. 54–81. <https://doi.org/10.1111/cla.12114>
- Chopard L., 1968. Gryllides // Orthopterorum Catalogus. Pars 12. P. 213–500.
- Desutter-Grandcolas L., 2014. New taxa and data for Neotropical Phalangopsidae (Orthoptera, Grylloidea) // Zootaxa. V. 3866. № 3. P. 398–420. <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.3866.3.5>
- Gorochov A. V., 1996. New and little known crickets from the collection of the Humboldt University and some other collections (Orthoptera: Grylloidea). Part 2 // Zoosystematica Rossica. V. 5. № 1. P. 29–90.
- Gorochov A. V., 2007. Taxonomic study of Mexican Phalangopsinae (Orthoptera: Gryllidae) // Zoosystematica Rossica. V. 16. № 2. P. 177–200.
- Gorochov A. V., 2014. Classification of the Phalangopsinae subfamily group, and new taxa from the subfamilies Phalangopsinae and Phaloriinae (Orthoptera: Gryllidae) // Zoosystematica Rossica. V. 23. № 1. P. 7–88.
- Gorochov A. V., 2019. The cricket subfamily Phalangopsinae (Orthoptera: Gryllidae) in Peru // Zoosystematica Rossica. V. 28. № 1. P. 51–87.
DOI: 10.31610/zsr/2019.28.1.51
- Hebard M., 1928. The group Luzarae of the subfamily Phalangopsinae (Orthoptera, Gryllidae) // Transactions of the American Entomological Society. V. 54. № 916. P. 79–124.
- Saussure H., 1878. Gryllides (2e partie) // Mémoires de la Société de Physique et d'Histoire naturelle de Genève. V. 25. № 2. P. 369–702, pl. 16–19.
- Vickery V. R., 1977. Taxon ranking in Grylloidea and Gryllotalpoidea // Notes of the Lyman Entomological Museum and Research Laboratory. № 3 (1976). P. 1–20.
- Walker F., 1869. Catalogue of the specimens of Dermaptera Saltatoria and supplement to the Blattariae in the collection of the British Museum. London: British Museum. 224 p.

NEW AND LITTLE-KNOWN CRICKETS OF THE SUBFAMILY PHALANGOPSINAE (ORTHOPTERA, GRYLLIDAE). 16. THE SUBTRIBE LUZARUNA FROM PANAMA AND PERU

A. V. Gorokhov*

Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, 199034 Russia

*e-mail: gorochovandrei3@gmail.com

Position and diagnostic characters of the subtribe Luzarina Hebard 1928, as well as the genera *Niquirana* Hebard 1928, *Luzara* Walker 1869, *Amusodes* Hebard 1928 and *Prosthama* Hebard 1928 are briefly discussed, the latter genus being herewith returned to this subtribe. The following new taxa of Luzarina are described from Panama and Peru: *Niquirana? chiriqui* sp. n.; *Luzara cusco* sp. n.; *L. panama* sp. n.; *Prosthama chagres* sp. n.; *P. amistad* sp. n.; *Azulzara minutissima* gen. et sp. n. The male genitalia of *Amusodes* и *Prosthama* are described and illustrated for the first time, and *A. festae* Hebard 1928 is redescribed on the base of new material.

Keywords: spider crickets, tribe Phalangopsini, Central America, South America, new taxa

УДК 574.34: 599.735.3 (571.511) “1987–2021”

О РЕПРОДУКТИВНОМ ПОТЕНЦИАЛЕ ТАЙМЫРСКИХ ДИКИХ СЕВЕРНЫХ ОЛЕНЕЙ (*RANGIFER TARANDUS*) В ПЕРИОД 1987–2021 ГГ.

©2024 г. А. М. Шапкин*

Научно-исследовательский институт сельского хозяйства
и экологии Арктики – филиал Красноярского научного центра СО РАН,
Норильск, 663302 Россия

*e-mail: anatoliy-shapkin@rambler.ru

Поступила в редакцию 25.06.2023 г.

После доработки 03.05.2024 г.

Принята к публикации 18.05.2024 г.

Представлены результаты исследования репродуктивного потенциала таймырских диких оленей в период 1987–2021 гг. Материалом для популяционного анализа служили эмпирические выборки из 3695 самок от двух до 17 лет и исходные данные авиаучетов численности таймырской популяции. Средняя потенциальная плодовитость вида в этой части циркумполярного ареала (север Средней Сибири) в 1987–1990 гг.: 0.412 ± 0.015 плода женского пола на одну половозрелую самку. Суммарная потенциальная плодовитость 82.4 плода (и самцов, и самок вместе) на 100 взрослых самок. Реализованная плодовитость в июле 1988 г. – 75.08, в июле 1990 г. – 75.31 телят на 100 половозрелых самок. Следовательно, детская смертность до отела на тот мониторинговый период 8.6–8.9%. При контролируемом использовании ресурсов популяции в 1966–1990 гг. уравнение линейной регрессии взрослых самок: $y = 4.6704x + 140.08$ тыс. ($R^2 = 0.5342$, $\bar{A} = 5.2\%$); линейный тренд численности телят-сеголетков в период 1975–1990 гг.: $y = 5.15x + 73.9$ тыс. ($R^2 = 0.84$, $\bar{A} = 2.76\%$, $r = 0.24$, $p < 0.05$). Максимальный же “урожай” – 142.5 тыс. телят – отмечен для таймырской популяции летом 1988 г. Потенциальная плодовитость в период 1996–1998 гг. снизилась и составила 0.339 ± 0.0362 плода-самки на одну взрослую самку, в 1999–2006 гг. составила 0.379 ± 0.0013 плода-самки на одну взрослую самку, реализованная плодовитость в 2002–2007 гг. в постнатальный период 0.295 ± 0.009 самки на одну взрослую самку, или 59.03 теленка (самцы, самки) на 100 взрослых самок, что можно трактовать как элиминацию в период с весны до осени более 16 телят на 100 взрослых самок (смертность 21.3%). С помощью уравнения линейной регрессии 32-летнего отрезка биологических циклов 1990–2021 гг. продемонстрировано следующее изменение численности взрослых самок за этот период: $y = -14.36x + 231.14$ тысяч особей ($R^2 = 0.48$, $\bar{A} = 2.4$, $r_{xy} = 0.89$, $p < 0.01$ ($t_p = 4.36$, $p < 0.01$)). Расчетная величина численности взрослых самок по выполненному точечному прогнозу на лето 2022 г. 116.23 тыс. особей, на лето 2023 г. 101.86 тыс. особей. Уравнение тренда для ювенальной группы таймырских оленей отражает снижение численности в период с 1990 по 2021 г. $y = -21.35x + 175.51$ тыс. ($R^2 = 0.95$, $\bar{A} = 2.9$, $r_{xy} = 0.98$, $p < 0.01$ ($t_p = 11.01$, $p < 0.001$)). Изменение характеристики натальной группы показывает, что существующие темпы размножения в популяции не уравновешивают ее убыль. Очевидны процессы снижения скорости роста таймырской популяции при нынешних темпах размножения и дальнейшее падение продуктивности вида в этой части циркумполярного ареала.

Ключевые слова: таймырская популяция, самка, потенциальная плодовитость, реализованная плодовитость, яловость, репродуктивный цикл, уравнение тренда, ювенальная группа

DOI: 10.31857/S0044513424070066, **EDN:** ufsodh

Высокие темпы сезонного размножения поддерживаются стабильным поголовьем взрослых самок природной популяции (Павлов, 1976). Тем не менее комплекс факторов внешней среды, воздействующих на естественные популяции животных, вызывает различные демографические реакции, которые на всех стадиях жизненного цикла видов существенно влияют на распределение прироста

населения (Coulson et al., 2005). Например, у северных оленей и у родственных им североамериканских карибу (*Rangifer tarandus caribou* Gmelin 1788; *Rangifer tarandus granti* Allen 1902), как и у других крупных травоядных животных, эффект поколения оказывает длительное влияние. При этом часть потомков, рожденных в периоды с неблагоприятными биотическими и абиотическими условиями

среды, сохраняет низкую живую массу до начала размножения, что в дальнейшем определяет меньшую репродуктивную ценность (Павлов и др., 1985; Sand, 1996; Соколов, 1999; Festa-Bianchet et al., 2000; Couturier et al., 2010). Более того, у северных оленей различных возрастных классов ежегодно наблюдаются и репродуктивные паузы в сезонном размножении (Павлов и др., 1985; Adams, Dale, 1998; Колпашиков, Павлов, 2001; Шапкин, 2016; Шапкин, Суханова, 2021).

Тем не менее у некоторых самок таймырских диких северных оленей (*Rangifer tarandus* (L. 1758)) Мичуриным (1964) репродуктивная активность была отмечена на втором году жизни, т.е. в возрасте 15–16 месяцев. Согласно результатам исследований Колпашикова, Павлова (2001), в миграционных весенних потоках 1981–1998 гг. ($n = 2342$ самки) большая часть важенок таймырской популяции приносят первое потомство в трехлетнем возрасте. Как правило, высокие значения средней плодовитости среди животных характерны для средневозрастных когорт самок 4–7 лет, обеспечивающих максимальный репродуктивный вклад в устойчивую скорость роста численности популяции в естественных условиях (Павлов и др., 1985; Колпашиков, 2000; Шапкин, 2012, 2016). По материалам Колпашикова, Павлова (2001), отдельные самки таймырских тундровых оленей сохраняют способность к размножению до 19 лет, по нашим данным, – до 15–16-лет (Шапкин, 2016; Шапкин, Суханова, 2021).

Вместе с тем зависимость репродуктивных показателей от плотности населения зарегистрирована у 17 из 21 вида крупных травоядных, но показатели воспроизводства, такие как число родившихся телят на половозрелую самку, обычно связывают с коэффициентом выживаемости (Коли, 1979; Гудман, 1983; Gaillard et al., 1998). С другой стороны, в годы с благоприятными условиями среды может происходить повышение уровня возрастной репродукции и показателей выживаемости у популяций растительоядных и это создает видимость жизненных циклов животных, благополучных по выживанию и реализации размножения (Coulson et al., 2005). Таким образом, конечные результаты размножения естественных видовых популяций в дикой природе во многом зависят от неоднородности экологических условий как в центре, так и на периферии ареалов и от состояния популяции в разные сезоны и годы (Шилов, 2003), где могут возникать неблагоприятные отдельные средовые факторы, негативно воздействующие на репродуктивные способности самок и на жизнеспособность их потомства.

Для высоких широт Арктики характерна неустойчивая среда. Она обуславливает изменения

плодовитости и смертности животных, поэтому для новорожденных характерна убыль по экспоненциальной кривой динамики плотности населения по звоночных, которая будет разной в репродуктивные сезоны с оптимальными и неблагоприятными условиями существования (Северцов, 1935).

Между тем знание параметров сезонного размножения популяций промысловых видов имеет первостепенное значение из-за регулярного изъятия части особей и реально существующей опасности постепенного подрыва их воспроизводственных запасов и биологической продуктивности. Ведь основной причиной критического сокращения поголовья локальных популяций диких оленей в разных географических районах циркумполярного ареала признаются активнейший коммерческий промысел и экономические интересы различных групп населения. Так, прибыль от годовой добычи только из двух североамериканских стад карибу Беверли и Каманирджуак в первом десятилетии этого столетия оценивалась более чем в 20 миллионов долларов США, которые делились между Нававотом (12 миллионов долларов США), Манитобой (4 миллиона долларов США), Саскачеваном (3 миллиона долларов США) и Северо-Западными территориями (1 миллион долларов США) (InterGroup Consultants, 2008). Для приезжающих охотников цена охоты на карибу с гидом, за исключением лицензии и транспорта, варьирует от 3000 до 16000 долларов США, в зависимости от места и продолжительности тура (Festa-Bianchet et al., 2011).

Не меньшее экономическое значение в хозяйственной деятельности коренных малочисленных народов Севера и охотпользователей Енисейского Севера имеют и охотничьи ресурсы таймырских тундровых диких северных оленей. Эти ресурсы интенсивно осваиваются в промышленных объемах на протяжении 52 лет. Поэтому сезонные показатели размножения миграционных ветвей популяции таймырских диких северных оленей являются достаточно исчерпывающим индикатором состояния высокопродуктивной популяции и извещают, соответственно, о потере устойчивости этой популяции как стратегического продовольственного ресурса арктических и субарктических территорий севера Средней Сибири.

Цель исследования – оценка величины репродуктивного потенциала таймырских диких северных оленей на разных этапах динамики численности в условиях усиливающегося неконтролируемого чрезмерного промысла этой популяции и накапливающихся изменений в среде обитания.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Средняя потенциальная плодовитость по возрастным группам самок диких оленей таймырской популяции в советский и начальный постсоветский периоды интенсивного использования охотничьих ресурсов данной промысловой популяции (плановая и рыночная модель) исследована по материалам Колпашикова (2000). Рассмотрено и проанализировано размножение популяции на временном отрезке с 1987–1990 гг. ($n = 1142$), размножение таймырских тундровых оленей в сезоны 1996–1998 гг. ($n = 171$) и в 1999–2006 гг. ($n = 178$) по материалам Шапкина (2012, 2016).

Величину реализованной (фактической) плодовитости в репродуктивные циклы 2001–2007 гг. ($n = 2299$) исследовали по промысловым выборкам из летне-осенних миграционных потоков диких оленей в августе–октябре, собранным в среднем течении р. Пясины на промысловой точке “Хатыстах” и “Яким” ($71^{\circ}30' - 71^{\circ}43' \text{ с.ш.}$) (Шапкин, 2012, 2016; Шапкин, Суханова, 2021), и в октябре–ноябре на левобережье и правобережье оз. Пясино ($69^{\circ}49' - 70^{\circ}09' \text{ с.ш.}$) (Шапкин, 2012, 2016). Накопленные эмпирические материалы за все обозначенные периоды составили 3695 самок от двух лет и старше. Кроме того, для анализа сезонных результатов реализованного размножения таймырских диких оленей привлекались исходные материалы авиаучетов 1966, 1969 (Павлов и др., 1971), 1972, 1975, 1978, 1979 (Павлов, Боржонов, 1981), 1980–1990 гг. (Колпашиков, 2000) и аэровизуальные наблюдения постсоветского периода 1993–2021 гг. ($n = 6$) (Шапкин, 2014; Кочкарев, Бескостов, 2014; Бондарь, Колпашиков, 2018; Кочкарев и др., 2021).

Все эти учеты выполнены по единой методике, разработанной сотрудниками НИИСХ Крайнего Севера (Павлов и др., 1976). Данная методика предусматривает абсолютный учет основного поголовья путем аэрофотосъемки стад и подсчета в них количества животных по крупномасштабным фотографиям, а также выборочную перепись в районах, где олени держатся рассеянно и не образуют скоплений. По мере развития информационных технологий методика учета дополнилась в постсоветский период 2003–2020 гг. широким использованием GPS-навигаторов, профессиональных цифровых фотоаппаратов и видеокамер (Колпашиков и др., 2008), но сам подход не менялся. Оценка численности диких северных оленей на полуострове Таймыр проводится в оптимальное для этого время, в 2–3-ю декаду июля, после завершения массового отела животных, который практически заканчивается к 10 июля (Зырянов, 1974).

По материалам этих авиаучетов мы оценивали конечный воспроизводственный потенциал

таймырской популяции (численность взрослых самок, ювенальных особей) и рассчитывали промысловый приплод на 100 взрослых самок.

За плодовитость взято число новорожденных самок, приходящееся на одну взрослую самку (Коли, 1979), за воспроизводственный потенциал принято количество взрослых самок и ювенальных особей в таймырской популяции на начало очередного репродуктивного цикла (середина лета). Наблюдения и сбор первичного материала по репродуктивным способностям самок дикого северного оленя осуществляли по общепринятым методикам зоологических исследований (Новиков, 1953; Gunn, Nixon, 2007–2008).

Во время весенней миграции животных из районов зимовок в места отела (апрель–май) в пределах популяционного ареала вида на полуострове Таймыр (север Средней Сибири) проводили научные весенние отстрелы 1987–1990, 1996–2006 гг. Была обследована 1491 самка диких северных оленей (Колпашиков, 2000; Шапкин, 2016), при вскрытии выявляли беременных и яловых (без эмбрионов) самок (табл. 1). Каждой добытой особи присваивали порядковый номер, этот номер переносили и на отделенную (для дальнейшего изучения) нижнюю челюсть с резцами. Репродуктивный успех взрослых самок, принадлежавших к разным возрастным группам, оценивали по значениям потенциальной плодовитости.

Окончательную дифференциацию животных по половым признакам осуществляли в процессе осмотра добытых промысловиками партий оленей: в периоды осенней миграции и массового промысла диких оленей на водных переправах (август–октябрь 2002–2007 гг.) в среднем течении р. Пясины на промысловых комплексах “Хатыстах” и “Яким”, а также при наземном промысле на левобережье и правобережье оз. Пясино (октябрь–ноябрь 1996–2006 гг.) в местах обработки добытых животных. Среди попавших в промысловые выборки особей выявляли, в первую очередь, самок с признаками лактации и яловых самок; также учитывали общее количество телят-сеголетков в некоторых “маточных” стадах и их долю в промысловой добыче. Всего в указанные календарные сроки было обследовано 2204 самки в возрасте от двух лет и старше (см. табл. 1). Фактическую плодовитость животных устанавливали по выборочным данным из общего количества лактирующих и яловых самок. Первых метили продольным разрезом вдоль ушной раковины от кончика уха, вторых — удаляли половину левого уха. У всех помеченных оленей брали резцы для дальнейшего определения возраста, которые составляли индивидуальные партии с определенными номерами: с календарным сроком добычи и выявленными признаками — лактирующие и яловые самки (Шапкин, 2016; Шапкин, Суханова, 2021).

Таблица 1. Объединенные промысловые выборки самок репродуктивного ядра таймырских диких северных оленей (*Rangifer tarandus*) в период мониторинга 1987–2007 гг. ($n = 3695$)

Сроки работ, район	n	Возраст самок, лет (число особей), возрастная структура погола (%)																	
		2+	%	3+	%	4+	%	5+	%	6+	%	7+	%	8+	%	9+	%	10+	%
Февраль–март 1987–1990 ¹ , р. Котуй	1142	89	7.8	269	23.6	254	22.2	193	16.9	116	10.2	79	6.9	51	4.5	35	3.1	56	4.9
Март–апрель 1996–1998 ¹ , рр. Котуй, Хатанга	171	18	10.5	28	16.9	36	21.1	32	18.7	17	9.9	17	9.9	15	8.8	4	2.3	4	2.3
Апрель 1998 ² , р. Мاستахала	25	3	12	6	24	5	20	3	12	2	8	1	4	1	4	2	8	2	8
Май 1999 ² , р. Тальми	19	2	10.5	3	15.8	4	21.1	2	10.5	2	10.5	3	16	1	5.3	–	–	2	10.5
Май 2001 ² , р. Тальми	42	–	–	2	4.8	7	16.7	8	19.0	4	9.5	4	9.5	4	9.5	2	4.8	11	26.2
Май 2002 ² , р. Таловая	27	2	7.45	6	22.2	4	14.8	6	22.2	2	7.45	5	19	1	3.7	–	–	1	3.7
Август–сентябрь 2002 ² , р. Пясина	639	55	8.6	104	16.3	112	17.6	97	15.2	83	12.9	62	9.7	46	7.2	29	4.6	51	7.9
Апрель 2004 ² , р. Н. Таловая	35	2	5.7	11	31.4	4	11.43	2	5.7	4	11.43	4	11.43	5	14.3	1	2.9	2	5.7
Август 2004 ² , р. Пясина	332	13	3.9	37	11.2	69	20.8	73	22.0	59	17.8	31	9.3	17	5.1	12	3.6	21	6.3
Август–сентябрь 2005 ² , р. Пясина	360	20	5.6	30	8.3	50	13.9	65	8.0	57	15.8	47	13.1	38	10.6	19	5.3	34	9.4
Апрель 2006 ² , оз. Собачье	30	1	3.3	2	6.7	1	3.3	9	30.0	5	16.7	6	20.0	3	10	1	3.3	2	6.7
Август–октябрь 2006 ² , р. Пясина	349	17	4.9	40	11.5	60	17.2	64	18.3	47	13.5	35	10.0	30	8.6	12	3.4	44	12.6
Август–октябрь 2007 ³ , р. Пясина	524	25	4.8	49	9.3	65	12.4	69	13.2	70	13.4	72	13.7	57	11	42	8.0	75	14.3
Итого	3695	247	6.7	587	15.9	671	18.1	623	16.9	468	12.7	366	9.9	269	7.3	159	4.3	305	8.2

Примечания. 10+ – возрастная группа объединяет животных 10 лет и старше (11–16 лет).¹ Колпашиков, 2000;² Шапкин, 2016;³ Шапкин, Суханова, 2021.

n – численность промысловой выборки.

Таким образом, на основании собранных выборок с резцами лактирующих и яловых животных определяли репродуктивный успех возрастных групп самок в текущем размножении.

При расчетах успеха по изучаемым сезонам размножения и среднего репродуктивного успеха самок (до отела и после отела) по данным промысловым выборкам количественное соотношение полов в объединенной выборке между плодами-самцами и плодами-самками у беременных самок и лактирующих самок, родивших телят-самцов и телят-самок, принято 1 : 1 (Мичурин, 1964; Большаков, Кубанцев, 1984). Хотя, конечно, в отдельные сезоны в миграционных потоках территориальных группировок это соотношение может отклоняться в пользу самцов (Шапкин, 2012).

Сезонный репродуктивный вклад в репродуктивных циклах таймырской популяции (количество плодов на 100 взрослых самок) рассчитывался из равенства двух отношений (пропорции) — все половозрелые самки данной промысловой выборки (a) к беременным самкам этой выборки (b) и 100 взрослых самок (c) к (d или x), т.е. по основному свойству пропорции (Бабичева, Болдовская, 2010).

Долю яловых самок в возрастных группах рассчитывали с использованием процентов (Бабичева, Болдовская, 2010), где количество лактирующих и яловых самок (животные без потомства) составляет 100%, отсюда яловость будет $x\%$ от численности данной возрастной группы самок. Показатели реализованного воспроизводства (количество телят на 100 взрослых важенок) в исследуемые репродуктивные сезоны 1987–1990, 1996–1998, 1999–2007 гг. и по авиаучетным материалам рассчитывали по соотношению всех самок репродуктивного возраста к лактирующим особям, самкам с телятами, и сто взрослых самок к x (по основному свойству пропорции). Таким же методом рассчитана и величина пополнения в миграционных потоках (ветвях) диких северных оленей таймырской популяции.

Средняя плодовитость (потенциальная и реализованная плодовитость) по возрастным когортам в репродуктивных сезонах рассчитывалась по предложенной методике Коли (таблица плодовитости самок: гл. 7, табл. 7.5) (1979). В этих расчетах использовались данные о самках старше двух лет (2+), о чем уже упоминалось выше.

Ошибки полученных значений возрастной рождаемости по этим материалам (средняя потенциальная, фактическая плодовитость самок) рассчитаны по формуле (1) стандартного отклонения доли “успехов” для величины n опытов в биномиальном распределении:

$$D_{(\text{доли})} = pq / n \quad (1)$$

где p — вероятность успеха (шанс, что самка принесет в потомстве самку), $q = 1 - p$, n — размер выборки. Отсюда ошибка (среднее квадратическое отклонение) равна корню из дисперсии (Балинова, 2004):

$$\sigma = \sqrt{D} \quad (2)$$

Репродуктивный вклад для каждого возрастного класса самок найден по формуле (3):

$$m_v = f_x m_x \quad (3)$$

где f_x — численность возрастного класса; m_x — число самок, рожденных каждой самкой в возрастном интервале x .

Среднее значение плодовитости для половозрелых самок разного возраста в репродуктивных циклах 1987–1990, 1996–1998, 1999–2007 гг. для этой части таймырской популяции вычислено по взвешенному среднему для возрастов по формуле (4), предложенной Коли (1979):

$$m_w = \frac{n_2 + n_3 + n_4 + \dots}{N_2 + N_3 + N_4 + \dots} \quad (4)$$

где n — число новорожденных самок в потомстве N самок данного возраста.

Индивидуальный возраст самок определяли в лабораторных условиях по слоистым структурам резцов (Клевезаль, Клейненберг, 1967) сформированных слоев цемента резца I_j , предварительно декальцинированных 5% раствором азотной кислоты. Срезы резцов самок получали на отечественном ротационном микротоме МРТУ-12; для подсчета годовых колец диких северных оленей образцы окрашивались гематоксилином Эрлиха. Определение возраста самок таймырских диких северных оленей выполнили Н.Ф. Арсентьева (промысловые выборки 1987–2005 гг.), Т.П. Базелянская (промысловые выборки 2006 г.) и Н.С. Суханова (промысловые выборки 2007 г.).

Оценка текущего воспроизводственного потенциала таймырской популяции была выполнена по результатам авиаобследования локальной части арктического летнего ареала таймырской популяции северного оленя, проведенного летом 2021 г. коллективом сотрудников Центральносибирского заповедника (Кочкарев и др., 2021). Эти итоговые материалы с установленной летней численностью таймырской популяции 2021 г. в 241.6 тыс. голов использованы в анализе и интервальном прогнозе. Вместе с тем нам пришлось самостоятельно определить гипотетическую величину поголовья взрослых самок в 2017 и 2021 гг., т.к. исполнителями учета Бондарем, Колпашниковым (2018) взрослые самки были объединены с группами молодняка 1–2 года, а также Кочкаревым и др. (2021) взрослые самки были объединены с самцами, и самками двух лет (табл. 2).

Таблица 2. Динамика численности таймырской популяции дикого северного оленя в период мониторинга 1966–2021 гг.

Год авиаучета	Численность, тыс. особей; в скобках – доля, %				
	общая	взрослые самцы	взрослые самки	молодняк 1–2 года	телята-сеголетки
1966	252.6 (100.0)	58.1 (23.0)	98.5 (39.0)	30.3 (12.0)	65.7 (26.0)
1969	333.0 (100.0)	44.3 (13.3)	139.2 (41.8)	63.3 (19.0)	86.2 (25.9)
1972	386.0 (100.0)	66.0 (17.1)	157.5 (40.8)	81.1 (21.0)	81.4 (21.1)
1975	449.0 (100.0)	84.4 (18.8)	157.2 (35.0)	102.8 (22.9)	104.6 (23.3)
1978	475.0 (100.0)	82.2 (17.3)	185.7 (39.1)	96.4 (20.3)	110.7 (23.3)
1979	470.0 (100.0)	85.6 (18.2)	196.9 (41.9)	92.6 (19.7)	94.9 (20.2)
1980	480.0 (100.0)	93.1 (19.4)	174.2 (36.3)	104.2 (21.7)	108.5 (22.6)
1981	510.0 (100.0)	105.1 (20.6)	199.9 (39.2)	74.9 (14.7)	130.1 (25.5)
1982	525.0 (100.0)	110.2 (21.0)	195.8 (37.3)	110.8 (21.1)	108.2 (20.6)
1983	540.0 (100.0)	118.8 (22.0)	189.0 (35.0)	91.8 (17.0)	140.4 (26.0)
1984	575.0 (100.0)	104.1 (18.1)	201.3 (35.0)	129.9 (22.6)	139.7 (24.3)
1985	590.0 (100.0)	92.6 (15.7)	201.2 (34.1)	155.2 (26.3)	141.0 (23.9)
1986	595.0 (100.0)	100.0 (16.8)	188.0 (31.6)	174.9 (29.4)	132.1 (22.2)
1988	570.0 (100.0)	85.5 (15.0)	189.8 (33.3)	152.2 (26.7)	142.5 (25.0)
1990	625.0 (100.0)	105.0 (16.8)	187.5 (30.0)	191.3 (30.6)	141.2 (22.6)
1993	536.0 (100.0)	69.7 (13.0)	208.0 (38.8)	112.5 (21.0)	145.8 (27.2)
2001	354.0 (100.0)	–	–	–	–
2003	598.0 (100.0)	74.2 (12.4)	201.5 (33.7)	203.3 (34.0)	119.0 (19.9)
2009	485.9 (100.0)	78.2 (16.1)	165.2 (34.0)	153.1 (31.5)	89.4 (18.4)
2014	417.5 (100.0)	85.6 (20.5)	219.6 (52.6)	57.2 (13.7)	55.1 (13.2)
2017	384.4 (100.0)	71.8 (18.7)	252.9 ¹ (65.8)	–	59.6 (15.5)
2021	241.6 (100.0)	60.4 (25.0)	132.9 ² (55.0)	27.6 ³ (11.4)	20.7 (8.6)

Примечания. ¹ Объединенная численность взрослых самок и молодняка самцов и самок 1–2 года (Бондарь, Колпашников, 2019). ² Объединенная численность взрослых самок и молодняка самцов, самок двух лет (Кочкарев и др., 2021);

³ Численность годовалых самцов и самок в таймырской популяции (Кочкарев и др., 2021).

Определение численности взрослых самок в таймырской популяции для периода 2017–2021 гг. При оценке поголовья взрослых самок мы учитывали биологические законы о том, что изменения в природной популяции представляют собой сложные колебательные процессы, при которых численность, постоянно меняясь, колеблется все-таки около средней величины (Уильямсон, 1975). Отсюда среднее поголовье размножавшихся самок, т.е. самок с телятами, за мониторинговый период 1990–2017 гг. условно можно принять в 101.68 тыс. важенок. Далее определение предположительной численности взрослых важенок строилось на основании средних значений для временного ряда этой группы за период проведения авиаучетов 1966–2014 гг. ($n = 19$). Многолетние колебания численности этой группы за указанный период составили $\lim 30.0\text{--}52.6\%$ (см. табл. 2), соответственно, среднее значение соотношений изменчивости вариационного ряда определено в $37.3 \pm 1.15\%$. Следовательно, поголовье взрослых самок в таймырской популяции летом 2017 г. теоретически могло

составлять 143.8 тыс. особей (молодняк обоего пола в возрасте 1–2 года 109.1 тыс.). К лету же 2021 г. поголовье взрослых самок в популяции предположительно сократилось до 90.2 тыс. голов. Вместе с молодняком, т.е. двухлетними самцами и самками (см. табл. 2), эта объединенная со взрослыми самками группа животных, по исходным материалам авиамониторинга и оценке Кочкарева и др. (2021), составляла 132.9 тыс. особей, или 55.0% всего поголовья сокращающейся по численности таймырской популяции (см. табл. 2).

Статистический анализ данных. Обработку многолетних эмпирических зависимых переменных (численность беременных самок репродуктивных классов) и временных рядов динамики численности взрослых самок и потомства нулевого возраста провели математико-статистическими методами биологической статистики (Плохинский, 1970; Песенко, 1982; Zar, 2010). Достоверность различий оценивали при пороговом значении $p < 0.05$.

При расчетах пользовались пакетом программ Excel 2010 for Windows XP.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Обработка исходных материалов в период 1987–1990 гг. из работы Колпашикова (2000), представленных 1142 взрослыми самками, показала, что взвешенная средняя потенциальная плодовитость (Коли, 1979) в период 1987–1990 гг. составила 0.412 плода-самки на одну самку (табл. 3). Максимальными показателями потенциальной плодовитости характеризовался класс 6-летних самок: 0.470 плода-самки на одну самку этой возрастной группы. Для этого же класса животных на этом временном отрезке зафиксирована и самая низкая яловость среди представленных когорт взрослых самок – 6.03%. Таким образом, доля беременных самок среди половозрелых двулетних самок составила 19.1%, среди шестилетних самок – 93.97%. После достижения шестилетнего возраста в этой возрастной группе наблюдалось снижение потенциальной плодовитости, т.е. репродуктивный вклад уменьшался из-за промыслового изъятия и естественной смертности по другим причинам. В охотничье-промысловые сезоны 1987–1990 гг. средняя норма изъятия из популяции равнялась 87.5 тыс. самцов и самок (Колпашиков и др., 2002). Тем не менее имеющееся на тот период времени репродуктивное ядро взрослых самок в таймырской популяции компенсировало такую величину хозяйственного изъятия (см. табл. 2).

Вместе с тем наибольшее суммарное эффективное размножение по данному признаку выявлено в группе 3-летних самок численностью 269 особей. На них пришлось 117.6 плодов-самок, т.е. потенциальная плодовитость в этой группе на одну самку составила 0.437 плода-самки с яловостью 12.84%. За ними возрастная группа из 254 четырехлетних

самок, на которых пришлось 112 плодов-самок, т.е. с потенциальной плодовитостью 0.441 плода-самки на одну 4-летнюю особь и яловостью 11.81% (см. табл. 3). Особо стоит отметить, что, по материалам промысловых выборок, в миграционных ветвях таймырской популяции в 1987–1990 гг. эти группы половозрелых самок составляли соответственно 23.6 и 22.24% репродуктивного ядра и могли потенциально пополнить стада группировок 48.7% телят-самок. Иными словами, эти две достаточно многочисленные возрастные группы самок дали почти половину всего пополнения популяции.

Самыми низкими показателями потенциальной плодовитости в миграционных ветвях таймырской популяции обладали, как уже отмечалось выше, молодые самки в возрасте 2+ – 0.096 плода-самки на 2-летнюю самку; из этой группы беременными в репродуктивные циклы 1987–1990 гг. оказалось лишь 19.1% самок. Яловость в этой группе самок 80.9% (см. табл. 3). При пересчете с плодами-самками на временном интервале 1987–1990 гг. общие суммарные показатели зависимых переменных, т.е. показатели потенциального размножения на 100 половозрелых самок таймырских тундровых оленей оказываются достаточно высокими – 82.4 плода и яловостью 17.6%. Эти данные размножения позволяют говорить об удовлетворительном состоянии репродуктивного ядра таймырской популяции, которая в эти же сроки испытывала неослабевающую нагрузку планового промысла со смертностью от других факторов среды, но высоким размножением компенсировала эту убыль, поддерживая численность миграционных потоков в различных частях ареала.

Таблица 3. Потенциальная плодовитость самок таймырских тундровых диких северных оленей (*Rangifer tarandus*) в весенний период 1987–1990 гг. ($n = 1142$)

Возраст, лет x	Численность выборки, особей f_x	Число беременных B_x	Число плодов-самок ($m_x \pm \sigma$) на одну самку ($B_x / 2f_x$)	Яловость, %	Репродуктивный вклад возрастной группы (число плодов-самок) (f_x) m_x
2+	89	17	0.096 ± 0.031	80.9	8.5
3+	269	235	0.437 ± 0.030	12.64	117.6
4+	254	224	0.441 ± 0.031	11.81	112.01
5+	193	173	0.448 ± 0.036	10.4	86.5
6+	116	109	0.470 ± 0.046	6.03	54.52
7+	79	69	0.437 ± 0.056	12.66	34.52
8+	51	42	0.412 ± 0.070	17.65	21.01
9+	35	27	0.386 ± 0.082	22.86	13.51
10+ и старше	56	45	0.402 ± 0.066	19.64	22.5
Итого	1142	941	0.412 ± 0.015	17.6	470.7

Примечания. Взвешенное среднее для интервала 1987–1990 гг.: 0.412 плодов-самок на одну взрослую самку; n – численность промысловой выборки.

Таблица 4. Потенциальная плодовитость самок таймырских тундровых диких северных оленей (*Rangifer tarandus*) в весенний период 1996–1998 гг. ($n = 171$)

Возраст, лет x	Численность выборки, особей f_x	Число беременных B_x	Число плодов-самок ($m_x \pm \sigma$) на одну самку ($B_x / 2f_x$)	Яловость, %	Репродуктивный вклад возрастной группы (число плодов-самок) (f_x) m_x
2+	18	5	0.139 ± 0.082	72.2	2.5
3+	28	17	0.304 ± 0.087	39.3	8.51
4+	36	22	0.306 ± 0.077	38.9	11.02
5+	32	27	0.422 ± 0.0874	15.63	13.5
6+	17	14	0.412 ± 0.120	17.65	7.0
7+	17	14	0.412 ± 0.120	17.65	7.0
8+	15	13	0.433 ± 0.128	13.3	6.5
9+	4	3	0.375 ± 0.243	25.0	1.5
10+ и старше	4	1	0.125 ± 0.166	75.0	0.5
Итого	171	116	0.339 ± 0.0362	32.2	58.03

Примечания. Взвешенное среднее для интервала 1996–1998 гг.: 0.339 самки на одну взрослую самку; n – численность промысловой выборки.

Для 1996–1998 годов, по исходным материалам Колпащикова (2000), выполненные расчеты показали взвешенное среднее (Коли, 1979) на уровне 0.339 плода-самки на одну взрослую самку (табл. 4). Максимальная потенциальная плодовитость отмечена для возрастной группы 8-летних самок: 0.433 плода-самки на одну взрослую самку с яловостью в этом классе 13.3% – это самый низкий показатель по сравнению с показателями животных из других групп (lim 13.3–75.0%). Самые минимальные значения потенциальной плодовитости в данный период наблюдались у классов самок предельных возрастов – 0.125 плода-самки на одну самку. Эти группы животных отстали даже от самой молодой когорты 2-летних самок, у которой средняя потенциальная плодовитость характеризовалась 0.139 плода-самки на одну самку. Как и в предыдущие репродуктивные циклы, основная репродуктивная нагрузка в пополнении популяции приходилась на 3–5-летние когорты половозрелых самок: их вклад в воспроизводство составил 33.03% в миграционных потоках по материалам промысловых выборок. Вместе с тем в этот период значения репродуктивных показателей заметно снизились: общая яловость достигла 32.2%, а суммарные показатели потенциального воспроизводства важенков составили 67.84 плодов на 100 взрослых самок.

В то же время статистическая оценка достоверности различий между выборочными характеристиками беременных самок из репродуктивных циклов 1986–1990 и 1995–1998 гг. критерием λ (лямбда) Колмогорова–Смирнова (Плохинский, 1970; Песенко, 1982; Zar, 2010) позволяет принять нулевую гипотезу (H_0): $\lambda = 1.3 < \lambda_{\text{порог}} = 1.36$, $P = 0.05$. Таким образом, эти конкретные выборки

беременных самок взяты из одной и той же генеральной совокупности, т.е. сезонных миграционных потоков таймырской популяции, поскольку λ оказалось меньше стандартного значения и предположение об отсутствии различия между сравниваемыми значениями зависимой переменной подтверждено статистическими методами.

Наоборот, взвешенная средняя потенциальная плодовитость (Коли, 1979) самок в период 1999–2006 гг. несколько выросла и достигла значений 0.379 плода-самки на одну половозрелую самку (табл. 5) (Шапкин, 2016). Увеличение показателя отмечено даже для молодых двухлетних самок – 0.3 плода-самки на одну самку, с самой низкой для этой когорты яловостью в 40%. Максимальная же потенциальная плодовитость зафиксирована среди самок старшего возраста, в группе 9-летних животных на одну самку пришлось 0.5 плода-самки, а яловость оказалась нулевой. В 1999–2006 годы у важенков предельных возрастов 11–15+ лет отмечены снижение потенциальной плодовитости до значения 0.333 плода-самки на одну взрослую самку и среднего значения яловости до 33.3%. 55.6% потенциального пополнения в миграционных потоках популяции пришлось на когорты животных от 3-х до 6+ лет, на важенков 7–9+ лет приходилось 19.8% и на самок предельных возрастов 10–15+ – 11.03% пополнения. Суммарные показатели потенциальной плодовитости в таймырской популяции на этот период составили 75.84 эмбрионов обоих полов на 100 половозрелых самок, со средней яловостью в период 1999–2006 гг. в 24.16%.

Проверка достоверности оценки генеральных параметров по выборочным данным беременных самок из репродуктивных циклов 1995–1998 гг.

Таблица 5. Потенциальная плодовитость самок таймырских диких северных оленей в весенний период 1998–2006 гг. ($n = 178$)

Возраст, лет x	Численность выборки, особей f_x	Число беременных самок B_x	Число плодов-самок ($m_x \pm \sigma$) на одну самку ($B/2f_x$)	Яловость, %	Репродуктивный вклад возрастной группы (число плодов-самок) (f_x) m_x
2+	10	6	0.3 ± 0.045	40.0	3.0
3+	30	23	0.383 ± 0.083	23.3	11.5
4+	25	16	0.32 ± 0.089	36.0	8.0
5+	30	22	0.367 ± 0.088	26.6	11.01
6+	19	14	0.368 ± 0.109	26.3	6.9
7+	23	20	0.435 ± 0.103	13.04	10.01
8+	15	13	0.433 ± 0.126	13.3	6.5
9+	6	6	0.5 ± 0.202	—	3.0
10+	8	7	0.437 ± 0.173	12.5	3.5
11–15+	12	8	0.333 ± 0.134	33.3	3.9
Итого	178	135	0.379 ± 0.0013	24.16	67.32

n – численность промысловой выборки.

и 1998–2006 гг. критерием λ (лямбда) Колмогорова–Смирнова (Плохинский, 1970; Песенко, 1982; Zar, 2010) не опровергла нулевую гипотезу. Животные, попавшие в эти конкретные выборки, относятся к одной той же природной популяции: λ оказалась меньше стандартного ($\lambda = 1.05 < \lambda_{\text{порог}} = 1.36$, $P = 0.05$) и статистические расчеты не противоречат гипотезе об отсутствии различий.

Данные о реализованной плодовитости, наблюдаемой после отельных периодов 2002–2007 гг. в обследованных мигрирующих осенних стадах (август–ноябрь), свидетельствуют о снижении плодовитости до значения 0.295 теленка-самки на одну половозрелую самку. Доля взрослых яловых самок достигала к этому сроку в маточных стадах и группах 40.97% (табл. 6), т.е. яловость самок из-за потери телят возросла на 16.81%. Большая доля (74.6%) яловых животных выявлена среди самок 2+ лет, минимальная (24.56%) – среди девятилетних самок. Причем реализованная плодовитость (на одну самку) повышались до 9-летнего возраста ($\lim 0.127–0.377$), затем – заметно снижалась. Впрочем, фактическая плодовитость 10-летних особей и особей предельно старших возрастов (11–16+ лет) оставалась на достаточно высоком уровне по сравнению с этим показателем у 2–5-летних самок. 46.2% лактирующих самок с телятами-самками и телятами-самцами были представлены 4–9-летними особями, именно в этих возрастных репродуктивных классах отмечена наибольшая выживаемость потомства в репродуктивные циклы 2002–2007 гг. (см. табл. 1, 6). Максимальные же показатели пополнения популяции зафиксированы у самок 5-летнего возраста как

наиболее многочисленной группы репродуктивных самок репродуктивного ядра (16.7%) в таймырской популяции. Между тем средняя величина реализованной плодовитости в послетельный период составила 59.03 теленка на 100 взрослых самок. Поэтому мы предполагаем, что за календарный период от весны и до конца лета-осени в стадах сезонных миграционных потоков таймырской популяции из общего количества приплода, рожденного 100 половозрелыми самками, могут погибнуть более 16 телят-самок и телят-самцов.

Статистическая оценка собранных выборок лактирующих самок 2002–2007 гг. с выборочными характеристиками беременных самок 1999–2006 гг. критерием λ (лямбда) Колмогорова–Смирнова (Плохинский, 1970; Песенко, 1982; Zar, 2010) показала, что H_0 гипотеза осталась в силе: $\lambda = 1.33 < \lambda_{\text{порог}} = 1.36$, $P = 0.05$. Таким образом, и для этого варианта выборочных характеристик зависимых переменных (потенциальная и реализованная плодовитость) подтверждено отсутствие различия между сравниваемыми распределениями: исследуемые конкретные эмпирические выборки относятся к одной и той же генеральной совокупности – к сезонным миграционным потокам таймырской популяции дикого северного оленя.

Оценивание параметров предпромыслового поголовья взрослых самок таймырской популяции на временном интервале 1966–1990 гг. (Павлов, Боржонов, 1981; Колпашиков, 2000; Шапкин, 2014) подтвердило линейный тренд с эффективностью воспроизводства: $y = 4.6704x + 170.08$ тыс. ($R^2 = 0.5342$, $\bar{A} = 5.2\%$). Для участвовавших в размножении взрослых самок уравнение тренда

Таблица 6. Фактическая плодовитость самок таймырских тундровых диких северных оленей (*Rangifer tarandus*) в летне-осенний период 2002–2007 гг. ($n = 2299$)

Возраст, лет x	Численность выборки, особей f_x	Число лактирующих B_x	Число телят-самок ($m_x \pm \sigma$) на одну самку ($B/2f_x$)	Яловость, %	Репродуктивный вклад возрастной группы (число телят-самок) ($f_x m_x$)
0+	—	—	—	—	—
1+	95	—	—	—	—
2+	130	33	0.127 ± 0.029	74.60	16.51
3+	260	90	0.173 ± 0.023	65.40	44.90
4+	356	180	0.253 ± 0.023	44.40	90.07
5+	368	236	0.321 ± 0.024	35.87	118.13
6+	316	203	0.321 ± 0.026	35.76	101.44
7+	247	175	0.354 ± 0.030	29.10	87.44
8+	188	139	0.370 ± 0.035	26.06	69.60
9+	114	86	0.377 ± 0.045	24.56	42.98
10+	91	67	0.368 ± 0.051	26.37	33.50
11–16+	134	92	0.343 ± 0.041	31.30	46.00
Итого	2204	1301	0.295 ± 0.009	59.03	650.60

Примечания. Взвешенное среднее для интервала 2002–2007 гг.: 0.295 новорожденной самки на одну взрослую самку; n – численность промысловой выборки.

на этом отрезке репродуктивных циклов популяции: $y = 5.1568x + 73.879$ тыс. ($R^2 = 0.836$). По выполненным расчетам, предпромысловая численность таймырских тундровых оленей в течение 1966–1990 годов ежегодно повышалась на 21.9 тыс. животных. Прирост же взрослых самок, достигших репродуктивного возраста, составил примерно 5.16 тыс. Фактическое количество телят на 100 взрослых самок в 1966–1979 гг., в зависимости от изменения воздействия абиотических и биотических факторов, так же изменялось от 48 (1972 г.) до 67 (1966 г.). Среднее реализованное размножение в период 1966–1979 гг. составило 61 теленок на 100 взрослых самок за год. Размер ежегодного приплода в период 1980–1990 гг. ко времени проведения авиаучетов (середина, конец июля) составлял от 55.3 (1982 г.) до 75.3 телят на 100 взрослых самок за 1990 г. Среднее на этом отрезке реализованное размножение 68.6 телят на 100 взрослых самок ($n = 9$) (lim 55.3–75.3 телят).

Для населения взрослых самок таймырских тундровых диких оленей уравнение тренда на отрезке 1990–2021 гг. с семью значениями численности временного ряда оказалось: $y = -14.36x + 231.14$ тыс. ($R^2 = 0.48$, $\bar{A} = 2.4$, $r_{xy} = 0.89$, $p < 0.01$, ($t_p = 4.36$, $p < 0.01$)). Расчетная прогнозная величина взрослых самок по выполненному точечному прогнозу на лето 2022 г. 116.23 тыс. особей, на лето 2023 г. 101.86 тыс. особей. Количественная

характеристика поголовья молодняка (телята-сеголетки) таймырских тундровых оленей по уравнению тренда на временном отрезке 1990–2021 гг. $y = -21.35x + 175.51$ тыс. ($R^2 = 0.95$, ошибка аппроксимации $\bar{A} = 2.9$, коэффициент автокорреляции $r_{xy} = 0.98$, $p < 0.01$ ($t_p = 11.01$, $p < 0.001$)).

Верхние и нижние расчетные границы численности телят в 1993–2021 годах варьировали от 70.1 (1993 г.) до 15.6 телят (2021 г.) на 100 взрослых самок. Средние значения реализованного размножения таймырской популяции 44.3 теленка на 100 взрослых самок ($n = 6$) (lim 15.6–70.1 телят). Изменения численности натальной группы в постсоветский период использования охотничьих ресурсов таймырских оленей (второе десятилетие 21 века) демонстрируют явное снижение репродуктивных способностей репродуктивного ядра самок миграционных потоков таймырской популяции, как и снижение общей численности половозрелых самок. Таким образом, подобная минимальная пороговая численность новорожденных (4.71 тыс. особей) не обеспечивает восстановление репродуктивного потенциала репродуктивных поколений стад и сохранение оптимального поголовья таймырской популяции.

ОБСУЖДЕНИЕ

В репродуктивные циклы 1987–1990 гг. максимальная потенциальная плодовитость характерна для 6-летних самок таймырских тундровых диких оленей – 0.470 плода-самки на одну взрослую самку, минимальная плодовитость характерна для двухлетних самок – 0.096 плода-самки на одну самку. Взвешенное среднее для этого интервала времени контролируемого промысла охотничьих ресурсов управляемой таймырской популяции 0.412 плода-самки на одну самку (см. табл. 3). Причем к лету 1990 г. численность таймырских диких оленей достигла максимального предела – 625.0 тыс. голов (Колпашиков, 2000; Шапкин, 2014). Это фактически соответствовало экологической емкости – 630 тыс. диких оленей – ниши арктического, субарктического и бореального секторов ареала северного оленя на севере Средней Сибири, которую мы (Шапкин, Иванова, 2018) рассчитали по логистическому уравнению Ферхюльста–Пирла (Пианка, 1981).

Численность таймырской популяции северного оленя поддерживалась в 1966–1990 гг. при возрастающей промысловой нагрузке (lim 17.1–130.0 тыс. особей) благодаря поголовью взрослых самок в 98.5–201.3 тыс. (Павлов и др., 1971; Колпашиков, 2000) при их среднем количестве 155.83 тыс. в 1966–1979 гг. и 191.86 тыс. самок в 1980–1990 гг. Фактическое количество телят на 100 взрослых самок в 1966–1979 гг. после отела в период проведения авиаучетов флуктуировало в зависимости от изменения степени воздействия неблагоприятных абиотических и биотических факторов, от 48 (1972 г.) до 67 (1966 г.). Среднее реализованное размножение в этот период составляло 61 теленок на 100 половозрелых самок. Годовой прирост в 1967 г. оценен в 9.6%, в 1968 г. – 10.9%, в 1969 г. – 29.4 тыс. голов, или 11.0% (Павлов и др., 1971). Годовое пополнение таймырской популяции в 70-х годах прошлого века при том темпе размножения оценивалось в 15% (Павлов, 1976).

К 1978 г. хозяйственная эксплуатация ресурсов промысловой популяции привела к заметному омоложению ее возрастной структуры: средняя добыча в 1971–1979 гг. достигала 46.24 тыс. голов, при этом биологическая продуктивность не снизилась, т.к. в территориальных миграционных ветвях группировок (субпопуляций) таймырских диких оленей сохранялось оптимальное соотношение животных разных генераций (Павлов, Зырянов, 1981). Средняя норма изъятия в 80-е годы колебалась в пределах 81.4 тыс. голов (Колпашиков и др., 2002), а ежегодная смертность от хищничества волка в естественных условиях существования вида оценивалась примерно в 15–20 тыс. особей (Павлов, 1983). Численность миграционных потоков таймырской популяции поддерживалась

достаточно высоким поголовьем половозрелых самок (lim 174.2–201.3 тыс.), а амплитуда скорости роста стада (r) на протяжении экологического мониторинга годовых циклов 1980–1988 гг. имела чаще ($n = 7$) положительную динамику 0.01–0.06, чем отрицательную (Шапкин, Иванова, 2018). Тем не менее к началу репродуктивных сезонов 1988–1990 гг. поголовье взрослых самок несколько снизилось с 201.3 тыс. в 1984 г. до 189.8–187.5 тыс. в 1988–1990 гг. (Колпашиков, 2000).

Вместе с тем самки репродуктивного ядра при плановой программе управления охотничьими ресурсами таймырской популяцией и тех темпах размножения принесли летом 1988 г. 142.5 тыс., а летом 1990 г. 141.2 тыс. телят-сеголетков, или 75.08 (июль 1988 г.) и 75.31 теленка (июль 1990 г.) на 100 половозрелых самок. По параметрам потенциальной плодовитости наибольшим репродуктивным вкладом обладали соответственно 3, 4, 5, 6-летние возрастные группы (см. табл. 3), самки которых теоретически принесли 64.9% общего пополнения при контролируемом промысле популяции, поскольку являлись наиболее многочисленными группами самок в стадах сезонных миграционных потоков. С учетом суммарной характеристики потенциальной плодовитости (плоды-самки, плоды-самцы) показатели репродукции оказались равны 82.4 плода на 100 взрослых самок. Таким образом, располагая данными реализованного размножения и потенциальной плодовитости, можно предположить, что детская смертность до отела в 1987–1990 годы при плановой модели промысла могла составлять в весенних маточных стадах таймырской популяции дикого северного оленя 8.6–8.9%, а яловость 17.6% (см. табл. 3).

Между тем к 1996–1998 гг. выявлены первые изменения в балансе размножения таймырской популяции: потенциальная плодовитость самок диких оленей заметно упала и определена нами по исходным материалам Колпашикова (2000) для одной взрослой самки на уровне 0.339 плода-самки (Коли, 1979). Суммарная плодовитость животных (плоды-самки и плоды-самцы) в сравнении с параметрами репродуктивных циклов 1987–1990 гг. снизилась до показателей 67.84 плодов на 100 половозрелых самок, т.е. произошло снижение репродуктивного потенциала на 17.7% с возрастанием общей яловости среди взрослого поголовья маточных стад до 32.2% (см. табл. 3, 4). Иными словами, в условиях перехода на рыночную модель использования ресурсов таймырской популяции и усиления неконтролируемого промысла вместе с неблагоприятными лимитирующими факторами среды репродуктивное ядро из 3–6-летних возрастных групп самок обеспечило лишь 46.8% возможного пополнения стад диких северных оленей.

Потенциальная плодовитость в 1996–1998 гг. снизилась во всех возрастных группах самок, кроме двухлетних и восьмилетних (рис. 1), репродуктивный статус которых по эмпирическим данным, напротив, повысился по сравнению с аналогичным статусом самок тех же возрастных групп в 1987–1990 гг. Летний учет предпромысловой численности таймырской популяции 1993 г., а это был единственный состоявшийся учет таймырских тундровых оленей в 90-е годы прошлого века (Шапкин, 2014), показал реализованное размножение в стадах миграционных потоков на уровне 70.1 теленка на 100 взрослых самок, что было на 6.9% меньше по сравнению с этим показателем за 1989–1990 гг.

Согласно предложенной ранее, в 90-е годы гипотезе, развал плановой охотничьей отрасли приведет к снижению нагрузки на популяцию, что спровоцирует ее неконтрольный рост (Колпащиков, 2000). На наш взгляд, это предположение было ошибочным. Воздействие промысла на таймырских тундровых оленей не прекращалось, промысел просто принял неконтролируемые неумеренные формы, и этот род деятельности для сельского населения отдаленных территорий Таймыра, Эвенкии и Якутии стал единственным гарантированным источником какого-то заработка. В собственность наиболее энергичным бригадирам, переквалифицировавшимся в менеджеров теневой добычи дикого северного оленя со сбытом продукции оленьего промысла, достались мощные промысловые комплексы на реках Таймыра, которые обладали еще достаточным запасом прочности для их эксплуатации. Разрушаться и приходить в упадок производственные

базы отстрела стали гораздо позже, в конце 90-х, начале 2000-х. Более того, усилился зимний активный наземный промысел с применением отсечных изгородей-направителей и коралей, снегоходной техники и вездеходов, а также возросло количество “теневых” мобильных профессиональных бригад, контроль за деятельностью которых не велся.

В репродуктивные циклы 1998–2006 гг. показатели потенциальной плодовитости самок в сезонных миграционных потоках таймырской популяции выросли, но ее средняя репродуктивная характеристика так и не достигла средних значений пика репродукции конца 80-х годов прошлого века (см. табл. 3 и 5), когда охотничьи ресурсы таймырских тундровых оленей монополично использовались только государством. Средневзвешенная плодовитость в рассматриваемый период на одну половозрелую самку оказалась равна 0.379 плода-самки средняя яловость в весенних стадах – 24.2% (Шапкин, 2016), что превысило на 6.6% показатели зависимой переменной в репродуктивные циклы 1987–1990 гг. При этом среди молодых двухлетних самок беременных было 60%, а среди девятилетних самок – 100% (см. табл. 5). Эти данные убедительно свидетельствуют об активном участии большей части двухлетних самок в репродуктивных циклах популяции в эти годы, а также являются косвенным подтверждением того, что на летних и зимних пастбищах имелись запасы кормовых ресурсов, необходимых таймырским диким оленям.

На основании этих средних многолетних переменных (потенциальная и реализованная плодовитость взрослых самок) 2002–2007 гг. можно выявить

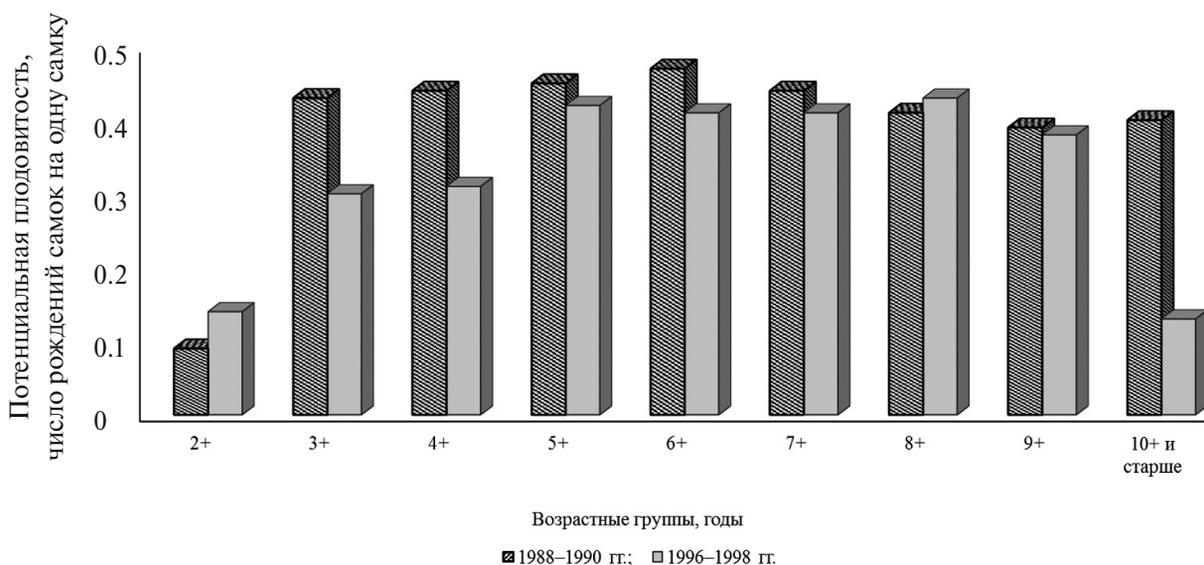


Рис. 1. Средние значения потенциальной плодовитости в возрастных группах самок таймырских тундровых диких оленей в репродуктивные циклы 1987–1990 и 1996–1998 гг.

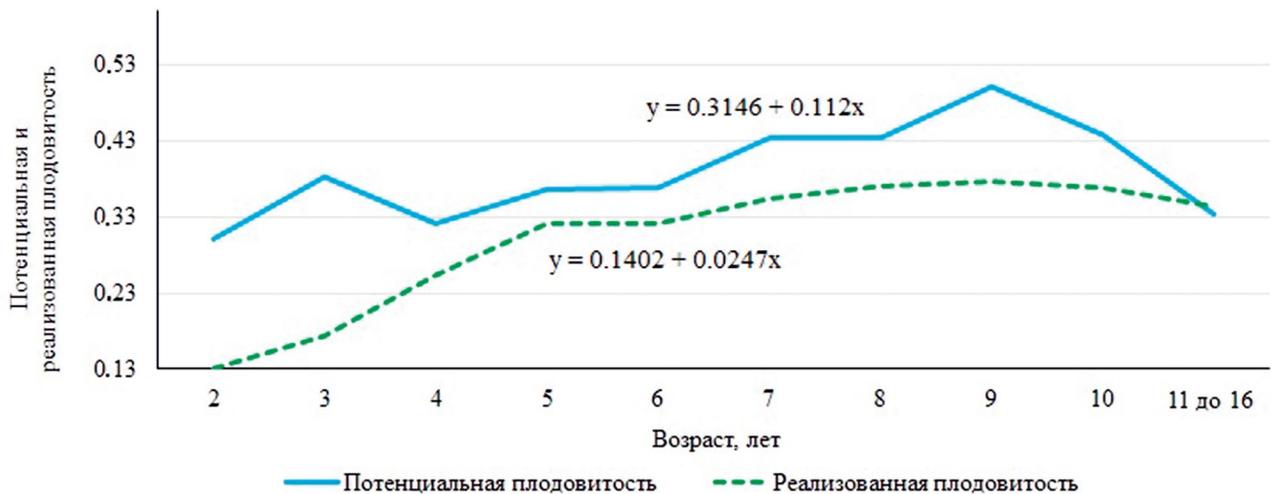


Рис. 2. Показатели линейной регрессии потенциальной и реализованной плодовитости среди самок таймырских диких северных оленей (*Rangifer tarandus*) в период 1998–2007 гг.

повышенную смертность приплода таймырских диких оленей в первое десятилетие 21-го века. Возрастание показателей яловости среди животных имело размах: \lim 8.4–42.1%, а изменение плодовитости по числу телят-сеголетков на одну самку колебалось от 0.046 среди 5-летних до 0.21 в группе трехлетних важенок, яловость которых рекордно выросла на 42.1% (с 23.3 до 65.4%), превысив аналогичный показатель в группе двухлетних самок (см. табл. 5 и 6).

Таким образом, потери потомства, связанные с непостоянством условий существования в пределах обширного популяционного ареала и давлением средовых факторов, были отмечены у самок всех возрастных групп. Ориентируясь на показатели яловости в группах, они возросли в среднем для двухлетних на 34.6, для трехлетних на 42.1, у четырехлетних на 8.4, пятилетних на 9.27, шестилетних на 9.46, для семилетних самок на 16.06, среди восьмилетних на 12.76, у девятилетних на 24.56, у десятилетних на 13.9%, и лишь среди животных старших групп 11–15+ лет реализованная плодовитость возросла на 0.015 теленка на одну самку, а общие показатели яловости этой объединенной группы уменьшились на 2.0% из-за более многочисленных эмпирических данных. Следовательно, для телят, родившихся от молодых двух- и трехлетних самок, характерна более высокая неонатальная смертность, чем для телят, родившихся от матерей старшего возраста (Филонов, 1993) (рис. 2).

Наибольшая сохранность приплода выявлена у пятилетних самок: репродуктивный вклад 118 телят-самок, или 18.2% от общего анализируемого показателя (см. табл. 6). Репродуктивным ядром таймырской популяции являлись,

по данным за 2002–2007 гг., когорты четырех–семилетних самок: именно на них пришлось 61.1% фактического приплода в стадах сезонных миграционных потоков диких оленей, на 2–3-летние группы самок приходилось 9.5% телят-самок, на животных старших и предельных возрастов 8–16-лет – 29.6% телят-самок. Как известно, в разные годы в популяции, при одной и той же численности, может быть разное соотношение возрастных групп самок, и, таким образом, популяция может иметь разную продуктивность (Филонов, 1989).

Во временной период и репродуктивные циклы 2002–2007 гг. наблюдалось снижение участия в размножении самок, начиная с десятилетнего возраста, хотя показатели размножения среди данной группы взрослых самок оставались еще достаточно высокими (средняя плодовитость 0.368). Даже в группе самок старших и предельных возрастов (11–16 лет) средняя возрастная плодовитость была выше – 0.343 теленка-самки на одну взрослую самку, чем в группах 2–6-летних самок. Взвешенное среднее для интервала 2002–2007 гг. – 0.295 новорожденного теленка-самки на одну взрослую самку, или вместе с телятами-самцами 59.03 теленка на 100 взрослых самок.

Одновременно текущее сглаженное возрастное распределение таймырской популяции при реализованном размножении, с учетом естественной смертности и промыслового изъятия, рассчитанное нами по формуле Гудмана (1983) по промысловым выборкам 2001–2008 гг. показало 77.03% самцов в стадах ($n = 4841$), 80.56% самок ($n = 6004$) и для объединенных выборок с животными без пола 82.35% особей ($n = 12414$) (Шапкин и др., 2021). Эти цифры возрастного распределения по материалам

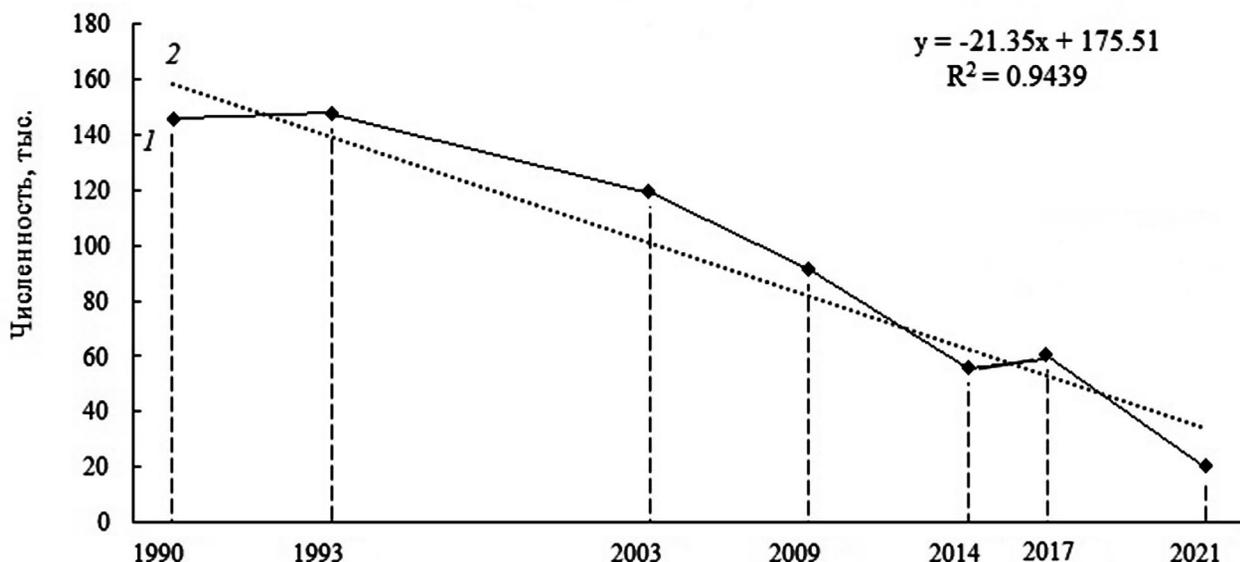


Рис. 3. Изменение предпромысловой численности телят-сеголетков *Rangifer tarandus* в постсоветский период использования охотничьих ресурсов таймырской популяции дикого северного оленя. Линии регрессии: 1 – эмпирическая, 2 – теоретическая.

промысловых выборок 2001–2008 гг. позволяют предполагать, что из популяции на тот момент уже изъято промыслом и погибло под воздействием других факторов среды 22.97% самцов различных возрастных классов. Убыль для населения самок по возрастному распределению составила 19.44% и для объединенного возрастного распределения популяции общая смертность при существующей промысловой нагрузке определена в 17.65%. Причем доля пополнения популяции перед очередным репродуктивным циклом в июне–июле 2009 г., по данным авиаучета, составила 19.06% (Шапкин, 2010), т.е. репродуктивное ядро популяции в первом десятилетии 21-го века еще компенсировало годовые потери от легального и нелегального промысла и элиминацию от иных абиотических и биотических факторов среды.

Коренное негативное изменение экологического “качества” таймырской популяции зарегистрировано во втором десятилетии 21-го столетия. К июлю 2014 г. присутствие сеголеток в демографической структуре популяции сократилось до 13.2% (Кочкарев, Бескостов, 2014), или на 100 взрослых самок приходилось 25.1 теленка. По полученным в июле данным Бондаря, Колпащикова (2018) о ювенальном потомстве диких оленей таймырской популяции в 2017 г. в северной части популяционного ареала (типичные и арктические тундры), размер приплода в составе маточных стад 15.4%, или 41.6 телят на 100 взрослых самок. В миграционных потоках доля телят (визуальная

идентификация по фотографиям) в половозрастной структуре стад от 4.7 до 27.9% (Бондарь, Колпащиков, 2018). Последний авиационный мониторинг численности популяции летом 2021 г. показал фактическое присутствие ювенальных особей на уровне 8.57%, или 20700 телят (Кочкарев и др., 2021), что по нашей оценке соответствует 15.6 телят на 100 взрослых самок.

Таким образом, все подобные факты однозначно сигнализируют о бесконтрольном превышении оптимальной интенсивности промысла, поскольку налицо постепенное уменьшение “урожая” (Базыкин, 1985). Демографическое моделирование уравнением прямолинейного тренда данной половозрастной группы (телята-сеголетки) на временном отрезке 1990–2021 гг. дало отрицательное расчетное значение линейного уравнения регрессии в пределах $y = -21.4x + 175.51$ тыс. ($R^2 = 0.944$, $\bar{A} = 2.9\%$, $r = 0.98$, $p < 0.01$) (рис. 3), тогда как в советский период плано-административного использования ресурсов таймырской популяции линейный тренд численности телят-сеголетков за 1975–1990 гг. выражался положительным значением уравнения прогноза: $y = 5.16x + 73.88$ тыс. ($R^2 = 0.84$, $\bar{A} = 5.76\%$, $r = 0.24$, $p < 0.05$). Максимальный “урожай” этой половозрастной группы достигал 142.5 тыс. телят (июль 1988 г.) (Колпащиков, 2000).

Вместе с тем сокращение приплода у таймырских диких оленей Бондарь и Колпащиков (2019) связывают не только с истребительным характером современного промысла, но и с глобальными

климатическими изменениями, затронувшими и высокие широты, что приводит к раннему вскрытию рек и массовому отходу новорожденных при переправах через водные преграды. Так, на севере Аляски дата таяния снегового покрова в последние десятилетия сдвинулась по наблюдениям в сравнении с 1960 годами на восемь дней (Stone et al., 2002). Более того, большая часть территории Арктики из-за постоянного переноса тепла и влаги из низких широт подвергается ежегодному прогреванию (Замолотчиков и др., 1996; Павлов, Ананьева, 2004; Макеев и др., 2014). Наиболее заметные климатические изменения затронули Субарктику (Павлов, 2002). Так, в весеннюю откопку 2018 г. смертность телят в бассейне р. Хатанга (Хета) варьировала, по наблюдениям Бондаря и Колпащикова (2019), от 7.2 до 26%.

Например, по устному сообщению А.С. Николаичука, при обследовании береговых участков рек Хатанга и Хета в весеннюю миграцию 2017 г. от поселка Хатанга до поселка Катырык (300 км) им было обнаружено 40 павших телят диких оленей, т.е. один погибший теленок приходился на 7.5 км реки. Очевидно, аналогичные ситуации характерны и для других частей обширного ареала таймырской популяции. Таким образом, какое-то количество стельных важенок не успевает дойти до традиционных районов отела на полуострове, приносит потомство южнее (северные отроги Анабарского плато, плато Путорана, юг Таймырской низменности) (Бондарь, Колпащиков, 2018) и мигрирует на север южных субарктических и типичных тундр с неокрепшим еще приплодом. В этом контексте целесообразно признать, что действительно значительная часть ювенального потомства оленей ежегодно погибает при частых переправах на реках Дудыпта, Верхняя Таймыра, Пясины и других многочисленных водоемах полуострова, а также элиминируется хищниками, через территориальные участки которых проходят пути весенней миграции маточных стад. К примеру, из наблюдений в северном (NAP) и южном (SAP) стадах карибу полуострова Аляска в 1998 г. (Sellers et al., 2003) из 39 новорожденных телят, помеченных радиощейниками, к 30 сентября выжило 49.5% (смертность 50.5%). В следующем 1999 г. из 49 телят в стаде SAP к концу июня погибло 45%, а к концу августа в результате хищничества гризли и волков смертность новорожденных телят достигла 66%. Наиболее высокая смертность 61% у карибу стада SAP отмечена, главным образом, среди поздно родившихся телят, т.е. после 18 июня (Sellers et al., 2003).

Влияние на снижение уровня плодовитости самок, возможно, оказывает «процветающая» на весенних миграционных путях таймырской популяции браконьерская срезка пантов у части быков-производителей. В результате этого

высокранговые животные лишаются преимуществ в установлении иерархии в борьбе за самок в период спаривания. По нашим данным, присутствие таких травмированных быков среди быков репродуктивного возраста составляет 23.4% (Шапкин и др., 2022). Впрочем, какая-то часть таких пострадавших самцов диких оленей может все-таки участвовать в гоне. По устному сообщению охотпользователя Ивана Степанова, ему довелось наблюдать однажды гарем самок, сопровождавшийся подобным травмированным быком в районе оз. Собачье (Северное). Статистическая проверка этой гипотезы критерием λ (лямбда) Колмогорова и Смирнова (Плохинский, 1970; Песенко, 1982; Заг, 2010) на достоверность различий между эмпирической численностью половозрелых самок в таймырской популяции и поголовьем учтенных телят, а мы выполнили три варианта расчетов по материалам учетов 1966–1990 гг., 1990–2021 гг. и 1966–2021 гг., что показало следующее. Для временного ряда 1966–1990 гг. $\lambda = 1.62 < \lambda_{\text{порог}} = 1.63$ при $P = 0.01$; для временного ряда 1990–2021 гг. $\lambda = 4.75$ и $4.75 > 1.95$ при $p < 0.001$ и для общего временного ряда 1966–2021 гг. $\lambda = 3.75$ и $3.75 > 1.95$ при $p < 0.001$. Таким образом, различия между численностью взрослых самок и численностью рожденных телят диких северных оленей в высшей степени достоверны: в двух последних вариантах значения λ превысили стандартные значения. Это не дает принять нуль-гипотезу об отсутствии различий между сравниваемыми распределениями. Лишь на отрезке репродуктивных циклов 1966–1990 гг. нуль-гипотеза не отвергается и отсутствие различий между сравниваемыми распределениями не противоречит полученным данным: такая численность взрослых самок в таймырской популяции вполне могла приносить такое количество телят.

Вместе с тем последние авиаобследования 2017 г. (Бондарь, Колпащиков, 2018) и 2021 г. (Кочкарев и др., 2021) также подтвердили снижение поголовья взрослых самок в популяции. При этом, на наш взгляд, снизилось и качество проведения этих сложных работ, поскольку тех же взрослых самок исполнители в 2017 г. и летом 2021 г. объединили почему-то с неполовозрелым молодняком 1–2 года. По нашему мнению, этот некорректный прием создал путаницу и неопределенность с численностью этой репродуктивной группы. И непонятно, сколько взрослых самок входят в состав таймырской популяции в настоящее время?

Уравнение прямой регрессии, рассчитанное по временному ряду 1990–2020 гг. с аппроксимацией в этот ряд с 2018 г. минимальных значений численности половозрелых самок из наших интервальных прогнозов (2018 г. – 63.4 тыс., 2019 г. – 57.2 тыс., 2020 г. – 51.0 тыс. самок)

дает теоретический линейный тренд снижения: $y = -21.59x + 252.2$ ($R^2 = 0.73$, $\bar{A} = 5.1\%$, $r = 0.53$, $p < 0.01$) (Отчет НИР..., 2020). В этом случае приплод в 20700 телят в июле 2021 г., установленный в ходе работ, с учетом всей совокупной детской смертности (потенциальная, фактическая) и присутствия яловых самок в стадах, примерно согласуются с расчетной теоретической исходной численностью самок в 51.0 тыс. голов в репродуктивном цикле 2020–2021 гг. (тогда яловость 59.4%). Схожие рекордные показатели яловости среди взрослых самок отмечались в маточных стадах пясинских миграционных потоков в августе–сентябре 2004 г., яловость составила 53.5% (Шапкин, Арсентьева, 2006; Шапкин, 2016).

Точечный прогноз исходной максимальной численности взрослых самок на 2021 г. был определен нами на уровне 132.95 тыс., т.е. поголовье данной половозрастной группы в таймырской популяции снижается, о чем свидетельствует и значимый тренд (Отчет НИР..., 2020). Прогнозируемые показатели яловости среди поголовья взрослых самок, при такой их исходной численности, оказываются на максимальном уровне, т.е. 84.43%. Таким образом, эти значения для 2020 г., полученные нами с привлечением математического аппарата, полностью совпали с объединенной предпромысловой численностью взрослых самок и молодняка 1–2 года, которую привели на следующий год по итогам выполненных работ исполнители авиаучета (Кочкарев и др., 2021), а именно – 132.9 тыс. самок и молодняка (55.0% от общей численности популяции).

С другой стороны, исходя из биологических законов, изменения в природной популяции представляют собой колебательные процессы около каких-то средних величин (Уильямсон, 1975). Поэтому среднее поголовье размножавшихся самок за период 1990–2017 гг., т.е. самок с телятами, условно можно принять в 101.68 тыс. важенок. Далее определение предположительной численности взрослых важенок строилось из среднего показателя данной половозрастной группы в популяции за период проведения авиаучетов 1966–2014 гг. ($n = 19$). Многолетние колебания доли этой половозрастной группы за обозначенное время мониторинга составили: $\lim 30.0–52.6\%$, соответственно среднее значение соотношений изменчивости вариационного ряда определено в $37.3 \pm 1.15\%$. Взрослые самки в таймырской популяции летом 2017 г. теоретически составляли 143.8 тыс. особей (молодняк обоего пола 1–2 года 109.1 тыс.). К лету 2021 г. поголовье взрослых самок в популяции предположительно сократилось до 90.2 тыс. голов. Вместе с молодняком 1–2 года эта группа животных, по материалам авиамониторинга, включала

132.9 тыс. особей (Кочкарев и др., 2021), или 55.0% поголовья таймырской популяции.

Таким образом, репродуктивный потенциал таймырской популяции дикого северного оленя летом 2021 г. создавали, возможно, 90.2 тыс. половозрелых самок и 42.7 тыс. молодых самцов и самок в возрасте 1–2 года. При выявленном приплоде в 20700 телят общие показатели яловости в популяции из данной расчетной теоретической численности взрослых самок оказываются 77% (77.1). Впрочем, действительные показатели яловости были, конечно, меньше, ибо в период проведения авиаучета на итоговые расчеты признака повлияли важенки, находившиеся в состоянии репродуктивной паузы; самки, потерявшие эмбрионы, плоды в период беременности; самки, оставшиеся без потомства. В сопоставлении же с суммарной численностью репродуктивного ядра таймырской популяции в 1987–1990 гг. в 189.9–187.5 тыс. голов нынешнее расчетное количество взрослых самок в 90.2 тыс. свидетельствует о снижении воспроизводственного потенциала данной промысловой популяции в два раза.

Таким образом, из-за бесконтрольного промысла мы подходим опять к мерам 1956 г., когда Правительство СССР было вынуждено принять Постановление об охране диких северных оленей и ввело полный запрет на их добычу (Забродин, 1979). До 1967 г. охота на дикого оленя в регионе разрешалась в размере 5–7 тыс. голов только коренному населению (Павлов, 1983). Вероятно, и в настоящее время для сохранения репродуктивного потенциала и хозяйственного значения таймырской популяции рано или поздно федеральным властям придется принимать аналогичное природоохранное решение.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Оптимальным уровнем размножения, который необходим для устойчивого поддержания стабильной численности кочующей в пространстве таймырской популяции и который уравновешивал бы годовую убыль, можно считать средние показатели потенциальной плодовитости в локальных миграционных потоках животных в пределах 0.412 самки на одну половозрелую самку. Такие показатели были зафиксированы в конце 80-х годах XX столетия при верхнем пороге численности популяции в 625 тыс. Численность взрослых самок в тот период достигала 187.5 тыс. особей, или 30% от общего поголовья (Колпашиков, 2000). В июле 1990 г. показатели размножения после отела равнялись 75.31 теленка на 100 половозрелых самок. Основное пополнение популяции (телята обоего пола) давали 3–5-летние возрастные группы – 67.2%,

на средневозрастных животных 6–7-лет приходилось 18.9%, на старшие группы самок 8–9-лет – 7.3%, на группу самок 10 лет и старше – 4.8%.

В репродуктивных циклах 1995–1998 гг. основное воспроизводство по-прежнему поддерживалось поголовьем самок от 3 до 5-лет: 56.9%, на когорты 6–7-летних самок пришлось 24.3% потенциального пополнения, самки старших возрастов 8–9-лет давали 13.8% потенциальной репродукции, а за самками предельных когорт от 10-лет и старше числилось 0.86% потенциального пополнения популяции. Размножение таймырской популяции обеспечивали 145.8 тыс. половозрелых самок (Шапкин, 2014).

В репродуктивные циклы 1998–2006 гг. таймырская популяция в целом еще сохраняла положительный воспроизводительный потенциал, но самки отдельных генераций давали меньше потомков. Так, на самок 3–5-летних групп приходилось уже 45.2% потенциального пополнения стад миграционных потоков популяции, ниже, чем в периоды с 1995–1998 гг. и 1987–1990 гг. Группы 6–7-летних животных практически сохранили те же репродуктивные способности: их уровень пополнения популяции – 25.2%. Близким оказался в репродукции на этом этапе и вклад самок 8–9-лет: на них пришлось 14.07% пополнения и существенно выросла потенциальная репродукция поколений самок предельных возрастов от 10-лет и старше – 11.11%. Средние показатели реализованного размножения (август–октябрь) в период 2002–2007 гг. 59.03 теленка (самцы, самки) на 100 взрослых самок (lim 49–76) (Шапкин, 2016; Шапкин, Суханова, 2021).

Для жизненных циклов 2009–2021 гг. воспроизводство в популяции характеризовалась неустойчивыми показателями воспроизводства, что было обусловлено усилением воздействия неблагоприятных факторов среды, а также возрастающим антропогенным прессом (нелегальный и легальный коммерческий промысел). Увеличению промыслового изъятия способствовала передача Федеральным центром части полномочий (в том числе и управление биологическими ресурсами) регионам РФ (№ 258-ФЗ от 29 декабря 2006 г.). Так, на территории Красноярского края с 25.09.2008 г. действует Постановление краевого Правительства № 103-п «Об установлении лимитов использования объектов животного мира для удовлетворения личных нужд». Согласно этому Постановлению, представителям из числа коренных малочисленных народов Севера, проживающих в местах традиционного природопользования и ведущих традиционный (кочевой) образ жизни, разрешено добывать на питание 8 диких северных оленей (Шапкин, Забелин, 2017). По сути, это узаконенное на региональном уровне легальное браконьерство. Начиналось оно

с 3 оленей, затем планку довели до 5, теперь это уже 8 голов. Правом такой охоты на 10 февраля 2017 г. обладали 812 человек, на сентябрь 2020 г. 1003 человека (данные Службы по охране, контролю и регулированию использования объектов животного мира и среды их обитания Красноярского края. На 31 декабря 2023 г. на Таймыре и в северной части Эвенкийского района добывать диких оленей круглогодично без разрешений имели право уже 2355 человек (Письмо № 86-02200 от 14.02.2024 МПРЛК Красноярского края).

Между тем исполнителями учетных работ 2014, 2017 гг. отмечается высокая яловость среди маточного поголовья таймырской популяции (Кочкарев, Бескостов, 2014; Бондарь, Колпашников, 2018), которую они объясняют для половины важенок их низкими репродуктивными способностями. Однако наша гипотеза – репродуктивное ядро популяции не обладает в данное время стабильным возрастным распределением, ибо численность половозрелых самок в группировках сократилась, а пополнение уменьшилось. Согласно результатам выполненного нами анализа, основной «урожай» стадам приносят многочисленные 3–5-летние самки. Сейчас их присутствие в миграционных потоках таймырской популяции сократилось, причем и потери того же потомства среди молодых самок по исследованиям Филонова (1993) и нашим (Шапкин, 2016; Шапкин, Суханова, 2021) оказываются выше, чем у самок старшего возраста. Маточное поголовье самок таймырской популяции дикого северного оленя летом 2021 г. предположительно по расчетам состояло из 90.2 тыс. разновозрастных особей, молодняк 1–2 года из 42.7 тыс. самцов и самок, что, конечно же, повышает уязвимость таймырской популяции от воздействия истребительного промысла. Репродуктивные возможности таймырской популяции в настоящее время уменьшились, а пополнение не компенсирует гибель животных во всех возрастных группах. Также мы предполагаем, что таймырская популяция на данное время не имеет стабильную возрастную структуру.

Таким образом, таймырская популяция дикого северного оленя в настоящее время не обладает тем биологическим потенциалом при реализации размножения, которым располагала в 1987–1990 гг. В пересчете родившихся телят на 100 взрослых самок, снижение пополнения в 2021 г. составило к биологическим циклам 1987–1990 гг. 79.3%, к лету 2003 г. 71.2%, к 2009 г. 73.6%. В других значениях сокращение пополнения в таймырской популяции относительно 1987–1990 гг. для временного отрезка было в 2003 г. в 1.2 раза, для 2009 г. в 1.6 раза, летом 2014 г. уже в 2.6 раза, к лету 2017 г. в 2.4 раза, к лету 2021 г. величина приплода сократилась в 6.8 раз. Численность же исходного

поголовья половозрелых самок сократилась вдвое. Современный неконтролируемый промысел (рыночная модель эксплуатации) вместе с комплексом факторов внешней среды препятствуют подъему численности таймырской популяции до экологической “емкости угодий” и, напротив, подводит к постепенной потере этой природной популяции как стратегического продовольственного ресурса севера Средней Сибири. По решению Межведомственной рабочей группы по сохранению дикого северного оленя от 15.12.2021 г. совместно с охотничьим советом Красноярского края от 11.03.2022 г. лимит добычи таймырских тундровых диких оленей снижен до 2.5%, а размер допустимой квоты добычи в охотсезоне 2022–2023 гг. для охотпользователей Таймыра установлен в пределах 3125 голов (www.ohotnadzor24.ru).

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаю товарищескую признательность коллегам по научной деятельности в НИИСХ Крайнего Севера в 1987–2012 гг. — зав. отделом биологических ресурсов Л.А. Колпащикову, Я.И. Кокореву, А.Ф. Арсентьевой, Т.П. Базелянской, А.Л. Колесникову, С.В. Алабугину, В.В. Гончарову, а также сотрудникам НИИСХ и экологии Арктики 2017–2023 гг. А.А. Кайзеру, Р.Г. Ивановой, О.К. Сергеевой и Л.С. Виркшене. Отдельную благодарность приношу Н.С. Сухановой, научному сотруднику отдела Экологии животных ФГБНУ ВНИИОЗ им. проф. Б.М. Житкова, которая оказала неоценимую помощь в обработке промысловых сборов таймырских диких северных оленей 2007 г.

Также приношу дань человеческой памяти руководителю Таймырского территориального отдела Службы по охране, контролю и регулированию использования объектов животного мира и среды их обитания МПР Красноярского края в 2008–2019 гг. [\[А.С. Николайчуку\]](#).

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счет средств бюджета Научно-исследовательского института сельского хозяйства и экологии Арктики в рамках темы Государственного задания НИИСХ и ЭА ФКНЦ СО РАН “Оценка состояния компонентов природных комплексов Норило-Пясинской экосистемы в условиях техногенного загрязнения” (2 этап). Номер проекта в ИСГЗ FWES-2022-0008, Рег. № НИОКТР 122022600041-8.

Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Сбор научных материалов проводился в районах традиционной промысловой охоты в календарные

сроки промысла мигрирующих стад таймырского тундрового дикого оленя от добытых промысловиками животных по утвержденным советским (1987–1990 гг.) и постсоветским планам НИР 1996–1998, 1999–2007 гг. мониторинга численности таймырской популяции дикого северного оленя.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Балинова В.С.*, 2004. Статистика в вопросах и ответах: Учебное пособие. М.: Издательство Проспект. 344 с.
- Бабичева И.В., Болдовская Т.Е.*, 2010. Справочник по математике (в формулах, таблицах, рисунках). Редактор Т.И. Кукина. Омск: Издательство Сибирской государственной автомобильно-дорожной академии. 148 с.
- Базыкин А.Д.*, 1985. Математическая биофизика взаимодействующих популяций. М.: Наука. 181 с.
- Большаков В.Н., Кубанцев Б.С.*, 1984. Половая структура популяций млекопитающих и ее динамика. М.: Наука. 233 с.
- Бондарь М.Г., Колпащиков Л.А.*, 2018. Оценка численности и летнее размещение таймырской популяции диких северных оленей в 2017 году // Научные труды Федерального государственного бюджетного учреждения «Объединенная дирекция заповедников Таймыра». Норильск: Изд-во «Апекс». 2 вып. С. 29–45.
- Бондарь М.Г., Колпащиков Л.А.*, 2019. Таймырская популяция дикого северного оленя в изменяющихся условиях среды обитания // Научный вестник Арктики. № 6. Норильск: редакционно-издательский центр ФГБОУВО “НГИИ”. С. 8–15.
- Гудман Д.*, 1983. Демографический подход к жестко управляемым популяциям // Сб. науч. трудов. Биология охраны природы. М.: Мир. С. 198–224.
- Забродин В.А.*, 1979. Хозяйственное освоение и охрана диких северных оленей тундровых популяций // Проблемы охраны и хозяйственного использования ресурсов диких животных Енисейского Севера. Научные труды. Т. 26. Новосибирск: редакционно-полиграфическое объединение СО ВАСХНИЛ. С. 5–10.
- Замолодчиков Д.Г., Карелин Д.В., Иващенко А.И.*, 1996. Углеродный баланс тундровых ландшафтов Центральной Сибири: наблюдения и моделирование на геоинформационной основе // Журнал общей биологии. Т. 52. № 2. С. 15–34.
- Зырянов В.А.*, 1974. К размножению *Rangifer tarandus* L. таймырской популяции // Первый Международный конгресс по млекопитающим. 6–12 июня. Т. 1. М.: ВИНТИ. С. 229–230.

- Клевезаль Г.А., Клейненберг С.Е.*, 1967. Определение возраста млекопитающих по слоистым структурам зубов и кости. М.: Наука. 144 с.
- Коли Г.*, 1979. Анализ популяций позвоночных. Пер. с англ. М.: Мир. 362 с.
- Колпащиков Л.А.*, 2000. Таймырская популяция дикого северного оленя: Биологические основы управления и устойчивого использования ресурсов. Дис. ... докт. биол. наук: 11.00.11. Норильск. 379 с.
- Колпащиков Л.А., Павлов Б.М.*, 2001. Плодовитость самок диких северных оленей // Научное обеспечение рационального природопользования Енисейского Севера. Сборник научных трудов. Новосибирск. С. 55–65.
- Колпащиков Л.А., Кокорев Я.И., Колесников А.Л., Алабугин С.В., Шапкин А.М.*, 2002. Состояние промысла и технологии добычи диких оленей на Таймыре // Вопросы экологии традиционного природопользования на Крайнем Севере. Сборник научных трудов. Новосибирск. С. 43–53.
- Колпащиков Л.А., Кокорев Я.И., Якушкин Г.Д., Колесников А.Л., Шапкин А.М., Шилин Б.В., Михайлов В.В.*, 2008. Временные методические рекомендации по авиаучету численности диких северных оленей на Таймыре с использованием тепловизора и цифровой аэрофотосъемочной аппаратуры. Норильск. 21 с.
- Кочкарев П.В., Бескостов И.Ю.*, 2014. Окончательный отчет по мероприятию «Проведение работ по оценке состояния и территориального размещения таймырской популяции дикого северного оленя / ФГБУ «Государственный заповедник Центральносибирский». Государственный контракт № 314/13 от 06.03.2014. Бор. 67 с.
- Кочкарев П.В., Колпащиков Л.А., Савченко П.А. и др.*, 2021. Отчет по мониторингу состояния и территориального размещения таймырской популяции дикого северного оленя. (АВИАУЧЕТ таймырской популяции 2021 г.). ФГБУ «Государственный природный биосферный заповедник «Центральносибирский». Библиогр. С. 78–80. Государственный контракт от 01.03.2021 года № Ф.2021.000044, заключенный с Министерством экологии и рационального природопользования Красноярского края. Бор. 81 с.
- Макеев В.М., Клоков К.Б., Колпащиков Л.А., Михайлов В.В.*, 2014. Северный олень в условиях изменяющегося климата. СПб.: Лемма. 244 с.
- Мичурин Л.Н.*, 1964. Дикий северный олень Таймырского полуострова и рациональное использование его запасов. Дис. ... канд. биол. наук. Норильск. 227 с.
- Отчет НИР0356–2019–0033, 2020. «Основы создания системы рационального природопользования для социально-экономического развития АПК Арктической зоны» (промежуточный). Направление X «Зоотехния» (Дикий северный олень). Норильск. С. 141–158. Рег. № НИОКТР ААА-А-А19–119011500353. Рег. № ИКРБС.
- Павлов Б.М., Савельев В.Д., Якушкин Г.Д., Зырянов В.А.*, 1971. Экологическая структура популяции диких северных оленей Таймыра // Экология. № 1. С. 49–56.
- Павлов Б.М., Куксов В.А., Савельев В.Д.*, 1976. Рациональное использование ресурсов диких северных оленей таймырской популяции (методические рекомендации). Новосибирск: Редакционно-издательский центр СО ВАСХНИЛ. 40 с.
- Павлов Б.М.*, 1976. Популяционные адаптации диких северных оленей Таймыра // Дикий северный олень. Бюллетень научно-технической информации. Норильск. С. 61–63.
- Павлов Б.М., Боржонов Б.Б.*, 1981. Особенности летнего размещения и оценка численности диких северных оленей таймырской популяции // Экология и хозяйственное использование наземной фауны Енисейского Севера. Новосибирск. С. 13–21.
- Павлов Б.М., Зырянов В.А.*, 1981. Роль промысла в регулировании качественного состава популяции диких оленей Таймыра // Ресурсы диких северных оленей Енисейского Севера и их использование. Новосибирск. С. 8–12.
- Павлов Б.М.*, 1983. Промысловое оленеводство – важный резерв производства мяса // Вестник сельскохозяйственной науки. № 3. С. 119–121.
- Павлов Б.М., Арсентьева Н.Ф., Боржонов Б.Б., Дорогов В.Ф., Куксов В.А.*, 1985. Демографическая структура таймырской популяции диких северных оленей // Экология, охрана и хозяйственное использование диких северных оленей. Отв. ред. А.И. Соломаха. ВАСХНИЛ. Сиб. отд-ние. Новосибирск. С. 71–80.
- Павлов А.В.*, 2002. Вековые аномалии температур воздуха на Севере России // Криосфера Земли. Т. VI. № 2. С. 75–81.
- Павлов А.В., Ананьева Г.В.*, 2004. Оценка современных изменений температуры воздуха на территории криолитозоны России // Криосфера Земли. Т. VIII. № 2. С. 3–9.
- Песенко Ю.А.*, 1982. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука. 288 с.
- Пианка Э.*, 1981. Эволюционная экология. Пер. с англ. М.: Мир. 400 с.
- Плохинский Н.А.*, 1970. Биометрия. М.: Издательство Московского Университета. 368 с.
- Северцов С.А.*, 1935. К познанию экологии размножения // Зоологический журнал. Т. 14. Вып. 2. С. 371–396.
- Соколов А.А.*, 1999. Ретроспективная оценка по костным остаткам состояния популяций северных оленей (*Rangifer tarandus* L., 1758) из районов с разным уровнем радиационного загрязнения.

- Автореф. дис. ... канд. биол. наук. 03.00.08. Москва. 27 с.
- Уильямсон М., 1975. Анализ биологических популяций. М.: Мир. 272 с.
- Филонов К. П., 1989. Копытные животные и крупные хищники на заповедных территориях. М.: Наука. 256 с.
- Филонов К. П., 1993. Оценка состояния популяции оленей. М.: Наука. 272 с.
- Шапкин А. М., Арсентьева Н. Ф., 2006. Плодовитость самок диких северных оленей на Западном Таймыре // Биологические ресурсы Крайнего Севера: современное состояние и проблемы использования. Новосибирск. С. 77–88.
- Шапкин А. М., 2010. Показатели стадности и прироста среди группировок диких северных оленей Таймыра летом 2009 г. // Биологические ресурсы Крайнего Севера: изучение и использование. СПб.: Редакционно-издательский центр ГУАП. С. 247–259.
- Шапкин А. М., 2012. Мониторинг основных группировок дикого северного оленя (*Rangifer tarandus* L.) в экосистеме Западного Таймыра. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Красноярский государственный аграрный университет. 23 с.
- Шапкин А. М., 2014. К вопросу о численности таймырской популяции *Rangifer tarandus* L. и о сложившихся методах управления ее ресурсами // Современные проблемы охотничьего хозяйства Казахстана и сопредельных стран (Материалы науч. – практ. конф. Алматы 11–12 марта 2014). Алматы. С. 327–334.
- Шапкин А. М., 2016. Анализ плодовитости самок таймырской популяции дикого северного оленя (*Rangifer tarandus*) // Зоологический журнал. Т. 95. Вып. 12. С. 1475–1486. DOI: 10.7868/SO044513416120163
- Шапкин А. М., Забелин М. М., 2017. Промысловое оленеводство Таймыра: состояние и перспективы развития // Достижения науки и техники АПК. Т. 31. № 9. С. 39–47.
- Шапкин А. М., Иванова Р. Г., 2018. Оценка емкости среды применительно таймырской популяции дикого северного оленя (*Rangifer tarandus*) // Генетика и разведение животных. № 2. С. 82–90. doi: 10.31043/2410-2733-2018-2-108-116
- Шапкин А. М., Суханова Н. С., 2021. Реализованное размножение таймырских диких северных оленей (*Rangifer tarandus*) пясинских миграционных потоков в репродуктивном цикле 2006–2007 гг. // Зоологический журнал. Т. 100. Вып. 3. С. 344–360. DOI: 10.31857/S0044513421030107
- Шапкин А. М., Иванова Р. Г., Арсентьева Н. Ф., Суханова Н. С., 2021. Возрастное распределение в таймырской популяции дикого северного оленя (*RANGIFER TARANDUS*) в первом десятилетии 21 века // Генетика и разведение животных. № 3. С. 15–21. doi.org/10.31043/2410-2733-2021-2-3-9
- Шапкин А. М., Арсентьева Н. Ф., Суханова Н. С., 2022. О репродуктивном возрасте самцов таймырских диких северных оленей (*Rangifer tarandus*) // Генетика и разведение животных. № 4. С. 98–107. doi.org/10.31043/2410-2733-4-98-107
- Шилов И. А., 2003. Экология. М.: Высшая школа. 512 с.
- Adams L. G., Dale B. W., 1998. Reproductive performance of female Alaskan caribou // J. Wildl. Manage. 62 (4). P. 1184–1195. doi: 10.2307/3801982
- Coulson T., Gaillard J-M., Festa-Bianchet M., 2005. Decomposing the variation in population growth into contributions from multiple demographic rates // Journal of Animal Ecology. V. 74 (4). P. 789–801. DOI: 10.1111/j.1365-2656.2005.00975.x
- Couturier S., Otto R. D., Côte S. D., Luther G., Mahoney S. P., 2010. Body size variations in caribou ecotypes and relationships with demography // J. Wildl. Manage. 74 (3). P. 395–404. doi:10.2193/2008-384
- Gaillard J-M., Festa-Bianchet M., Yoccoz N. G., 1998. Population dynamics of large herbivores: variable recruitment with constant adult survival // Trends Ecol. Evol. V. 13 (2). P. 58–63. DOI: 10.1016/S0169-5347(97)01237-8. PMID:21238201
- Gunn A., Nixon W., 2007–2008. Rangifer Health & Body Condition Monitoring. Manual // Circum Arctic Rangifer Monitoring and Assessment (CARMA) Network. IPY-API International Polar Year Annee polaire internationale. 30.
- Festa-Bianchet M., Jorgenson J. T., Reale D., 2000. Early development, adult mass, and reproductive success in bighorn sheep // Behavioral Ecology. V. 11. P. 633–639.
- Festa-Bianchet M., Ray J. C., Boutin S., Côte S. D., Gunn A., 2011. Conservation of caribou (*Rangifer tarandus*) in Canada: an uncertain future // Canadian Journal of Zoology. V. 89. P. 419–434. Doi: 10.1139/Z11-025
- InterGroup Consultants, 2008. Economic valuation and socio-cultural perspectives of the estimated harvest of the Beverly and Qamanirjuaq caribou herds. Beverly and Qamanirjuaq Caribou Management Board, Winnipeg, Man. Available from [Электронный ресурс]: [http://www.arctic-caribou.com/PDF/Economic_and_Socio_Cultural_Value_of_Bev+Qam_Caribou_01_May_08_\(15.02.22\)](http://www.arctic-caribou.com/PDF/Economic_and_Socio_Cultural_Value_of_Bev+Qam_Caribou_01_May_08_(15.02.22)).
- Sand H., 1996. Live history patterns in female moose (*Alces alces*): the relationship between age, body size, fecundity and environmental conditions // Oecologia. 106. P. 212–220.
- Sellers R. A., Valkenburg P., Squibb R. C., Dale B. W., Zarnke R. L., 2003. Natality and calf mortality of

- the Northern Alaska Peninsula and Southern Alaska Peninsula caribou herds // *Rangifer Spec. Issue*. V. 60. P. 161–166.
- Stone R. S., Dutton E. G., Harris J. M., Longenecker D., 2002. Earlier spring snowmelt in northern Alaska as an indicator of climate change // *Journal of Geophysical Research-Atmospheres*. V. 107. P. 1–15.
- Zar J. H., 2010. *Biostatistical analysis*. Northern Illinois University, New Jersey. 944 p.
- www.ohotnadzor24.ru 2022. Проект квот добычи тундрового дикого северного оленя на территории Красноярского края в период с 1 августа 2022 года до 1 августа 2023 года. 5 с.

REPRODUCTIVE POTENTIAL OF THE TAIMYR WILD REINDEER (*RANGIFER TARANDUS*) IN 1987–2021

A. M. Shapkin*

Research Institute of the Agriculture and Ecology of the Arctic, Norilsk, 663302 Russia

**-mail: anatoliy-shapkin@rambler.ru*

Results of a study on the reproductive potential of the Taimyr wild deer in the 1987–2021 are presented. The material for the population analysis was formed by empirical samples of altogether 3695 females 2 to 17 years old each and the initial data from aerial surveys of the Taimyr population. The potential fecundity of the species in this part of the circumpolar distribution range (northern Central Siberia) in 1987–1990 averaged 0.412 ± 0.015 female fetuses per mature female. The potential fecundity, both male and female fetuses, totaled 82.4 fetuses per 100 adult females. The realized reproduction of the population in July 1988 amounted to 75.08 calves, vs 75.31 calves per 100 mature females in July 1990. Hence the infant mortality before calving for that monitoring period was 8.6–8.9%. Given the controlled use of the population resources in 1966–1990 (Soviet period), the linear regression equation for adult females was $y = 4.6704x + 140.08$ thousand ($R^2 = 0.5342$, $\bar{A} = 5.2\%$), the linear trend in the numbers of underyearling calves in the period 1975–1990 being $y = 5.15x + 73.9$ thousand ($R^2 = 0.84$, $\bar{A} = 2.76\%$, $r = 0.24$, $p < 0.05$). The maximum “yield” of 142.5 thousand calves was noted for the Taimyr population in the summer of 1988. The potential fecundity of the Taimyr deer decreased in 1996–1998 and amounted to 0.339 ± 0.0362 female fetuses per adult female, vs 0.379 ± 0.0013 in 1999–2006, the realized fecundity in the postnatal period in 2002–2007 was found to be 0.295 ± 0.009 females per adult female, or 59.03 calves (males + females) per 100 adult females; this can be interpreted as elimination from spring to autumn of more than 16 calves per 100 adult females (mortality rate 21.3%). Using a linear regression for the 32-year interval between 1990 and 2021, the numbers of adult deer females dropped to $y = -14.36x + 231.14$ thousand ($R^2 = 0.48$, $\bar{A} = 2.4$, $r_{xy} = 0.89$, $p < 0.01$ ($t_p = 4.36$, $p < 0.01$)). The predicted abundance of adult females based on a completed point forecast for the summer of 2022 is estimated at 116.23 thousand heads, vs 101.86 thousand for the summer of 2023. The trend equation for the juvenile group of Taimyr deer showed the following quantitative characteristics in the 1990–2021 interval: $y = -21.35x + 175.51$ thousand ($R^2 = 0.95$, $\bar{A} = 2.9$, $r_{xy} = 0.98$, $p < 0.01$ ($t_p = 11.01$, $p < 0.001$)). Changes in the characteristics of the natal group are negative, as the existing rates of reproduction in the population do not balance its decline. There is a clear trend towards a decrease in the biotic potential of the Taimyr population at the current rates of reproduction in its migration flows and a further decline in the productivity of the species in that part of the circumpolar distribution range.

Keywords: Taimyr population, female, potential fertility, realized fertility, barrenness, reproductive cycle, trend equation, juvenile group

УДК 575.2:576.3:599.742.4

БИОМЕХАНИЧЕСКИЕ ПОТЕНЦИАЛЫ КЛЫКА И ХИЩНОГО ЗУБА У ЛИНИЙ АМЕРИКАНСКИХ НОРОК (*NEOGALE VISON SCHREBER 1777*) ПОСЛЕ ИХ СЕЛЕКЦИИ ПО ПРИЗНАКАМ ОБОРОНИТЕЛЬНОГО ПОВЕДЕНИЯ В СРАВНЕНИИ С ПРИРОДНОЙ ПОПУЛЯЦИЕЙ И БЛИЗКИМИ ВИДАМИ

© 2024 г. А. Г. Васильев^{а,*}, И. А. Васильева^а, М. В. Чибиряк^а,
Н. А. Лохнева^а, О. В. Трапезов^{б,с,**}

^аИнститут экологии растений и животных УрО РАН, 8 Марта, 202, Екатеринбург, 620144 Россия

^бФедеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики СО РАН,
пр. акад. Лаврентьева, 10, Новосибирск, 630090 Россия

^сНовосибирский государственный университет, ул. Пирогова 1, Новосибирск, 630090
Россия

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

**e-mail: trapezov@bionet.nsc.ru

Поступила в редакцию 16.01.2024 г.

После доработки 28.02.2024 г.

Принята к публикации 08.03.2024 г.

Выявлены различия между линиями агрессивных и ручных американских норок (*Neogale vison* Schreber 1777), возникшие в итоге селекции по признакам оборонительного поведения (16–17 поколений), по биомеханическим индексам нижней челюсти, характеризующим механические потенциалы клыка и хищного зуба. Результаты согласуются с теорией дестабилизирующего отбора академика Д. К. Беляева: наряду с увеличением изменчивости функций и дестабилизацией исторически сложившейся системы их половых различий (полового диморфизма), у линии ручных норок сформировались новые биомеханические особенности нижней челюсти. Контрольная линия неселектированных норок, не затронутых отбором, напротив, сохранила существенные половые различия по биомеханическим индексам. Различия по биомеханическим показателям между американскими норками из канадской природной популяции и линиями агрессивных и ручных особей выражены слабее, чем между указанными линиями. Выявлены различия между американской норкой, европейской норкой (*Mustela lutreola* L. 1758) и колонком (*M. sibirica* Pallas 1773) по биомеханическим потенциалам клыка и хищного зуба нижней челюсти, отражающим специализацию рода *Neogale* и специфику охотничьего поведения видов. У инвазионного вида – американской норки – преобладает механический потенциал (МР) клыка, а у европейской норки и колонка – МР хищного зуба, что может обеспечить расхождение их трофических ниш и способствовать сохранению автохтонных видов в зонах их симпатрии с *N. vison*.

Ключевые слова: норка, колонок, нижняя челюсть, сила укуса, изменчивость, domestикация

DOI: 10.31857/S0044513424070074, **EDN:** ufjqcw

Феномен domestикации издавна представляет интерес для исследователей, особенно после публикации труда Ч. Дарвина (Darwin, 1868). Проблема возникновения быстрого селективного отклика на отбор по признакам оборонительного поведения животных тесно связана с проблемой становления морфогенетических эффектов domestикации (Беляев, 1979; Велуаев, 1979; Трут, 1981; Трапезов, 1987; Беляев, Трут, 1989; Kaiser et al.,

2015; Singh et al., 2017). Согласно полученным данным (Трапезов, 2012; Singh et al., 2017; Трут и др., 2021), скорость процессов морфогенетической перестройки, выявленная при domestикации у пород собак, серебристо-черных лисиц, американских норок, серых крыс и других объектов, как правило, высока. Выявленная за историческое время на примере пород собак морфологическая дифференциация превысила уровни морфологического

разнообразия не только их предковых форм (волк, койот и шакал), но была сопоставима с разнообразием основных представителей всего отряда хищных млекопитающих (Drake, Klingenberg, 2010). Морфометрические различия между линиями ручных и агрессивных американских норок проявляются уже после нескольких поколений отбора по признакам оборонительного поведения (Харламова и др., 2000). Такие быстрые преобразования доместифицированных видов, вероятно, не могут быть обусловлены исключительно селекцией влияющих на процессы морфогенеза случайных мутаций генома (Kukekova et al., 2018). Во-первых, у разных видов при селекции наблюдаются часто сходные морфогенетические изменения (Wilkins et al., 2014; Singh et al., 2017; Lord et al., 2020), а, во-вторых, размах направленных морфологических изменений за такое короткое время (число поколений) оказывается слишком большим.

Можно предполагать, что альтернативным вероятным фактором ускорения селективного отклика могут быть морфогенетические процессы, инициированные стресс-индуцированными эпигенетическими изменениями (метилирование ДНК, транспозиции мобильных элементов генома и др.), ведущая роль которых в микроэволюционных процессах все шире обсуждается в последнее десятилетие (Jablonka, Raz, 2009; Burggren, 2016; Donelan et al., 2020). Такой механизм быстрых генетических, эпигенетических, морфогенетических и этологических перестроек экспериментальных животных хорошо согласуется с идеей дестабилизирующего отбора, предложенной академиком Беляевым (Беляев, 1979; Belyaev, 1979; Беляев, Трут, 1989). Данный механизм позволяет дополнить теорию дестабилизирующего отбора новыми молекулярно-генетическими данными (Kukekova et al., 2018; Трут и др., 2021) и эпигенетическими представлениями (Jensen, 2013; Burggren, 2016; Bošković, Rando, 2018) о природе данного феномена.

Ранее на экспериментальной звероферме Института цитологии и генетики СО РАН в итоге селекции по признакам оборонительного поведения были получены линии агрессивных и ручных американских норок. При их дальнейшем морфометрическом сравнении (Харламова и др., 2000) остались практически неизученными биомеханические характеристики нижней челюсти, связанные с силой укуса (bite force) и охотничьим поведением животных. Представляет интерес сравнить эти характеристики клеточных американских норок с таковыми у природных представителей вида, а также других видов кунных (Carnivora, Mustelidae).

При сравнении линий американской норки осталось неясным как изменение формы нижней челюсти после экспериментальной

“доместикации” норки сопряжено с ее биомеханическим функционированием? Еще один неизученный аспект – возрастает ли механический потенциал, пропорциональный “силе укуса” (bite force) животных, после селекции в линии агрессивных норок и снижается ли этот потенциал у ручных особей? Важно также оценить, повлияла ли направленная селекция на функциональные половые различия мандибул у представителей разных линий? Достигает ли уровень достигнутых функциональных мандибулярных различий между линиями агрессивных и ручных норок уровня половых различий? Проявляются ли различия в биомеханическом потенциале мандибул у инвазионного вида – американской норки и близких к ней европейских автохтонных видов-конкурентов? Поэтому представляло интерес провести дополнительные исследования, используя новый материал по американской норке, полученный после 16–17 поколений селекции.

В этой связи отметим, что в ряде публикаций представлены подходы к прямой и косвенной оценке силы укуса и усилий, приходящихся на зубы (резцы, клыки, моляры) разных видов млекопитающих. Эти подходы предусматривают использование разных мандибулярных функциональных индексов (Christiansen, 2008; Blanco et al., 2011; Anderson et al., 2014; Cornett et al., 2015; Васильев и др., 2016; Gálvez-López, Cox, 2022). Поэтому представляет несомненный интерес оценить также биомеханические особенности нижней челюсти экспериментальных линий американской норки, связанные с селективным процессом по признакам оборонительного поведения.

Цель работы – сравнительная оценка биомеханики питания и механического потенциала в области клыка (с) и хищного зуба (m1) американских норок на основе морфофункциональных мандибулярных индексов нижней челюсти самцов и самок линий агрессивных и ручных животных, полученных в итоге селекции по признакам оборонительного поведения. Особый интерес представляло сравнить их показатели с характеристиками неселектированных норок и особей природных популяций вида из Канады, а также близких видов кунных – европейской норки (*Mustela lutreola* L. 1758) и колонка (*M. sibirica* Pallas 1773).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Использован коллекционный краниологический материал по двум линиям агрессивных (самцы 69, самки 51) и ручных (самцы 30, самки 31) особей американской норки, полученным в итоге 16–17 поколений селекции по признакам оборонительного поведения на экспериментальной

звероферме при Институте цитологии и генетики СО РАН под руководством О. В. Трапезова (1987, 2012). В качестве условного контроля для сравнения с экспериментальными линиями использовали неселектированных норков (самцы 142, самки 113), которые параллельно с ними содержались на звероферме. Все животные представлены сходными по возрасту (7 мес.) сеголетками и получены течением одного сезона (в ноябре). Дополнительно для сравнения изучены музейные выборки мандибул самцов природной популяции американской норки из провинции Альберта в Канаде (1933 г.) 16 экз. (возраст от 1+ до 3+) и двух выборок относительно близких видов куньих (Carnivora, Mustelidae) из Музея Института экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург: европейская норка 7 экз. и колонок 10 экз.

Объекты исследования – ветви нижней челюсти (цифровые фото) американских норков (и близких видов) с буккальной стороны (рис. 1), которая является частью кормодобывающих органов и участвует как в первичной биомеханике захвата добычи во время охоты, так и в обработке этой добычи в процессе питания. При работе с изображениями частично применили методы геометрической морфометрии (Rohlf, Slice, 1990; Павлинов, Микешина, 2002; Zelditch et al., 2004; Klingenberg, 2011). Изображения получены с помощью фотоаппарата Canon EOS6000, установленного на штативе, при разрешении 1809 x 1179 пикселей. На фотографиях в программах tpsUtil и tpsDig2 (Rohlf, 2017, 2017a) разместили 23 гомологичные ландмарки (landmarks – LM), а также 8 полуландмарок (semi-landmarks – SM) и две масштабирующие ландмарки на делениях линейки (см. рис. 1a). С помощью программы CoordGen6f пакета IMP (Zelditch et al., 2004) центроидные размеры – CS (centroid size) представили в миллиметрах.

Схема основных измерений буккальной стороны ветви нижней челюсти американской норки для дальнейшего вычисления четырех мандибулярных индексов, косвенно характеризующих механические потенциалы в области клыка *c* (canine) и первого нижнего моляра *m1* – хищного зуба (carnassial), приведена на рис. 1b. Промеры и указанные их сокращенные наименования (в небольшой модификации) соответствуют промерам, предложенным в работе Гальвеца-Лопеца и Кокса (Gálvez-López, Cox, 2022), взятым: *A* – длина от передней альвеолы клыка (LM 3) до верхнего заднего края мыщелка сочленовного отростка (LM 19) – соответствует промеру “out.c” – внешнее плечо рычага пары сил (out-lever) при биомеханическом анализе; *B* – длина от середины основания первого моляра *m1* (нижнего хищного зуба) LM 13 до точки LM 19 на мыщелке сочленовного

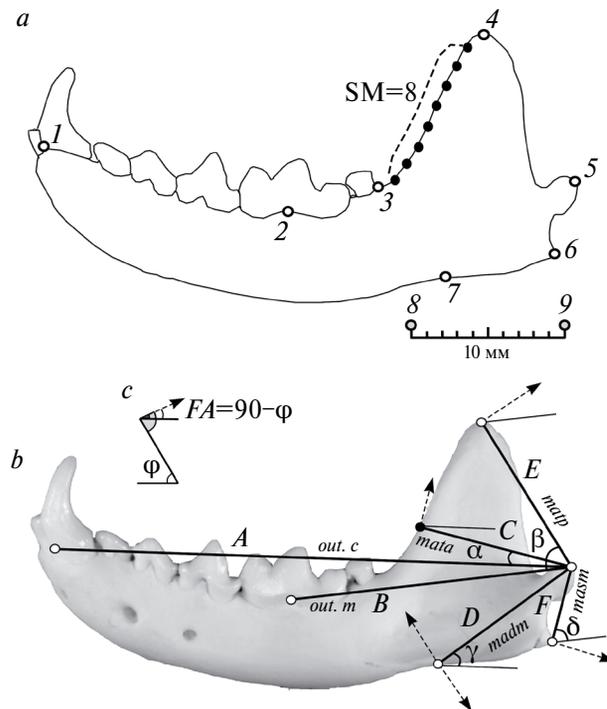


Рис. 1. Схема расположения на буккальной стороне мандибулы американской норки: *a* – ландмарки LM (1–7), полуландмарки SM ($n = 8$) и масштабирующие ландмарки (8, 9); *b* – промеров *A*, *B*, *C*, *D*, *E*, *F* (по: Gálvez-López, Cox, 2022) и углов α , β , γ , δ для вычисления индексов механических потенциалов клыка и хищного зуба (обозначения и пояснения см. в тексте) и *c* – способ вычисления угла направления силы – FA (по: Cornett et al., 2015). Стрелки – направления биомеханических сил внутренних плеч.

отростка – соответствует промеру “out.m” – короткое внешнее плечо рычага; *C* – длина от точки LM 19 до третьей от LM 16 полуландмарки (SM) – соответствует промеру “mata” – оценка механического преимущества за счет переднего височного мускула (mechanical advantage of the m. temporalis anterior); *D* – длина от LM 19 до вентрального края мандибулы в точке LM 22, соответствует промеру “madm” – оценка механического преимущества за счет нижнего (глубокого) массетерного мускула (mechanical advantage of the deep m. masseter); *E* – длина от LM 19 до вершины венечного отростка (LM 17) – соответствует промеру “matp” – оценка механического преимущества за счет заднего височного мускула (mechanical advantage of the m. temporalis posterior); *F* – длина от LM 5 до заднего края углового отростка LM 21 – соответствует промеру “masm” – оценка механического преимущества за счет верхнего массетерного мускула (mechanical advantage of the superficial masseter).

Указанные промеры *A*, *B*, *C*, *D*, *F* и величины углов между ними α , β , γ , δ (рис. 1b) измерили

Таблица 1. Индексы механических потенциалов (MP) клыка и хищного зуба и величины центроидных размеров (CS) мандибулы у сравниваемых линий и канадской природной популяции американской норки, а также у близких видов – европейской норки и колонка

Вид, линия, пол (экз.)	Механические потенциалы (MP) клыка и хищного зуба				Центроидный размер (CS), мм
	MP $_{adm}$ на клык	MP $_{matp}$ на хищный зуб	MP $_{mata}$ на клык	MP $_{asm}$ на хищный зуб	
<i>Neogale vison</i> :					
AM (69)	0.178±0.001	0.539±0.003	0.077±0.001	0.285±0.003	105.25±0.43
AF (51)	0.174±0.002	0.522±0.003	0.076±0.002	0.283±0.003	90.97±0.38
A (120)	0.176±0.001	0.532±0.002	0.076±0.001	0.284±0.002	99.18±0.71
NM (142)	0.173±0.001	0.532±0.002	0.080±0.001	0.270±0.002	104.23±0.30
NF (113)	0.169±0.001	0.528±0.003	0.076±0.001	0.293±0.002	89.88±0.26
N (255)	0.171±0.001	0.530±0.002	0.078±0.001	0.280±0.001	97.87±0.49
TM (30)	0.162±0.002	0.544±0.005	0.088±0.003	0.263±0.004	100.49±0.75
TF (31)	0.159±0.001	0.524±0.005	0.082±0.004	0.271±0.003	86.16±0.52
T (61)	0.160±0.001	0.534±0.004	0.085±0.003	0.267±0.003	93.25±1.03
Can (16)	0.171±0.002	0.548±0.006	0.093±0.003	0.278±0.003	103.53±1.45
<i>M. lutreola</i> (7)	0.155±0.003	0.572±0.008	0.096±0.003	0.269±0.010	90.06±1.94
<i>M. sibirica</i> (9)	0.148±0.003	0.577±0.004	0.108±0.002	0.291±0.005	83.28±1.60

Примечания. Линии американской норки (*Neogale vison*): A – агрессивные (AM – самцы, AF – самки), N – неселективированные (NM – самцы, NF – самки), T – ручные (TM – самцы, TF – самки); Can – канадская природная популяция *N. vison* (самцы); *Mustela lutreola* – европейская норка (самцы); *M. sibirica* – колонок (самцы).

на основе заданного протокола с указанными парами номеров ландмарок с помощью модуля tmorphogen6 пакета прикладных программ IMP (Zelditch et al., 2004). По промерам вычислили морфофункциональные мандибулярные индексы в виде отношений по аналогии с тем, как это было ранее выполнено для других млекопитающих (Anderson et al., 2014; Васильев и др., 2016; Gálvez-López, Cox, 2022). Затем вычислили показатели механического потенциала (MP – mechanical potential) клыка и хищного зуба, умножая данные индексы на косинусы углов направления силы (FA – force angle) в радианах (Rad) в соответствии с рекомендациями Р. Корнетта с соавт. (Cornett et al., 2015) по сходным формулам: $MP_{mata} = (C/A) \cdot \cos(\text{Rad}(90 - \alpha))$; $MP_{matp} = (E/B) \cdot \cos(\text{Rad}(90 - \beta))$; $MP_{adm} = (D/A) \cdot \cos(\text{Rad}(90 - \gamma))$; $MP_{asm} = (F/B) \cdot \cos(\text{Rad}(90 - \delta))$. Способ вычисления угла направления силы (FA), как разности от вычитания из прямого угла в точке приложения силы величины накрест лежащего угла (ϕ), который был ранее предложен Корнеттом с соавт. (Cornett et al., 2015), представлен на рис. 1c. Отметим, что возможны также алгебраические способы вычисления значений углов (см. Cornett et al., 2015).

В табл. 1 приведены оценки механических потенциалов (MP) клыка для массивно-артикулярного ($_{adm}$) и переднего темпорально-артикулярного ($_{mata}$) внутренних плеч по отношению к внешнему ($_{out.c}$) плечу приложения сил,

а также механических потенциалов хищного зуба для заднего темпорально-артикулярного ($_{matp}$) и ангулярно-артикулярного ($_{asm}$) внутренних плеч по отношению к другому общему внешнему ($_{out.m}$) биомеханическому плечу (см. рис. 1b). Поясним, что в таблице размещены средние величины соответствующих механических потенциалов (MP) с учетом их стандартных ошибок ($\pm SE$), полученные для самцов и самок трех сравниваемых линий американской норки, самцов природной популяции этого вида из Канады и самцов европейской норки и колонка. Поскольку мы использовали индексы – относительные величины, влияние возраста и размеров особей на индексы в выборке природных норок не выражено (все индексы не имели значимых связей с величиной CS).

Статистическую значимость различий при множественном сравнении выборок оценили с помощью двухфакторных дисперсионных анализов (Two-way ANOVA). При дисперсионных анализах и корреляционных расчетах предварительно использовали W-тест Шапиро–Уилка (Shapiro–Wilk test) для проверки соответствия переменных нормального закону распределения. Для получения интегральной оценки и интерпретации межгрупповой изменчивости нескольких переменных провели непараметрический многомерный двухфакторный дисперсионный анализ (Two-way PERMANOVA) на основе 10 000 повторных перестановок (Anderson, 2001). Для снятия вероятного эффекта влияния

разных объемов выборок на проявление изменчивости в сравниваемых группах предварительно произведено их случайное выравнивание по минимальному числу наблюдений – во всех выборках число особей составило 30 экз. Парные сравнения выполнили с помощью апостериорного Q-теста Тьюки–Крамера (post-hoc Tukey–Kramer's Q-test). Для оценки иерархической структуры отношений выборок использовали кластерный анализ методом UPGMA – невзвешенного парного связывания по средним значениям. Расчеты осуществили с помощью пакетов прикладных программ TPS (Rohlf, 2017, 2017a), PAST 4.12 (Hammer et al., 2001) и IMP 6.0 (Zelditch et al., 2004).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Из табл. 1 следует, что наибольшие величины механического потенциала MP_{madm} на клык за счет нижнего (глубинного) массивера ($madm$) пришлось на выборки агрессивных самцов и самок, причем неселектированные норки обоих полов приближаются к ним по величине данного показателя, как и природная серия из Канады. Примечательно, что половые различия у особей всех трех линий статистически незначимы: у агрессивных – $Q = 2.288$ ($p = 0.6707$), у ручных – $Q = 1.615$ ($p = 0.9151$) и у неселектированных – $Q = 2.509$ ($p = 0.5655$). При этом самцы канадских норок значительно отличаются от агрессивных и ручных самцов (соответственно $Q = 4.358$ ($p = 0.0337$) и $Q = 5.368$ ($p = 0.0028$)), но сходны с неселектированными самцами ($Q = 1.471$, $p = 0.9447$). Достоверно наименьшие значения этого показателя проявились у двух близких видов – европейской норки и колонка (см. табл. 1). Относительно экспериментальных селектированных линий американской норки можно заключить, что у агрессивных животных показатель MP_{madm} формально несколько возрос по отношению к исходным неселектированным и природным канадским норкам, хотя значимое подтверждение различий проявилось только между неселектированными самками и агрессивными самцами ($Q = 5.396$, $p = 0.0026$), но у обоих полов ручных особей показатель MP_{madm} значительно уменьшился (от $Q = 4.330$, $p = 0.0026$ до $Q = 8.454$, $p = 0.00003$).

Другой показатель, MP_{mata} , также косвенно указывает на усилия, приходящиеся на клык, но отражает способность продольного разрезающего смещения клыка в переднем и заднем направлениях, что, вероятно, позволяет частично перехватывать добычу, удерживая ее, а также раздирать, соскабливать и отрывать части кормового объекта. По этому показателю (см. табл. 1) у обоих полов линии агрессивных норок проявились наименьшие средние значения, а наибольшие

выражены у самцов линии ручных. Примечательно, что канадские природные американские норки отличаются наибольшей величиной MP_{mata} среди рассмотренных выборок, сближаясь только с ручными самцами ($Q = 2.294$, $p = 0.6679$). Самые большие значения данного показателя проявились у европейской норки и колонка, причем у колонка индекс MP_{mata} достигает максимума в сравниваемой группе выборок (см. табл. 1).

Третий показатель, MP_{matp} (см. табл. 1), отражающий усилия заднего височного мускула на хищный зуб нижней челюсти (способность разрезать и дробить кормовой объект), указывает на то, что у экспериментальных линий американских норок этот индекс выражен в наименьшей степени. Он значимо выше лишь у ручных самцов по отношению к самкам всех линий, но сближается аналогичным показателем самцов из Канады, у которых он также относительно высок. Однако данный показатель значимо выше у европейской норки и колонка.

Четвертый показатель, MP_{masm} (см. табл. 1), отражает усилия, приходящиеся на хищный зуб нижней челюсти при ее поперечном движении, т.е. при боковом разрезании, дроблении или перехватывании кормового объекта. При сравнении представителей американских норок среднее значение индекса механического потенциала MP_{masm} наиболее велико у неселектированных самок, которые значимо превосходят по этому индексу самцов данной линии ($Q = 8.029$, $p = 0.00002$). Уровень индекса у агрессивных норок обоих полов достоверно более высокий, чем у ручных животных (см. табл. 1), однако половые различия в обеих линиях по величине MP_{masm} статистически незначимы (соответственно $Q = 0.489$, $p = 0.9999$ и $Q = 2.237$, $p = 0.6943$). Самцы американской норки из природной популяции Канады занимают промежуточное положение между нелинейными самками и ручными самцами. Примечательно, что по данному показателю различаются европейская норка (у нее низкое значение MP_{masm}) и колонок ($Q = 4.725$, $p = 0.0236$), который по высокому значению индекса сближается с неселектированными самками американской норки ($Q = 0.507$, $p = 0.9999$).

Для оценки влияния факторов “линия” (S) и “пол” (G) на изменчивость значений каждого из индексов мы провели двухфакторные дисперсионные анализы (табл. 2) рассмотренных выше показателей механического потенциала (MP) клыка и хищного зуба у экспериментальных линий американской норки с учетом влияния факторов S, G и их взаимодействия ($S \times G$). Из табл. 2 следует, что по показателю MP_{madm} проявились значимые межлинейные различия, а также уступающие им по величине межгрупповой дисперсии половые

различия, но взаимодействие этих факторов оказалось незначимым. Изменчивость величины индекса $MPmata$ выражена меньше, но так же как и в предыдущем случае, дисперсия, обусловленная фактором “линия” (S), кратно выше, чем дисперсия за счет фактора “пол” (G), а взаимодействие факторов (S × G) тоже статистически недостоверно. Поэтому, наряду тем, что индексы $MPmata$ и $MPmadm$ отражают межлинейные различия, они также отражают и проявления полового диморфизма по величинам этих механических потенциалов клыка.

Темпорально-артикулярный механический потенциал хищного зуба – $MPmatp$ – не проявил значимых межлинейных различий (см. табл. 2), однако статистически достоверно отражает половые различия и их взаимодействие с фактором “линия”. Другими словами, между самцами и самками разных линий половые различия по этому показателю проявляются по-разному. В то же время ангулярно-артикулярный механический потенциал

хищного зуба – $MPmasm$ – статистически значимо отражает как межлинейные, так и половые различия, а также их взаимодействие. Таким образом, только три биомеханических индекса проявили прямую значимую связь с результатами селекции по признакам поведения и процессом доместикации, отражая межлинейные различия.

Представляло интерес сопоставить сопряженную межгрупповую изменчивость средних значений двух основных показателей механического потенциала как клыка ($MPmadm$), так и хищного зуба ($MPmatp$) у линий и природной канадской популяции американской норки, а также двух близких видов – европейской норки и колонка. Результаты сравнения представлены на рис. 2. Из рисунка следует, что, действительно, механический потенциал $MPmadm$ клыка выше у агрессивных, неселектированных и природных канадских американских норок, но существенно ниже у ручных особей этого вида и еще ниже у европейской норки и колонка.

Таблица 2. Двухфакторные дисперсионные анализы индексов механического потенциала (MP) клыка и хищного зуба нижней челюсти у экспериментальных линий американской норки с учетом влияния факторов линия (S – strain), пол (G – gender) и их взаимодействия (S × G)

Источник изменчивости (Factor)	Сумма квадратов (SS)	Число степеней свободы (d.f.)	Средний квадрат (MS)	F	Уровень значимости (p)
$MPmadm$ – массетерно-артикулярный механический потенциал клыка					
Линия (S)	0.01039	2	0.00519	46.76	<0.00001
Пол (G)	0.00207	1	0.00207	18.60	<0.00001
Взаимодействие (S × G)	0.00006	2	0.00003	0.27	0.76600 (ns)
Внутригрупповая	0.04776	430	0.00011		
Общая	0.06028	435			
$MPmata$ – передний темпорально-артикулярный механический потенциал клыка					
Линия (S)	0.00329	2	0.00165	8.76	0.00019
Пол (G)	0.00136	1	0.00136	7.24	0.00741
Взаимодействие (S × G)	0.00051	2	0.00026	1.36	0.25710 (ns)
Внутригрупповая	0.08075	430	0.00019		
Общая	0.08591	435			
$MPmatp$ – задний темпорально-артикулярный механический потенциал хищного зуба					
Линия (S)	0.00063	2	0.00032	0.46	0.63310 (ns)
Пол (G)	0.00949	1	0.00949	13.71	0.00024
Взаимодействие (S × G)	0.00544	2	0.00272	3.94	0.02026
Внутригрупповая	0.29750	430	0.00069		
Общая	0.31306	435			
$MPmasm$ – ангулярно-артикулярный механический потенциал хищного зуба					
Линия (S)	0.01202	2	0.00601	13.31	<0.00001
Пол (G)	0.02079	1	0.02079	46.06	<0.00001
Взаимодействие (S × G)	0.01377	2	0.00689	15.26	<0.00001
Внутригрупповая	0.19410	430	0.00045		
Общая	0.24068	435			

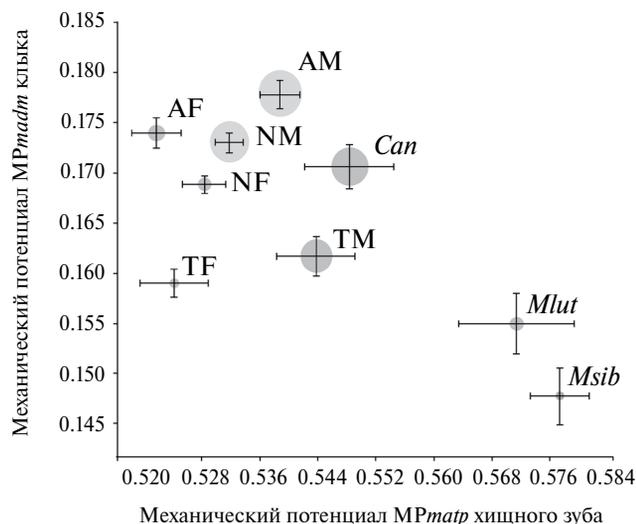


Рис. 2. Сопоставление средних механических потенциалов (с учетом стандартной ошибки \pm SE) клыка (MPmadm) и хищного зуба (MPmatp) самцов природной канадской популяции (Can), экспериментальных линий американской норки (агрессивные: самцы – AM, самки – AF; ручные: самцы – TM, самки – TF; неселектированные: самцы – NM, самки – NF), самцы европейской норки (Mlut) и колонка (Msib). Размеры теневых пятен соответствуют центроидным размерам (CS) за вычетом их минимального значения.

При этом представители вида инвайдера – американской норки – и автохтонных видов – европейской норки и колонка – четко различаются между собой по значениям механического потенциала хищного зуба MPmatp. Показатель отражает не только специфику их диеты, но также особенности пищевого и охотничьего поведения.

Диаметры затемненных пятен-окружностей, представленных на данном рисунке для каждой выборки, пропорциональны величинам центроидных

размеров (CS) мандибул за вычетом минимального значения. На рис. 2 видно, что средний центроидный размер мандибул положительно связан с величинами механического потенциала MPmadm клыка: у более крупных животных механический потенциал, связанный с силой укуса (bite force) клыка, выражен сильнее (коэффициент корреляции Спирмена $R_s = 0.80$, $p = 0.0108$). Однако по величине механического потенциала хищного зуба MPmatp эта тенденция не выражена – связь отсутствует ($R_s = -0.07$, $p = 0.8432$), но проявляется половой диморфизм по средним значениям этого показателя ($R_s = 0.82$, $p = 0.0238$). Половой диморфизм наиболее четко проявился у селектированных линий: агрессивных и ручных американских норок. При этом внутри выборок самцов и самок экспериментальных линий, а также неселектированных норок и самцов природной популяции вида значимая связь индексов с центроидными размерами мандибул не выявлена.

Для интегральной оценки сопряженной изменчивости всех биомеханических индексов провели многомерный непараметрический двухфакторный дисперсионный анализ (Two-way PERMANOVA) значений четырех индексов механического потенциала (MPmata, MPmatp, MPmadm, MPmasm) по двум факторам – “линия” (S) и “пол” (G) с учетом их взаимодействия (S x G). Результаты PERMANOVA представлены в табл. 3. Из таблицы следует, что эффекты влияния обоих факторов и их взаимодействия на изменчивость индексов механических потенциалов клыка и хищного зуба нижней челюсти статистически высоко значимы. Однако общая факториальная дисперсия в данном случае оказалась относительно невелика – 16.47%. При этом наибольшая доля межгрупповой дисперсии биомеханических индексов проявилась по фактору “линия” – 7.82%, а на фактор “пол” пришлось 6.28%. Примечательно, что эффект взаимодействия этих факторов объясняет 2.38%

Таблица 3. Результаты непараметрического многомерного двухфакторного дисперсионного анализа (PERMANOVA) на основе случайных перестановок индивидуальных значений индексов механических потенциалов (MPmata, MPmatp, MPmadm, MPmasm) самок и самцов линий агрессивных, неселектированных и ручных американских норок с учетом факторов “линия” (S), “пол” (G) и их взаимодействия (S x G) по случайно выровненным объемам выборок ($n = 30$)

Источник изменчивости (Factor)	Сумма квадратов (SS)	Число степеней свободы (d.f.)	Средний квадрат (MS)	F	Уровень значимости (p)
Линия (S)	0.0227	2	0.0114	8.19	0.0001
Пол (G)	0.0183	1	0.0183	13.15	0.0001
Взаимодействие (S x G)	0.0069	2	0.0035	2.50	0.0118
Остаточная (Residual)	0.2429	175	0.0014		
Общая (Total)	0.2908	180			

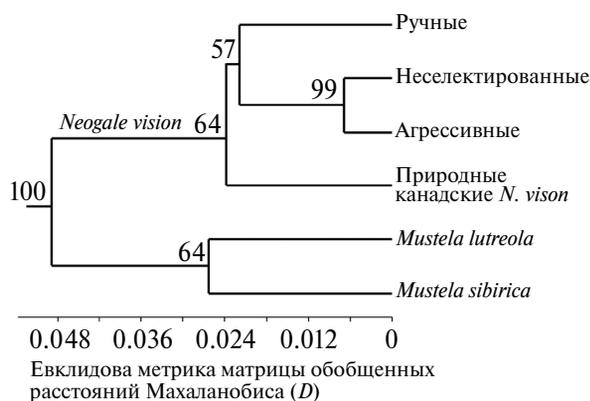


Рис. 3. Результаты кластерного анализа (UPGMA) средних индексов механического потенциала клыка и хищного зуба нижней челюсти особей канадской популяции, линий агрессивных, ручных и неселектированных американских норок (*Neogale vison*) и двух близких видов – европейской норки (*Mustela lutreola*) и колонка (*M. sibirica*).

дисперсии, что составляет от величины факториальной дисперсии около 15%. Другими словами, половые различия у разных линий по биомеханическим индексам проявляются по-разному. Последнее было отчасти видно на рис. 2 по средним значениям механических потенциалов клыка и хищного зуба. Линейные различия в общей межгрупповой изменчивости по биомеханическим индексам в целом несколько превысили половые, т.е. результаты селекции в целом отразились и в изменении ряда морфофункциональных признаков, связанных с особенностями питания и охотничье-оборонительного поведения американских норок.

В итоге кластерного анализа (UPGMA) иерархии отношений выборок трех объединенных по полу линий американских норок, включая выборки природных особей этого вида и близких видов – европейской норки и колонка, по средним значениям четырех индексов механического потенциала (MP_{mata}, MP_{madm}, MP_{matp} и MP_{masm}) клыка и хищного зуба мандибул выделили два кластера (рис. 3). Первый из них включил все выборки американской норки, а второй – выборки европейской норки и колонка. В пределах кластера американской норки выделилась более дифференцированная ветвь природных канадских особей. Наиболее близки друг к другу оказались ветви агрессивных и неселектированных норок, а клада ручных заняла промежуточное положение между ними и канадскими природными норками. В итоге структура данного кластера выявила степень морфофункциональных различий по биомеханическим характеристикам нижней челюсти между линейными и природными

выборками, отражая также их таксономические отношения с близкими видами.

ОБСУЖДЕНИЕ

При обсуждении полученных результатов длительной селекции американской норки в условиях экспериментальной зверофермы ИЦиГ СО РАН по признакам оборонительного поведения следует напомнить общую идею Д.К. Беляева о дестабилизирующем отборе (Belyaev, 1979), приводящем к увеличению изменчивости, дестабилизации исторически сложившихся паттернов морфогенеза, перестройке и становлению новых адаптивных признаков. Все эти аспекты наблюдались нами и при анализе изменчивости формы мандибул американских норок по результатам их селекции по признакам оборонительного поведения. Ранее мы уже отмечали возникновение новых нетипичных морф окраски меха американских норок, возникших в ходе селекции (Трапезов, 1997; Трапезов, 2012) при действии дестабилизирующего отбора. Изменения черепа и нижней челюсти после противоположно направленной селекции по признакам оборонительного поведения, как показал проведенный ранее анализ (Харламова и др., 2000), существенно затронули линии агрессивных и ручных норок. В настоящем исследовании размах достигнутых биомеханических функциональных различий мандибул между линиями агрессивных и ручных норок несколько превысил уровень их половых различий. При этом хорошо известно, что половой диморфизм во многом является характерным атрибутом развития большинства видов куньих (Abramov, Tumanov, 2003; Loy et al., 2004; Thom et al., 2004; Romaniuk, 2018; Law, 2020). Полученные нами результаты принципиально важны, поскольку показывают, что превышение размаха межлинейных различий над половыми, отражает существенные морфогенетические преобразования нижней челюсти, а также связанные с ними биомеханические характеристики, возникшие у агрессивных и особенно у ручных норок как проявление новых свойств фенотипа в ответ на селекцию по признакам оборонительного поведения. Поэтому можно утверждать, что подобные существенные изменения морфогенеза нижней челюсти и связанные с ними биомеханические особенности, в частности у линии ручных норок, приближаются к фенотипическому состоянию “de novo” по отношению к “контрольной” линии неселектированных норок.

Мы установили, что механический потенциал клыка в итоге селекции на усиленную оборонительную реакцию возрос у линии агрессивных норок, причем в несколько большей степени это наблюдается у самцов данной линии по индексу

MP_{madm}. Можно заключить, что в результате селекции по признакам оборонительного поведения механический потенциал *MP_{madm}* клыка (способность сильного укуса, крепкого захвата, удерживания и умерщвления добычи) несколько увеличился у агрессивных самцов и резко уменьшился у обоих полов ручных американских норок. Последнее указывает на общую связь функциональных возможностей нижней челюсти животных с их оборонительным и пищевым поведением.

Конфигурация мандибул у линии агрессивных норок, вероятно, не позволяет им эффективно использовать биомеханическое свойство, отражаемое индексом *MP_{mata}*, которое проявляется у природных и ручных американских норок и типично для двух близких автохтонных видов куньих. Можно полагать, что биомеханические особенности за счет *MP_{mata}* отражают особенности охотничьего поведения и питания природных американских норок в провинции Альберта в Канале и европейской норки и колонка на Урале и в Сибири. В то же время у ручных норок после селекции произошло существенное снижение показателя *MP_{madm}*, что в целом также отражает связь различий в поведении и морфофункциональных возможностях и биомеханических свойствах мандибул у экспериментальных линий норок.

Механический потенциал клыка оказался пропорционален размерам животных: у наиболее крупных агрессивных норок потенциальная “сила укуса” была больше, чем у относительно меньших по размеру ручных особей. Полученные данные в этом отношении хорошо согласуются с оценками других авторов, показавших на разных видах связь “силы укуса” (bite force) клыка с их размерами (Van Valkenburgh, Ruff, 1987; Gittleman, Van Valkenburgh, 1997; Law, 2019). Поэтому подчеркнем, что в нашем случае такая зависимость также проявилась, но на внутривидовом уровне – между самцами и самками разных линий. Сходные факты отмечают и другие авторы на примере американской и европейской норки (Gálvez-López, Cox, 2022), а также других видов куньих (Carnivora, Mustelidae) – американской куницы (*Martes americana*) и пеканарыболова (*Pekania pennant*) (Law, 2020), речной выдры (*Lutra lutra*) (Timm-Davis et al., 2015) и калана (*Enhidra lutris*) (Law et al., 2017). С другой стороны, мы установили, что механический потенциал хищного зуба не коррелирует с размерами животных, но может быть связан с их полом. Данная зависимость была обнаружена и другими авторами при сравнении самцов и самок американской норки (Gálvez-López, Cox, 2022), а также других видов хищных млекопитающих (Greaves, 1983; Van Valkenburgh, Ruff, 1987). Эта зависимость может быть обусловлена особенностями охотничьего

и пищевого поведения разных полов, а также особенностями выбора ими специфической диеты (Law, 2020). Таким образом, усилие, характеризующее индексом *MP_{matp}* и приходящееся на хищный зуб у автохтонного вида-конкурента – европейской норки, выше, чем аналогичное усилие у природных и клеточных американских норок, что также косвенно отражает различия как в способе питания, так и в диете видов.

Примечательно, что в нашем сравнении обе экспериментальные линии – агрессивные и ручные норки – по биомеханическим индексам мандибул проявили меньший размах половых различий, чем неселектированные. Так, установленные нами морфофункциональные различия между самцами и самками у неселектированных норок оказались велики по механическому потенциалу *MP_{masm}* хищного зуба, но отсутствовали у агрессивных и ручных норок. Можно предположить, что разнонаправленный селективный процесс привел к нивелированию существовавших у них половых различий по данному признаку. Поэтому можно полагать, что селекция в той или иной степени повлияла на проявление и некоторых половых различий в биомеханике нижних челюстей у представителей разных линий.

При анализе изменчивости показателя *MA_{masm}*, характеризующего возможность поперечного движения хищного зуба, необходимо отметить, что такие покачивающие движения мандибулы (swinging) регулярно проявляются при жевании у куньих, но существенно ограничены по амплитуде. Это явление ранее было обнаружено Дэвис (Devis, 2014) на основе рентгеновской съемки радиоактивных меток и прослеживания траекторий их смещения. Термин “swinging” мы применяем вслед за Зажигиным и Войта (Zazhigin, Voyta, 2019), которые описали данный феномен у землероек (Mammalia, Lipotyphla, Soricidae). Однако в отличие от землероек у американской норки симфизияльная связь мандибул достаточно жесткая, что не позволяет животным использовать их так же как это делают насекомоядные млекопитающие при перехватывании пойманной добычи. Можно предполагать по величинам *MP_{masm}*, что колонок, как и неселектированные самки, а также представители линии агрессивных особей американской норки способны перехватывать, передвигать и/или расчленять добычу при низкоамплитудном поперечном смещении мандибулы. При этом у неселектированных самцов и представителей линии ручных особей американской норки, так же как и у самцов европейской норки, эта функция выражена слабее. Различия между европейской норкой и колонком по величине индекса механического потенциала *MP_{masm}* хищного зуба косвенно указывают

на специфичность процесса первичной обработки ими кормовых объектов, а также особенности их охоты и удержания пойманной добычи. Наиболее примечательно, но пока необъяснимо проявление резких половых различий по индексу у неселектированных американских норок и в тоже время отсутствие таких различий у норок агрессивной и ручной линий. При этом линия ручных животных в итоге селекции по признакам поведения в целом по комплексу биомеханических характеристик приобрела и существенную функциональную специфику мандибул, которая не типична для неселектированных и канадских природных норок и которая может быть рассмотрена как новая фенотипическая особенность, отражающаяся на процессе их питания и оборонительном поведении.

Выявленные нами различия в биомеханическом потенциале мандибул у инвазионного вида — американской норки и близких к ней европейских автохтонных видов — европейской норки и колонка — весьма велики. Наши данные хорошо согласуются с аналогичными количественными оценками, полученными ранее для пары наиболее конкурирующих видов — американской и европейской норок (Gálvez-López et al., 2021; Gálvez-López, Cox, 2022). Авторы этого исследования также установили, что по индексам механического преимущества (mechanical advantage) клыка, американская норка имеет преимущество в “силе укуса” над европейской, но по индексам хищного зуба, напротив, показатели выше у европейской норки. При этом биомеханические особенности нижней челюсти, различающиеся у этих видов, косвенно указывают на определенную специфичность их диеты: у европейской норки проявляется специализация к питанию водными и околоводными животными, а у американской норки добычей являются преимущественно наземные виды. Согласно результатам исследований диеты этих двух видов, проведенных в природных условиях в Европе (Sidorovich et al., 2010; Pödra, et al., 2013; Law et al., 2018), справедливость выводов о разных предпочитаемых ими кормах полностью подтверждается фактическими данными.

Мы согласны с аргументацией упомянутых авторов о связанных с формой и функцией мандибул различиях в диете представителей американской и европейской норок. Исходя из приведенных нами данных, можно также утверждать, что проявляется ряд общих биомеханических характеристик, отличающих его от американской норки, но сближающих его с европейской норкой (см. табл. 1). Тем не менее и колонка существенно отличается от последней по биомеханике функционирования мандибулы (см. индексы MP_{mata} и MP_{asm} в табл. 1), что позволяет говорить о специфике их охотничьего и трофического поведения. Американская

норка способна побеждать в борьбе за существование в большинстве совместных биотопов за счет эксплуатационной и интерференционной форм конкуренции, и в настоящее время многие авторы (Maran et al., 2017; Кораблёв и др., 2018; Croose et al., 2023) убеждены в том, что, в этой связи, европейская норка находится на грани вымирания.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные нами результаты показывают, что за короткий период времени, т.е. всего за 16–17 поколений селекции по признакам оборонительного поведения у американских норок в условиях экспериментальной зверофермы ИЦиГ СО РАН, произошла существенная перестройка не только поведения, но и биомеханических характеристик мандибул и зубного ряда у линий агрессивных и ручных животных.

Полученные данные во многом подтверждают идеи академика Беляева (Belyaev, 1979). В ходе селекции по признакам оборонительного поведения возникает дестабилизирующий эффект, который приводит к усилению изменчивости, общей дестабилизации системы коррелятивных связей, исторически сложившихся между развивающимися структурами и органами в морфогенезе. В результате возникают новые свойства и особенности животных, подвергнутых селекции по признакам поведения в направлении доместикации. Анализ биомеханических индексов нижней челюсти показал, что линия ручных норок в результате отбора по признакам оборонительного поведения существенно отличается от линий неселектированных и агрессивных особей не только по размерам черепа (Харламова и др., 2000), но по морфофункциональным показателям (индексам) мандибул. Другими словами, биомеханические функциональные признаки оказались тесно связаны с признаками оборонительного поведения и изменились параллельно с ним.

Биомеханические различия между самцами линий агрессивных и ручных норок по размаху оказались больше, чем между каждой из них и самцами условно “предковой” природной канадской популяции. Поэтому изменение биомеханических характеристик нижней челюсти американской норки за время длительного (более 100 лет) клеточного содержания на зверофермах по сравнению с особями условно предковой природной канадской популяции вида оказалось выражено в меньшей степени, чем в итоге селекции по признакам поведения на звероферме ИЦиГ СО РАН. Все это указывает на высокую скорость перестроек морфогенеза и биомеханики нижней челюсти при селекции американских норок по признакам оборонительного поведения.

Особый интерес представляет факт различий между американской норкой как инвазионным для Европы и Азии видом и автохтонной европейской норкой по комплексу примененных нами биомеханических индексов. По биомеханическим характеристикам, как следует из наших результатов кластерного анализа, межвидовые различия превышают по своему уровню внутривидовые. Линия ручных норок в процессе селекции по признакам поведения приобрела наибольшее биомеханическое своеобразие по сравнению с линиями агрессивных и неселектированных норок. Полученные данные позволяют заключить, что американская норка как инвазионный вид с высокой фенотипической (морфологической и этологической) пластичностью, а также большей силой укуса и механического потенциала клыка вполне способна при конкуренции вытеснить часть автохтонных видов куньих. Тем не менее, судя по биомеханике нижней челюсти, уязвимый автохтонный вид — европейская норка и колонок все же потенциально способны снизить трофическую конкуренцию с американской норкой благодаря преимуществу в использовании механического потенциала клыка и хищного зуба (*MRmadm*, *MRmasm* и *MRmata*), а также различиям в трофических нишах и охотничьем поведении.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят Д.С. Сайдмагомедову, Т.С. Ослину и Ю.В. Городилову за неоценимую помощь при подготовке материала к цифровому анализу.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках государственных заданий ФГБУН Институт экологии растений и животных УрО РАН (№ 122021000091-2) и ФНЦ Институт цитологии и генетики СО РАН (№ FWNR-2022-0023).

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Исследования выполнены исключительно на музейном коллекционном материале, исходно полученном на экспериментальной звероферме при Федеральном исследовательском центре Института цитологии и генетики СО РАН, Новосибирск. Ранее исследования были одобрены Комитетом по этике Института цитологии и генетики, Новосибирск, и выполнены с соблюдением правил проведения научных исследований с использованием экспериментальных животных, утвержденных распоряжением Президиума АН СССР от 2 апреля 1980 N12000-496 и приказом Минвуза СССР от 13 сентября 1984 N2, а также в соответствии с принятым в мировой практике протоколом по гуманному обращению с лабораторными животными (Fitzhugh et al., 2008).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беляев Д.К., 1979. Дестабилизирующий отбор как фактор изменчивости при доместикиции животных // *Природа*. № 2. С. 36–45.
- Беляев Д.К., Трут Л.Н., 1989. Конвергентный характер формообразования и концепция дестабилизирующего отбора // *Вавиловское наследие в современной биологии*. М.: Наука. С. 155–169.
- Васильев А.Г., Большаков В.Н., Васильева И.А., Синева Н.В., 2016. Последствия интродукции ондатры в Западной Сибири: морфофункциональный аспект // *Российский журнал биологических инвазий*. № 4. С. 2–13.
- Кораблёв Н.П., Кораблёв П.Н., Кораблёв М.П., 2018. Микроэволюционные процессы в популяциях транслоцированных видов: евроазиатский бобр, енотовидная собака, американская норка. М.: Товарищество научных изданий КМК. 452 с.
- Павлинов И.Я., Микешина Н.Г., 2002. Принципы и методы геометрической морфометрии // *Журнал общей биологии*. Т. 63. № 6. С. 473–493.
- Трапезов О.В., 1987. Селекционное преобразование оборонительной реакции на человека у американской норки // *Генетика*. Т. 23. № 6. С. 1120–1127.
- Трапезов О.В., 2012. Новые окрасочные мутации у американской норки (*Mustela vison*), наблюдаемые в процессе ее экспериментальной доместикиции. Автореф. дис. ... док. биол. наук. Новосибирск: ИЦиГ СО РАН. 34 с.
- Трут Л.Н., 1981. Генетика и фенотипика доместикиционного поведения // *Вопросы общей генетики* / Под ред. Ю.П. Алтухова. М.: Наука. С. 323–332.
- Трут Л.Н., Харламова А.В., Пилипенко А.С., Гербек Ю.Э., 2021. Эксперимент по доместикиции лисиц и эволюция собак с позиции современных молекулярно-генетических и археологических данных // *Генетика*. Т. 57. № 7. С. 767–785. DOI: 10.31857/S0016675821070146
- Харламова А.В., Фалеев В.И., Трапезов О.В., 2000. Влияние селекции по поведению на краниологические признаки американской норки (*Mustela vison*) // *Генетика*. Т. 36. № 6. С. 823–828.
- Abramov A.V., Tumanov I.L., 2003. Sexual dimorphism in the skull of the European mink *Mustela lutreola* from NW part of Russia // *Acta Theriologica*. V. 48. P. 239–246.
- Anderson M.J., 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance // *Austral Ecology*. V. 26. P. 32–46.
- Anderson P.S.L., Renaud S., Rayfield E.J., 2014. Adaptive plasticity in the mouse mandible // *BMC Evolutionary*

- Biology. V. 14. № 85. P. 1–9. <http://www.biomedcentral.com/1471-23148/14/85>
doi:10.1186/1471-2148-14-85
- Belyaev D.K., 1979. Destabilizing selection as a factor in domestication // J. Hered. V. 70. № 5. P. 301–308.
- Blanco R.E., Rinderknecht A., Lecuona G., 2011. The bite force of the largest fossil rodent (Hystricognathi, Caviomorpha, Dinomyidae) // Lethaia. P. 1–7.
DOI: 10.1111/j.1502-3931.2011.00265.x
- Bošković A., Rando O.J., 2018. Transgenerational epigenetic inheritance // Ann. Rev. Genet. V. 52. P. 21–41.
- Burggren W., 2016. Epigenetic inheritance and its role in evolutionary biology: re-evaluation and new perspectives // Biology. V. 5. № 24. P. 2–22.
- Christiansen P., 2008. Feeding Ecology and Morphology of the Upper Canines in Bears (Carnivora: Ursidae) // J. of Morphology. V. 269. P. 896–908.
- Cornette R., Tresset A., Houssin C. et al., 2015. Does bite force provide a competitive advantage in shrews? The case of the greater white-toothed shrew // Biological Journal of the Linnean Society. V. 114. № 4. P. 795–807.
- Croose E., Hanniffy R., Harrington A., Pōdra M. et al., 2023. Mink on the brink: comparing survey methods for detecting a critically endangered carnivore, the European mink *Mustela lutreola* // European Journal of Wildlife Research. V. 69. № 34. P. 1–14.
<https://doi.org/10.1007/s10344-023-01657-3>
- Darwin C., 1868. Variation of plants and animals under domestication. London: J. Murray. 486 p.
- Davis J.S., 2014. Functional Morphology of Mastication in Musteloid Carnivorans // Dissertation of Biological Sciences Ph.D. Athens: Ohio University. 234 p.
- Donelan S.C., Hellmann J.K., Bell A.M. et al., 2020. Transgenerational plasticity in human-altered environments // Trends in Ecology and Evolution. V. 35. № 2. P. 115–124.
- Drake A.G., Klingenberg C.P., 2010. Large-scale diversification of skull shape in domestic dogs: disparity and modularity // Amer. Nat. V. 175. № 3. P. 289–301.
- Fitzhugh D.C., Parmer A., Shelton L.J., Sheets J.T., 2008. A comparative analysis of carbon dioxide displacement rates for euthanasia of the ferret // Lab. Anim. (NY). V. 37. P. 81–86.
- Gálvez-López E., Cox P.G., 2022. Mandible shape variation and feeding biomechanics in minks // Scientific Reports. V. 12. № 4997. P. 1–11.
<https://doi.org/10.1038/s41598-022-08754-4>
- Gálvez-López E., Kilbourne B., Cox P.G., 2021. Cranial shape variation in mink: Separating two highly similar species // J. of Anatomy. V. 00. P. 1–16.
<https://doi.org/10.1111/joa.13554>
- Gittleman J.L., Van Valkenburgh B., 1997. Sexual dimorphism in the canines and skulls of carnivores: effects of size, phylogeny, and behavioral ecology // Journal of Zoology. V. 242. P. 97–117.
- Greaves W.S., 1983. A functional analysis of carnassial biting // Biol. J. Linn. Soc. V. 20. P. 353–363.
- Hammer Q., Harper D.A.T., Ryan P.D., 2001. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis // Palaeontol. Electronica. V. 4. № 1. P. 1–9. (program). http://palaeoelectronica.org/2001_1/past/issue1_01.html.
- Jablonka E., Raz G., 2009. Transgenerational epigenetic inheritance: prevalence, mechanisms, and implications for the study of heredity and evolution // Quart. Rev. Biol. V. 84. P. 131–176.
- Jensen P., 2013. Transgenerational epigenetic effects on animal behaviour // Prog. Biophys. Mol. Biol. V. 113. P. 447–454.
- Kaiser S., Hennessy M.B., Sachser N., 2015. Domestication affects the structure, development and stability of biobehavioural profiles // Front. in Zool. V. 12. Suppl. 1. P. 1–11. S19. <http://www.frontiersinzoology.com/content/12/S1/S19>
- Klingenberg C.P., 2011. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics // Mol. Ecol. Resour. V. 11. P. 353–357.
<https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2010.02924.x>
- Kukekova A.V., Johnson J.L., Xiang X. et al., 2018. Red fox genome assembly identifies genomic regions associated with tame and aggressive behaviours // Nat. Ecol. Evol. V. 2. P. 1479–1491.
<https://doi.org/10.1038/s41559-018-0611-6>
- Law C.J., 2019. Solitary meat-eaters: solitary, carnivorous carnivorans exhibit the highest degree of sexual size dimorphism // Scientific Reports. V. 9. P. 1–10.
- Law C.J., 2020. Sex-specific ontogenetic patterns of cranial morphology, theoretical bite force, and underlying jaw musculature in fishers and American martens // Journal of Anatomy. V. 00. P. 1–14. <https://doi.org/10.1111/joa.13231>
- Law C.J., Baliga V.B., Tinker M.T., Mehta R.S., 2017. Asynchrony in craniomandibular development and growth in *Enhydra lutris nereis* (Carnivora: Mustelidae): are southern sea otters born to bite? // Biological Journal of the Linnean Society. V. 121. P. 420–438.
- Law C.J., Duran E., Hung N. et al., 2018. Effects of diet on cranial morphology and biting ability in musteloid mammals // Journal of Evolutionary Biology. 31. 1918–1931.
- Lord K.A., Larson G., Coppinger R.P., Karlsson E.K., 2020. The history of farm foxes undermines the animal domestication syndrome // Trends in Ecology and Evolution. V. 35. № 2. P. 125–135.
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2019.10.011>
- Loy A., Spinosi O., Cardini R., 2004. Cranial morphology of *Martes foina* and *M. martes* (Mammalia, Carnivora, Mustelidae): the role of size and shape in sexual dimorphism and interspecific differentiation // The Italian Journal of Zoology. V. 71. P. 27–35.

- Maran T., Põdra M., Harrington L.A., Macdonald D.W.*, 2017. European mink: restoration attempts for a species on the brink of extinction // *Biology and Conservation of Musteloids* / Ed. by D.W. Macdonald, C. Newman, and L.A. Harrington. Oxford: Oxford Univ. Press. 2017.
<https://doi.org/10.1093/oso/9780198759805.001.0017>
- Põdra M., Gómez A., Palazón S.*, 2013. Do American mink kill European mink? Cautionary message for future recovery efforts // *Eur. J. Wildl. Res.* V. 59. P. 431–440.
- Rohlf F.J.*, 2017. TpsUtil, file utility program, version 1.74. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook. (program).
- Rohlf F.J.*, 2017a. TpsDig2, digitize landmarks and outlines, version 2.30. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook. (program).
- Rohlf F.J., Slice D.*, 1990. Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks // *Syst. Biol.* V. 39. № 1. P. 40–59.
- Romaniuk A.*, 2018. Shape variation of Palearctic mustelids (Carnivora: Mustelidae) mandible is affected both by evolutionary history and ecological preference // *Hystrix.* V. 29. P. 87–94.
- Sidorovich V.E., Polozov A.G., Zalewski A.*, 2010. Food niche variation of European and American mink during the American mink invasion in north-eastern Belarus // *Biological Invasions.* V. 12. P. 2207–2217.
- Singh N., Albert F.W., Plyusnina I. et al.*, 2017. Facial shape differences between rats selected for tame and aggressive behaviors // *PLoS ONE.* V. 12. № 4. P. 1–11. e0175043.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0175043>
- Thom M.D., Harrington L.A., Macdonald D.W.*, 2004. Why are American mink sexually dimorphic? A role for niche separation // *Oikos.* V. 105. P. 525–535.
- Timm-Davis L.L., DeWitt T.J., Marshall C.D.*, 2015. Divergent skull morphology supports two trophic specializations in otters (Lutrinae) // *PLoS One.* V. 10. P. e0143236–e0143218
- Trapezov O.V.*, 1997. Black crystal: A novel color mutant in the American mink (*Mustela vison* Schreber) // *J. Heredity.* V. 88. P. 164–166.
- Van Valkenburgh B., Ruff C.B.*, 1987. Canine tooth strength and killing behaviour in large carnivores // *J. Zool. Lond.* V. 212. P. 379–397.
- Wilkins A.S., Wrangham R.W., Fitch W.T.*, 2014. The “domestication syndrome” in mammals: A unified explanation based on neural crest cell behavior and genetics // *Genetics.* V. 197. № 3. P. 795–808.
<https://doi.org/10.1534/genetics.114.165423>
- Zazhigin V.S., Voyta L.L.*, 2019. Northern Asian Pliocene–Pleistocene beremendiin shrews (Mammalia, Lipotyphla, Soricidae): a description of material from Russia (Siberia), Kazakhstan, and Mongolia and the paleobiology of Beremendia // *Journal of Paleontology.* V. 93. P. 1234–1257.
<https://doi.org/10.1017/jpa.2019.51>
- Zelditch M.L., Swiderski D.L., Sheets H.D., Fink W.L.*, 2004. *Geometric Morphometrics for Biologists: A Primer.* New York: Elsevier Acad. Press. 437 p.

**BIOMECHANIC POTENTIALS OF THE CANINE
AND CARNASSIAL TEETH IN THE LINES OF AMERICAN MINK
(*NEOGALE VISON* SCHREBER 1777) FOLLOWING THEIR SELECTION
FOR OF DEFENSIVE BEHAVIOR TRAITS AS COMPARED
TO A NATURAL POPULATION AND RELATED SPECIES**

A. G. Vasil'ev^{a,*}, I. A. Vasil'eva^a, M. V. Chibiryak^a, N. A. Lokhneva^a, O. V. Trapezov^{b, c,}**

^a*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Science,
202, 8 March str., Yekaterinburg, 620144 Russia*

^b*Federal Research Center Institute of Cytology and Genetics, Siberian Branch, Russian Academy of Science,
akademika Lavrentieva Ave. 10, Novosibirsk, 630090 Russia*

^c*Novosibirsk State University, Pirogova Str. 1, Novosibirsk, 630090 Russia*

^{*}*e-mail: vag@ipae.uran.ru*

^{**}*e-mail: trapezov@bionet.nsc.ru*

Differences between the lines of aggressive and tame American minks that arose as a result of selection for traits of defensive behavior (16–17 generations) were revealed based on the biomechanic indices of the mandible characterizing the mechanic potentials of the canine and carnassial teeth. The results are consistent with D.K. Belyaev's theory of destabilizing selection: along with an increase in the variability of functions and the destabilization of the historically established system of their sexual differences (sexual dimorphism), new biomechanic features of the mandible were formed in the line of tame minks. In contrast, the control line of non-selected minks unaffected by selection retained significant sex differences in biomechanic indices. Between the American minks from a Canadian natural population and the lines of aggressive and tame individuals, the differences in biomechanic indicators were less pronounced than between the lines themselves. Differences between the American mink, the European mink (*Mustela lutreola* L. 1758) and the Siberian weasel (*M. sibirica* Pallas 1773) in the biomechanic potentials of the canine and predatory teeth of the mandible which reflect specializations in the genus *Neogale* and the specifics of the hunting behavior of the species were found. In the invasive American mink, the mechanic potential (MP) of the canine tooth prevails, vs the MP of the carnassial tooth both in the European mink and the Siberian weasel, this trait being capable of ensuring the divergence of their trophic niches and contribute to the preservation of native species in areas of their sympatry with *N. vison*.

Keywords: mink, weasel, mandible, bite force, variation, domestication

УДК 599.745.3/574.3

ОСВОЕНИЕ И ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ЕМКОСТЬ ЛЕЖБИЩА БАЙКАЛЬСКОЙ НЕРПЫ (*PUSA SIBIRICA* GMELIN 1788, PHOCIDAE) НА ОСТРОВЕ ДОЛГИЙ (УШКАНЬИ ОСТРОВА, ОЗ. БАЙКАЛ)

© 2024 г. М. Е. Овдин^{a, b}, Е. А. Петров^{b*}

^a ФГБУ “Заповедное Подлесье”, пос. Усть-Баргузин, Республика Бурятия, 671624 Россия

^b Байкальский музей Сибирского отделения РАН, пос. Листвянка Иркутской обл., 664520 Россия

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

Поступила в редакцию 19.02.2024 г.

После доработки 12.06.2024 г.

Принята к публикации 18.06.2024 г.

Целью исследования было определение характера освоения байкальской нерпой (*Pusa sibirica* Gm.) разных участков лежбища на о-ве Долгий (Ушканьи острова, оз. Байкал), включая выяснение, существует ли корреляция численности зверей на разных участках лежбища и одинакова ли временная и суточная динамика освоения этих участков. Также мы хотели выявить различия в функционировании лежбищных участков, подвергаемых антропогенному воздействию, и участков, на которых оно отсутствует, и оценить емкость всего лежбища на о-ве Долгий. Материалом для статьи послужили стоп-кадры, полученные с помощью восьми фотоловушек. Эти фотоловушки контролировали разные участки лежбища, расположенного на северной стороне острова. Камеры в автоматическом режиме (круглосуточно) фотографировали лежбищные участки берега через каждые 3–4 ч в течение мая–июня 2022 г. Исследование показало, что байкальские нерпы спустя несколько дней после полного очищения северной части озера от дрейфующего льда начинали подходить к острову и почти одновременно на всех лежбищных участках в течение трех дней сформировали немногочисленные залежки. В начале июня численность нерп везде быстро увеличивалась, однако естественная динамика численности была прервана 7 июня появлением на лежбище экстраординарного фактора беспокойства (катер). Значительная часть нерп покинула все лежбищные участки и только через 1–2 дня численность нерп начала восстанавливаться. Во второй декаде июня численность нерп на пяти участках сильно колебалась, оставаясь в 2–3 раза ниже, чем первоначальная, и в третьей декаде стала еще меньше. На трех других участках динамика была несколько иной, что мы объясняем незначительной емкостью этих участков, которая была на порядок ниже, чем у первых пяти. Численность нерп в июне 2022 г. на участках достоверно различалась, поскольку площадь и характер доступного для нерп субстрата были не одинаковыми, но между численностью нерп на соседних участках существовала тесная положительная корреляция. На всех лежбищных участках, независимо от их емкости, отмечена близкая суточная динамика численности нерп, что свидетельствует о реальном наличии определенного порядка выхода нерп на сушу в течение дня (нерпы могут присутствовать на лежбище круглые сутки). Мы оценили емкость каждого участка (их сумма составила 2400 особей), а возможная емкость всего лежбища на северной стороне о-ва Долгий с учетом не исследованных локаций оценена в 2600–2700 особей. Выяснить различия в поведении нерп на участках, подвергаемых антропогенному воздействию, и участках, не испытывающих такового, не удалось, поскольку поведение в малочисленных и поведение в массовых залежках, по-видимому, не одинаковое.

Ключевые слова: фотоловушки, береговые лежбища, Ушканьи острова, численность, экология

DOI: 10.31857/S0044513424070085, **EDN:** ufjcz

Байкальская нерпа (*Pusa sibirica* Gm.) – типично пагетодный вид настоящих тюленей, обитающий в пресном и глубоководном оз. Байкал. Этот тюлень неизменно вызывает интерес научных сотрудников различного профиля. Продолжается

и изучение его экологии, в частности летнего периода годового цикла (Петров и др., 2021, 2021a; Иванов и др., 2022 и др.). В сущности пелагическое животное, байкальская нерпа в теплое время года может использовать твердый субстрат в качестве

относительного кратковременного места обитания. С этой целью нерпа использует камни и скалы, выступающие над водой в литоральной зоне, и коренной каменистый берег, но в первую очередь занимает локации, удаленные от берега, несмотря на то что на лежбищах нерпам практически никто не угрожает (наземные хищники, тем более на островах, отсутствуют).

Три малых Ушканьих острова в настоящее время являются главными локациями, где ежегодно наблюдаются многочисленные залежки нерп, но самое известное место – лежбище на северной стороне о-ва Долгий (Длинный)¹. С недавнего времени материалы о функционировании лежбищ (Купчинский и др., 2021) и о поведении зверей на них (Петров и др., 2021а; Петров, Купчинский, 2023, 2023а) получали благодаря видеосистеме, смонтированной на одном из лежбищных участков упомянутого лежбища, и это единственное на Байкале место, где официально можно посмотреть на байкальских нерп в природных условиях воочию. Так установлено, что в 2010–2020-х гг. байкальская нерпа начинает выходить на берег спустя несколько дней после исчезновения плавающих льдов в северной части Байкала, и к лежбищам животные подходят не в одиночку, а группами (в виде “привалов”). Но в разные по ледовым условиям годы выходы зверей на берег в начальный период освоения лежбища происходят не одинаково как в плане хронологии, так и массовости залежек (Петров и др., 2021; Купчинский и др., 2023, 2024). На примере нескольких лет описан половозрастной состав залежек (который не соответствует структуре популяции), отмечено доминирование взрослых особей и наличие в первых (по времени образования) залежках большого количества хорошо упитанных зверей. Последнее, возможно, в какой-то мере определяет выбор модели поведения животных. Например, плохо упитанные животные могут распределять свой бюджет времени в пользу нагула, как наиболее значимой деятельности. Хорошая физическая форма большинства зверей свидетельствует не только о хорошей обеспеченности пищей, но и об относительной мягкости условий существования подо льдом (Петров и др., 2021, 2023).

В публикациях неоднократно упоминалась так называемая “избирательность” в выборе мест для устройства залежек (Петров и др., 2021, 2023 и др.), т.е. присутствие нерп на одних камнях и отсутствие или достоверно меньшее количество зверей на других, внешне таких же камнях, находящихся

по соседству в границах изучаемого лежбищного участка. Предполагалось, что такое поведение обусловлено разной освещенностью мест залегания, разным расстоянием до свала и др.

Согласно результатам исследований, в условиях потепления климата основной причиной выхода нерп на берег является необходимость создания адекватных условий для завершения затянувшейся линьки (Петров, Купчинский, 2023б) и обычно численность животных на береговых лежбищах уменьшается от июня к осени, становясь минимальной в октябре–ноябре. Это противоречит прежним данным (Иванов, 1938; Пастухов, 1993), впрочем, исследования последних лет нередко не подтверждают первоначальные представления о функционировании береговых лежбищ байкальской нерпы. Это можно объяснить как изменением поведения зверей в ответ на какие-то внешние факторы воздействия, так и отсутствием технической возможности у упомянутых исследователей получать более полную информацию. Линяющие животные присутствуют на лежбищах в довольно большом количестве все лето и даже в сентябре и октябре, что исследователи (Купчинский и др., 2021) объясняют регулярной сменой залегающих на берегу животных за счет подхода животных, которые до этого (в период нагула) обитали в пелагиали, предположительно в составе неких групп. Единую суточную динамику численности зверей на лежбище установить не удалось (Петров и др., 2021). Авторы исследований связывают это с влиянием регулярно присутствующего мощного фактора беспокойства (главным образом, со стороны туристов), из-за которого практически ежедневно звери неоднократно сходят в воду со своих мест. В одном редчайшем случае без сгонов (1 и 2 июля 2017 г.) с утра большая численность нерп на протяжении светового дня увеличивалась, достигла максимума в 14–16 ч и к 21 ч незначительно уменьшилась (Купчинский и др., 2021). Нерпы могут оставаться на своих местах и с наступлением темноты и, скорее всего, могут проводить на лежбище всю ночь, однако это не характерно для вида (Купчинский и др., 2023).

Предполагают, что в погожие дни заполняемость лежбища в большинстве случаев происходит по следующей схеме, наиболее близкой к естественной (точнее, чаще наблюдаемой): нерпы залегают на камнях в утренних сумерках, возможно с ночи (когда туристы отсутствуют), и уже в 6 ч на лежбище присутствуют многочисленные залежки, а некоторые нерпы продолжают плавать в воде рядом; численность лежащих нерп увеличивается к 12–15 ч, после чего понижается к вечеру. В течение дня наблюдается изменение численности залежек, но не по причине подхода “с моря” новых особей,

¹ В литературе последних лет (Шибанова и др., 2021; Крученкова, Шибанова, 2021; Петров и др., 2021 и др.) используют другое его название (Тонкий), что мы считаем ошибочным (подробнее: Иванов и др., 2022).

а за счет животных, которые оставались в воде и не смогли сразу найти себе место. Они же являются “ротационным фондом”. То есть численность нерп на лежбище определяется, главным образом, массовостью “привалов”, которые происходят достаточно регулярно (Петров и др., 2021; Купчинский и др., 2021, 2023). В тихую погоду к вечеру активность животных на лежбищах снижается, и у залегающих животных наступает время более полноценного отдыха, когда их почти не беспокоят ни люди, ни сородичи, претенденты на занятое место (они, вероятно, переходят на другие участки). Это общая картина динамики численности нерп на лежбище обычно нарушается регулярными сходами нерп в воду, но в большинстве случаев звери быстро возвращаются. Но если в результате сильного испуга нерпы панически сходят с лежбища, и в воде не видно плавающих нерп (“голов”), то они покидают лежбище надолго, если не навсегда, поскольку на лежбищах соседних островов численность зверей визуальна не увеличивается (Купчинский и др., 2023).

Таким образом, пока судить о том, как меняется численность животных на лежбище в течение суток можно лишь с учетом фактора беспокойства, поскольку основной причиной кратного изменения численности нерп на лежбище в течение дня являются сгоны зверей с лежбищного участка, и в результате исследователи по сути изучают восстановительный период, т.е. процесс возвращения нерп на лежбище, продолжительность которого может быть очень разной (Купчинский и др., 2023). При этом если потревоженные тюлени покинули лежбище, но вскоре на нем появилось такое же или большее количество особей, это не дает оснований для вывода о незначительном эффекте антропогенного фактора, поскольку неизвестно какие именно особи вернулись. Это обстоятельство затрудняет оценку интенсивности антропогенного воздействия, однако фактор беспокойства на лежбище о-ва Долгий присутствует практически ежедневно. Вопросы о возможном многостороннем влиянии на зверей антропогенного фактора исследователи касаются в ряде вышеупомянутых работ, но самым очевидным последствием сгонов байкальской нерпы с лежбищ является сокращение численности и времени пребывания нерп в среде, которой они отдают предпочтение в данный период времени. Одно это безусловно нарушает не только естественное поведение тюленей, но и влияет на нормальное протекание линьки и может иметь более серьезные негативные последствия (Купчинский и др., 2023).

Остается неизвестным, переходят ли звери, залегающие, например, на о-ве Долгий, на другие острова и если такое происходит, то по каким

причинам. Конкретнее — куда уходят звери в случае их сгона с лежбища (в случае невозврата)? По мнению одних исследователей, “перемещения животных в летний период включают в себя ... перемещения между ... тремя островами архипелага”, но в той же работе сообщается, что колебания численности нерп на разных островах не взаимосвязаны (Шибанова и др., 2021). У нас сложилось впечатление, что нерпы приходят на лежбища разных островов и уходят с них независимо друг от друга, как бы придерживаясь “своих” островов, но доказательств этому пока нет (Петров и др., 2021). Вопрос переходят ли звери с одного острова на другой, или более в узком смысле — с одного участка крупного лежбища на другой (как в случае с лежбищем на о-ве Долгий) остается открытым.

Особое значение имеет оценка количества нерп, которые могли бы одновременно разместиться на прибрежных камнях, скалах и на примыкающем пляже² (оценивается, исходя из максимально зафиксированной численности и площади субстрата, оставшегося свободным). Для изучаемого участка, который является небольшой частью единого лежбища, занимающего почти всю северную береговую линию о-ва Долгий, эта величина (называемая экологической емкостью) оценена в 300 особей (Петров и др., 2021), но позже установлено, что в отдельные дни на участке могут залежать не менее 600 особей (Petrov et al., 2021). Наши первые опыты применения БПЛА показали, что в первые дни выхода нерп на лежбища малых Ушканьих островов (конец мая 2022 г.) их общее количество превышало 1500 голов, больше всего зверей было на о-ве Круглый (91%), а на о-ве Долгий, на котором смонтирована стационарная видеочамера, было всего 8% (более половины — в секторе наблюдения видеочамерой) (Петров и др., 2023). Понятно, что эту оценку следует уточнить, и на первом этапе определить емкость лежбища на о-ве Долгий в целом.

Таким образом, представленная модель поведения байкальской нерпы в отношении береговых лежбищ (порядок освоения лежбища, динамика численности, уходы нерп с лежбища и их возвращение и т.д.) сформировалась на основании наблюдений за относительно немногочисленными зверями, которые залегают на небольшом лежбищном участке единого лежбища и испытывают здесь значительное антропогенное влияние. Исходя из накопленных сведений, наибольший интерес вызывают начальный период выхода животных на берег после исчезновения плавающих льдов и первый месяц функционирования лежбища. Мы ожидаем, что на лежбищных участках,

² Надводная часть береговой зоны, подверженная действию прибоя; в данном случае морфологически выглядит как короткий более или менее крутой склон, обращенный к берегу.

не подвергаемых фактору беспокойства, какие-то элементы модели поведения нерп должны быть несколько иными. Исследование на лежбищных участках, на которые, по крайней мере, не допускают людей³, поможет адекватно оценить характер антропогенного воздействия на нерп, и такие удаленные изолированные лежбищные участки (в границах единого лежбища) имеются.

В данной работе мы стремились получить ответы на следующие вопросы: одновременно ли приходят звери на разные участки лежбища о-ва Долгий; существует ли корреляция численности зверей на разных лежбищных участках; одинаковая ли суточная динамика освоения этих участков; одинаковая ли временная динамика численности и какова общая экологическая емкость лежбища. В этом и заключалась цель исследования.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для достижения поставленной цели впервые на оз. Байкал было организовано постоянное наблюдение за всеми лежбищными участками, расположенными на северной стороне о-ва Долгий. В сообщении используются результаты анализа материалов, полученных с помощью восьми фотоловушек. Сектора обзора фотоловушек охватывали значительную часть береговой линии северной стороны острова. Это позволило в первом приближении оценить экологическую емкость лежбища на о-ве Долгий, поскольку нерпы залегают исключительно на северной стороне, а остальная береговая линия острова нерпами не используется (Петров и др., 2023) или используется единичными особями.

Применяли фотоловушки китайского производства “SEELock S308”, их технические характеристики можно посмотреть на сайте производителя. Основные характеристики: угол обзора камеры 52°; разрешение фотографий (максимальный размер) 12 Мп; фокусное расстояние объектива 25 м, дальность подсветки – 18 м (инфракрасные сенсоры позволяли в большинстве случаев наблюдать события, происходящие в темное время суток на субстрате, но не в воде); карты памяти SD и SDHC объемом 32 гб позволяли сохранять фотоснимки до момента технического обслуживания (камеры не имели GSM модуля), которое проводили 2 раза за сезон; температурный режим работы от –20 до +60°С; одного комплекта элементов питания хватало на весь сезон.

Съемку проводили с отключенным датчиком на движение в автоматическом режиме круглосуточно. Фотоловушки №№ 2–8 срабатывали через

каждые 3 ч (8 кадров в сутки), фотоловушка № 1 – через каждые 4 ч (6 кадров в сутки). На полученных фотографиях, которые можно расценивать как временные срезы, путем прямого визуального подсчета определяли численность (N) нерп, лежащих на твердом субстрате, и отдельно – плавающих в видимой акватории, прилегающей к участкам. С 25 мая по 30 июня 2022 г. всего отснято 2280 стоп-кадров общим объемом 6.3 Гб. Фото-срезы, полученные между 0 и 2 ч, были исключены из анализа ввиду плохой видимости.

В тексте речь идет о восьми лежбищных участках, географически расположенных на северной стороне о-ва Долгий (Длинный) (рис. 1), но не все участки равноценные, некоторые физические условия на них различаются, поскольку береговая линия острова тянется с востока на запад на расстояние ≈ 600 м. Территории этих участков в сумме составляют **единое островное лежбище**. Северный берег острова (рис. 2) представляет собой несколько более или менее дугообразных 50–140-метровых пляжей, разделенных мысами, сложенными из скал-останцев. Подводная платформа, создающая прибрежное мелководье, разной ширины, в частности у северо-восточного мыса она широкая, а у северо-западного – очень узкая и крутой свал начинается в 40–50 м от берега. Удаленность берега от свала (от больших глубин), возможно, играет некоторую роль при освоении лежбищных участков (Петров и др., 2023). Подробнее северная сторона острова описана в той же работе, а особенности отдельных лежбищных участков обсуждены ниже. При описании каменистых берегов использовали классификацию, приведенную в Справочнике по литологии (1983). В частности, размеры в поперечнике крупных глыб 5–10 м, средних – 2.5–5 м и малых – 1–2.5 м. Глыбы могут быть окатанными и не окатанными. Именно такие, лежащие в прибрежных водах структуры, используются нерпой в качестве субстрата для лежания. На берегу валуны тоже могут присутствовать, но в этом случае звери предпочитают использовать валуны (окатанные обломки размером от 1 до 100 см), обычно покрывающие скальные берега. Галька (1–10 см) и песчаные грунты на островах практически отсутствуют.

Дополнительно фиксировались метеорологические условия: скорость ветра и уровень волнения оценивали по шкале Бофорта, температура воздуха измерялась датчиком, встроенным в фотоловушку. Фотоловушки крепились на высоте около 2 м на одиночных деревьях, стоящих на береговой полосе на открытом пространстве. При необходимости использовали данные ближайшей метеостанции, расположенной на Большом Ушканьем острове, примерно в 4 км от лежбищ (они приведены

³ Исключить факторы беспокойства другой природы (птицы, плавательные средства, летательные аппараты) мы не можем.



Рис. 1. Общий вид Малых Ушканьих островов (фото с БПЛА с высоты 110 м); о-в Долгий (Длинный) в плане (основа рисунка по: Google Earth pro) и ландшафт ≈ 450 м береговой линии северной стороны острова. ВИЦ – Визитно-информационный центр Забайкальского национального парка, красные точки – тропа к смотровой площадке; ВК – место установки стационарной видеочкамеры (сектор ее обзора $\approx 260^\circ$); № 1–8 – локации фотоловушек; СВ, СЗ, Ю, С – мысы острова.

на сайте www.rp5.ru). Поскольку площадь субстрата для залегания нерп, особенно на участках, лишенных пляжа, определяется уровнем воды, и при его подъеме на >1 м, как это нередко случается в течение лета, площадь сокращается примерно вдвое, то этот показатель тоже учитывался. Сведения о ледовой обстановке и об уровне воды брали на сайтах <https://worldview.earthdata.nasa.gov> (<http://sputnik.irk.ru/>) и www.rushydro.ru. Кроме того, визуально оценивалась освещенность отдельных участков, которая в течение суток была не везде одинаковой. По мере продвижения солнца по небосклону в течение суток на фотосрезах было четко видно, когда

и какие участки оказывались в тени, а какие оставались освещенными. Под экологической емкостью (ЭЕ) лежбища или лежбищного участка мы понимаем максимально возможное количество зверей, которое может физически вместить этот субстрат при данном уровне воды. ЭЕ лежбищных участков определялась исходя из максимальных значений количества нерп, наблюдаемых на стоп-кадрах этих участков за все время исследования, соответственно, ЭЕ всего лежбища рассчитывалась как сумма емкостей всех участков. При оценке площади, на которой потенциально могут залегать нерпы, учитывались особенности дислокации зверей (в табл. 1 приведена

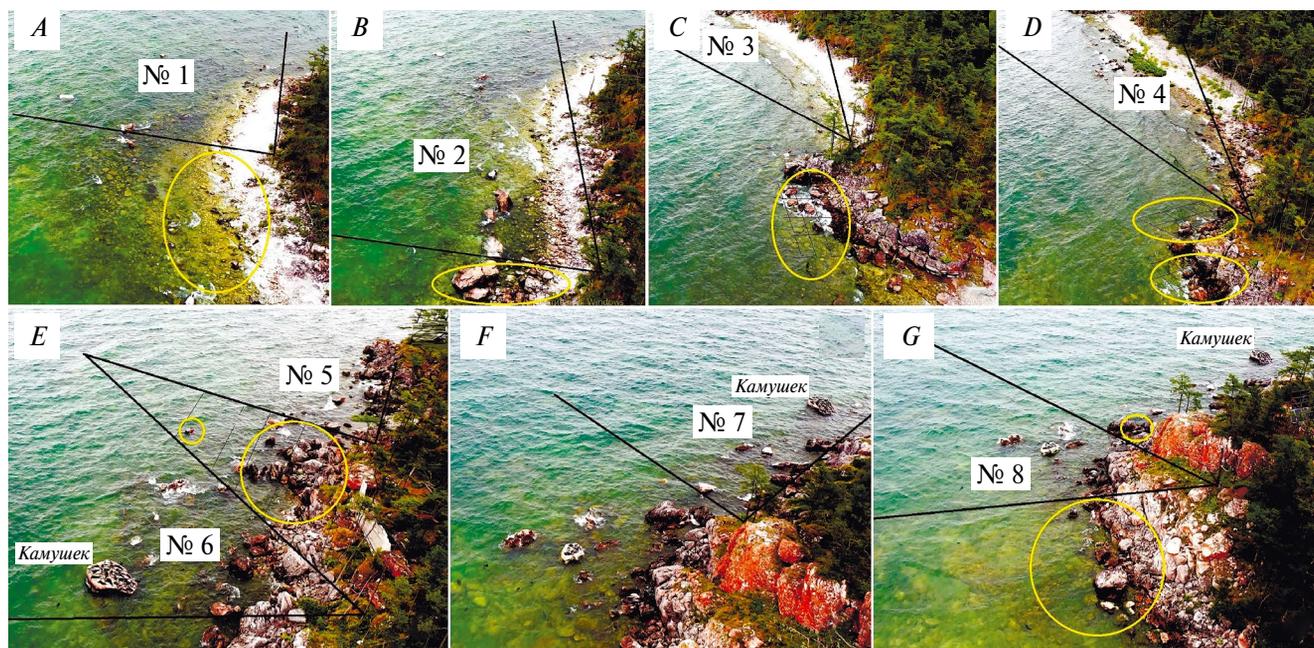


Рис. 2. Топография лежбищных участков и сектора наблюдения фотоловушек на о-ве Долгий. Северо-восточный мыс и северная сторона: *A* – лежбищный участок № 1 (53.86° с.ш., 108.72° в.д.); *B* – участок № 2 (53.86° с.ш., 108.717° в.д.); *C* – участок № 3 (53.859° с.ш., 108.716° в.д.); *D* – участок № 4 (53.860° с.ш., 108.714° в.д.); *E* – участки № 5 (53.860° с.ш., 108.712° в.д.) и № 6 (53.860° с.ш., 108.711° в.д.). Северо-западный мыс: *F* – лежбищный участок № 7; *G* – участок № 8 (53.860° с.ш., 108.711° в.д.). Желтыми окружностями обозначены локации, не попадающие в поле зрения фотоловушек (основа рисунков – фото с БПЛА с высоты 55–60 м, 2020 г.).

приблизительная площадь лежбищных участков без учета площади камней, лежащих в литорали). Граница площади лежбищных участков в сторону берега оценивалась по локациям особей, максимально удаленным от уреза воды (на стоп-кадрах). Понимая определенную условность подобных расчетов, мы считаем нашу оценку информативной и полезной.

Полученные данные обработаны стандартными методами статистики (программа Exell), в тексте приведены: среднее значение (m_x), ошибка средней ($\pm SE$), количество измерений (n) и коэффициент корреляции (r).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Метеорологические условия. Последние скопления плавающих льдов в 2022 г. отмечены 25 мая в северном “углу” озера, а отдельные поля – вдоль северо-восточного берега на расстоянии 50–70 км от Ушканьих островов. В этом районе дрейфующие льды исчезли, вероятно, 27–28 мая. В районе Ушканьих островов с 25 по 31 мая, судя по данным, приведенным на сайте <https://gr5.ru>, в целом стояла хорошая погода. Средняя T_a в 8 ч составляла $5.9 \pm 0.57^\circ\text{C}$, вечером, в 20 ч – $7.0 \pm 0.61^\circ\text{C}$ ($n = 7$ дней); тихие и легкие ветра (1–3 м/с) восточных румбов к концу месяца сменились на южные,

но только 31 мая с утра дул ветер умеренной силы (6 м/с). Однако все лежбищные участки на северной стороне о-ва Долгий (на которых были установлены фотоловушки) защищены от волнового и ветрового воздействия с южных румбов настолько, что лежащие на них звери практически не ощущали их воздействия: возникающие волны не задевали мест залежек нерп и проходили мимо. Однако судя по фото-срезам, в третьей декаде мая несколько дней наблюдалось небольшое волнение (что и ускорило уничтожение льдов) и в целом погода была неблагоприятной для залегания зверей на камнях.

От волнового воздействия с северо-востока и северо-запада изучаемые лежбищные участки не защищены, но в июне заметные, т.е. способные вызвать возмущение поверхности воды, умеренные и свежие ветра северных румбов (до 6–8 м/с), отмечались только 2, 6 и 7 июня (сайт www.gr5.ru), в остальные дни дули преимущественно слабые и легкие (2–4 м/с) ветра. Но судя по фотоматериалам, волнение в виде зыби или крупной ряби (1–2 балла) наблюдалось 2, 6, 7, 14 и 22 июня, причем даже небольшая волна (зыбь), идущая с севера, влияла на нерп. В качестве примера опишем события 2 июня. В этот день с утра дул северо-восточный ветер (6 м/с), перешедший к вечеру на восточный (2 м/с), к 8 ч облачность составляла



Рис. 3. Непогода 2 июня 2022 г. имела неодинаковые последствия для байкальских нерп, залегающих на участках №№ 5, 4 и 3 (покадровые подписи означают дату и время, температуру воздуха и количество нерп в кадре).

100% и наблюдалось волнение не больше 2-х баллов. На лежбищном участке № 5 волна создавала слабый прибой, который мог доставлять дискомфорт зверям, лежащим на берегу, но не тем, кто лежал на камнях. Тем не менее около 100 особей, с раннего утра лежащих на лежбищном участке, уже к 10 ч его покинули (рис. 3А, 3В). Во второй половине дня прошел дождь (не указанный на сайте www.gp5.ru). Почти 100% сход зверей с лежбища мог быть вызван ухудшением погодных условий, однако они не были критическими и причиной ухода зверей был фактор беспокойства, вероятно антропогенного характера (не зафиксированный фотоловушкой сгон животных около 9–10 ч). Это предположение подтверждается тем, что в то же утро на соседних участках (№ 4 и № 6) покинули берег только 60–65% первоначально лежавших зверей, а оставшиеся нерпы пролежали на берегу почти весь день (рис. 3С–3F), и на лежбищном участке № 5 нерпы вновь появились только почти через сутки, что обычно бывает в случае очевидного сгона всех зверей.

Значительно чаще, чем волнение (согласно сайту – 9 дней), наблюдались туманы⁴, особенно густые в утренних сумерках и рано утром. Как было установлено ранее, туманы не мешают нерпам лежать на твердом субстрате (Петров и др., 2021), что мы и наблюдали в июне 2022, но они несколько раз препятствовали анализу стоп-кадров (звери

продолжали занимать свои места). Три раза (7, 20 и 21 июня) выпадали не сильные дожди. Показано, что при сильном дожде (ливне) нерпы покидают лежбища (Петров и др., 2021). На сайте www.gp5.ru указаны даты 1, 2, 7, 8, 9, 11, 14, 18, 20, 21, 22 и 24 июня, когда количество осадков составляло от 0.3 до 2 мм, а вечером 31 мая выпало 8 мм осадков, но большинство перечисленных явлений на фотографиях не видны. В целом из-за ухудшения погоды отмечено лишь 2–3 схода нерп с твердого субстрата в воду.

Уровень воды на 1 июня был обычным для этого времени (456.21 м над ур. м.), 15 июня он увеличился на 26 см, а 30 июня составил 456.55 м, не оказав никакого влияния на посещаемость лежбища.

При этом значения T_a , судя по показаниям термометров, встроенных в фотоловушки (они не были откалиброваны), незначительно различались на разных участках, но это не могло оказывать влияния на распределение нерп. Тем не менее, по ощущениям, возникающим во время наших многочисленных посещений лежбища, на участках № 6–8 почти всегда по утрам было немного прохладнее, а вечером – теплее, чем на других участках. Разница объясняется неодинаковыми открытостью участков, обусловленной особенностями ландшафтов (небольшие, но они есть, см. ниже), а также продолжительностью солнечного освещения в течение дня. В целом, наблюдения показывают, что незначительные колебания T_a в течение месяца заметного влияния на посещаемость лежбища нерпами не оказывали (судя по численности зверей на берегу). Кроме того, известно, что линяющие тюлени (а в залежках байкальских нерп таких большинство) выходят

⁴ Некоторые сведения, приводимые на сайте (по данным метеостанции на Большом Ушканьем острове), и наши наблюдения по фотографиям иногда не совпадают, в частности по количеству туманов и особенно осадков. Вероятно, некоторые метеорологические явления не отражаются на фото.

Таблица 1. Характеристика лежбищных участков байкальской нерпы на о-ве Долгий (оз. Байкал)

№	Характеристика пляжа, его размеры и площадь (S) без камней в литорали. Экологическая емкость (ЭЕ) с учетом камней в литорали	Наличие субстрата в литоральной зоне	Освещенность участка в течение дня в солнечную погоду
1	Каменистый + большие, плохо окатанные валуны + малые глыбы. Размеры пляжа 16 x 6 м, S ≈ 100 м ² , используемая S ≈ 44–55 м ² . ЭЕ до 200 особей (4.5–4.6/м ²)	8–10 малых глыб	До 17 ч полностью освещается солнцем, позже часть берега в тени, и чем ближе к вечеру, тем гуще тень
2	Каменистый + большие, плохо окатанные валуны + малые глыбы, лишённые заполнителя. Размеры пляжа 17.5 x 4 м, S ≈ 70 м ² , ЭЕ ≈ 500 особей (7.1/м ²)	Не менее 15 малых глыб, много полузатопленных	До 14–15 ч полностью освещается солнцем, позже – теневой период, камни в воде освещаются дольше
3	Широкий, мелко-средне валунный с небольшим уклоном в сторону воды. S ≈ 225–300 м ² , ЭЕ ≈ 700 особей (3.1–2.3/м ²)	Разрушающийся останец и ≈ 20 малых глыб	Весь день освещается солнцем, теневые участки не возникают
4	Широкий, средне-валунный, имеет более крутой уклон к воде (по сравнению с участком № 3) + не окатанные продукты разрушенного останца + травянистый участок. S ≈ 240–260 м ² , ЭЕ ≈ 600 особей (2.5–2.3/м ²)	Разрушенный останец, >20 не окатанных глыб, много полузатопленных	Весь день освещается солнцем, теневые участки не возникают
5	Пляж в виде треугольника, S ≈ 12 м ² , каменный хаос от разрушающегося мыса-останца + несколько плохо окатанных малых глыб и крупных валунов. ЭЕ ≈ 175 особей (14.2/м ²)	5 малых глыб + несколько полузатопленных глыб	До 14–15 ч освещается солнцем, позже возникает густая тень (от высокого останца), ближе к заходу солнца – вновь хорошее освещение камней и пляжа
6	Пляж отсутствует. ЭЕ ≈ 105 особей	Камушек + 14 глыб, из которых многие полузатоплены	Весь день участок освещается солнцем, теневые участки не возникают
7	Пляж отсутствует. ЭЕ ≈ 70 особей	Несколько глыб малых и немного крупнее; некоторые полузатоплены	Весь день участок освещается солнцем, теневые участки не возникают
8	Пляж отсутствует. ЭЕ ≈ 45–50 особей	5 больших скальных образований и 1 камень полузатопленный	Весь день участок освещается солнцем, теневые участки не возникают

на берег и увеличивают время пребывания в воздушной среде с целью поддержания высокой температуры кожи для роста волос за счет перераспределения кровотока (Петров и др., 2021). Такая модель поведения расценивается как энергосберегающая адаптация (Paterson et al., 2012).

В солнечную погоду по утрам прямые лучи солнца влияли на показания термодатчика (до +25–35°C). Но в некоторых случаях по этим данным можно судить о солнечной радиации, поступающей на лежбищные участки. Например, в первой половине дня 6 июня поступление тепла на участок № 3, вероятно, было выше, чем на участок

№ 4 (смотрите рис. 7)⁵. Неодинаковая продолжительность освещения участков солнечными лучами объясняется особенностями ландшафта (табл. 1); мы предполагаем, что освещенность имеет значение в распределении зверей на лежбище (Петров и др., 2021, 2021a), но пока эта гипотеза не подтверждена.

С точки зрения воздействия внешних факторов, прежде всего климатических, к которым мы относим невысокую дневную температуру

⁵ В обоих случаях лицевая сторона фотоловушек с утра до 13–14 ч освещается солнцем (рис. 1).

воздуха (T_a , °C), небольшое количество ветреных дней и почти полное отсутствие волнений, способных повлиять на залежки нерп, в 2022 г. июнь был очень благоприятным временем для пребывания зверей на лежбище. Самые опасные ветра и волны с северных румбов были редки и поэтому в большинстве случаев не были причиной схода нерп в воду. Однако при одновременном, даже незначительном воздействии этих факторов на лежбищный участок, лежащие нерпы покидали места, подверженные внешнему влиянию, но могли оставаться в локациях, достаточно защищенных или удаленных от такового (например, на берегу вдали от уреза воды). При этом не отмечалось, чтобы нерпы, спасаясь от волны, переходили с одного места на другое в пределах лежбищного участка.

Морфо-литологическая характеристика лежбищных участков. Соседние участки № 1 и № 2 (рис. 2А, 2В) расположены на северо-восточном мысу острова и имеют близкие морфо-литологические характеристики. Каменистые пляжи со стороны берега ограничены относительно высоким клифом, валуны покрывают всю площадь, и звери с трудом перемещаются по такому субстрату. Поэтому нерпы удалялись от береговой линии не более чем на 2.0–2.5 м на первом участке и не более чем на 3–4 м – на втором. Таким образом, территория, используемая зверями на берегу, невелика (табл. 1) и не превышает половины площади пляжей. На втором участке пляж менее широкий, по сравнению с пляжем

первом участке, однако количество залегающих зверей на участках различается в разы. Причина этого – в количестве камней, лежащих в прибрежной литорали. Если на первом участке их очень мало, и основным субстратом для залежек нерп служит берег (пляж), то на втором участке только на камнях, расположенных в воде, могут одновременно залегать до 100 особей (в июне наблюдали 2 таких случая) – больше, чем на участке № 1.

Обычно удаленный от берега субстрат используется в первую очередь и чаще, чем непосредственно берег. Пляжный субстрат на обоих участках не удобен для вылезания зверей, и нерпы вынуждены затрачивать много энергии, чтобы удалиться от уреза воды. Поэтому такая картина наблюдается только когда численность зверей на лежбище большая. По условиям освещенности участки можно отнести к хорошо освещаемым (табл. 1), но в течение дня освещенность меняется и к вечеру поступление солнечной радиации сокращается. Отметим, что первый участок намного ближе к месту подхода многочисленных судов и лодок, доставляющих туристов для посещения одного из лежбищных участков (Купчинский и др., 2023).

Участок № 3 (рис. 2С), расположенный на втором мысу северной стороны острова, начинается с невысокого останца, осколки которого в виде небольшого каменного хаоса лежат в воде. Этот участок является продолжением предыдущего,

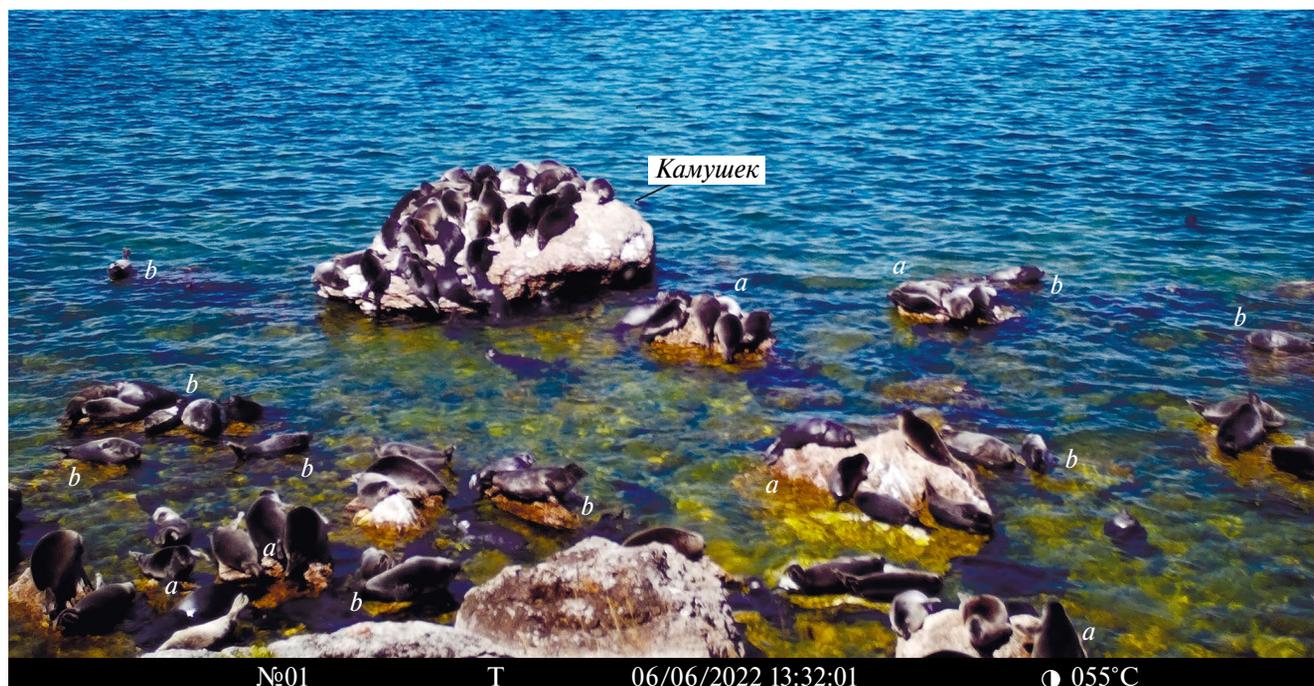


Рис. 4. Лежбищный участок № 6 на северо-восточном мысу о-ва Долгий: *a* – полужатопленные камни, *b* – выступающие над водой камни.

но каменистый пляж здесь шире и сложен мелкими валунами, и благодаря пологости берега у кромки воды нерпы могут осваивать значительную площадь пляжа. На прибрежном мелководье много камней, но основным субстратом для залежек нерп (по численности залегающих особей) служит пляж. Относительно протяженный участок № 4 (рис. 2D) расположен между двумя разрушающимися мысами (фотокамера захватывает и дальний мыс, относящийся к участку № 3). Почти на середине участка на мелко-каменистом фундаменте лежат многочисленные глыбообразные осколки ныне не существующего останца. На остальной части пляжа находятся плохо окатанные валуны мелких и средних размеров, эта часть имеет уклон к воде (круче, чем на участке № 3) и частично заросла овсяницей островной (*Festuca popovii*) (Петров и др., 2023). Вылезать на глыбы, лежащие на суше, нерпам затруднительно (но некоторые особи все же это делают), поэтому значительная часть пляжа не использовалась, а большинство зверей залегали на многочисленных прибрежных глыбовых осколках того же останца и на отдельных камнях, особенно много – на полузатопленных.

Участок № 5 (рис. 2E) хорошо защищен от волнового воздействия, за исключением волны, идущей с С–СЗ стороны. Небольшой пляж (табл. 1) вмещает незначительное количество нерп, и основным субстратом для зверей служат большие скалы в литорали, полузатопленные камни и осколки останца, лежащие на границе вода–суша. Однако между прибрежными камнями и сухой неглубокое мелко пространство и нерпы используют его (по сути, дно) для залегания в “полу воде”. Этим объясняется небольшое количество зверей, которые могут воспользоваться этим лежбищем. На следующем участке (№ 6) пляж вообще отсутствует (рис. 2E), и нерпы образуют залежки на отдельных камнях/скалах, которые полузатоплены (рис. 4b) или из-под воды выступает лишь их небольшая часть (рис. 4a) и из которых самый большой камень носит название Камушек (рис. 4K). При высокой воде перечисленные камни, кроме Камушка, затапливаются и из категории «a» переходят в категорию «b», становясь менее привлекательными для нерп. Но в июне уровень воды был невысоким и все перечисленные структуры использовались как субстрат для залежек.

Участок № 7 (рис. 2F) – это часть левого фланга (ЛФ) лежбища, на котором установлена стационарная видеосистема (под таким названием эта локация фигурирует в наших работах) и является непосредственным продолжением участка № 6. На участке нет пляжа, и субстратом для нерп служат только скалы (камни), лежащие у берега

или полузатопленные⁶. Последний участок № 8 (рис. 2G) является продолжением предыдущего и так же не имеет пляжа, а субстратом для залегания нерп служат такие же скалы (камни), как на соседнем участке. Вершины скал (камней) возвышаются над водой на >1 м, и нерпам забраться на них достаточно сложно, тем не менее в июне посещаемость участка составила 100%, т.е. нерпы присутствовали на лежбище каждый день хотя и в небольшом количестве. При этом весь доступный субстрат использовался под залежки практически полностью, т.е. при большом количестве нерп свободного места может и не оставаться. Поскольку участок расположен на крайнем северо-западном мысу острова (рис. 1), он не защищен от волнового и ветрового воздействия не только с севера, как все остальные участки, но отчасти и с юго-запада.

Последовательность освоения лежбищных участков. Первые заметные залежки нерп (численностью несколько десятков особей) почти одновременно появились 30 мая на лежбищных участках № 2, 3 и 6. 31 мая возникли залежки на участке № 8, а 1 июня – на участках № 5, 4, 7 и 1. Каждый участок имел свои особенности, но в целом первый подход нерп к северному лежбищу о-ва Долгий растянулся на 3 дня. Если 31 мая на участке № 1 нерп не было, то на участке № 2 (по сути, это продолжение первого), количество нерп на субстрате в отдельные часы доходило до 100, хотя звери залегали в основном на литоральных камнях, а не на берегу. К вечеру 1 июня картина изменилась почти на обратную – на первом участке находились 90 особей, а на втором – около 40 (рис. 5). Вероятно, 31 мая – 1 июня начался первый привал нерп к острову, о чем свидетельствуют не только увеличение количества особей на лежбищных участках, но и значительное увеличение количества животных, плавающих в их акваториях. Так, на участке № 3 с утра 1 июня (в 9 ч 20 мин) на суше лежали всего 43 нерпы, но в воде находились 110 особей. Плавающих нерп в акватории участка № 4 наблюдали 30 и 31 мая, но на берег они не выходили. Только в утренних сумерках 1 июня звери выбрались на камни, а к вечеру их численность увеличилась до 100 особей (в воде было ≈50 нерп). Нерпы провели ночь на камнях, в 4 ч следующего дня количество зверей составляло 144 особи, а в воде оставались лишь 6 нерп. Можно предположить, что практически все подошедшие к лежбищу за ночь звери разместились на камнях в прибрежье и непосредственно на берегу. Утром 3 июня на суше было около 100 нерп и 75 нерп плавали в воде; очевидно, что звери продолжали подходить к берегу, поскольку в 10 ч количество лежащих зверей увеличилось до 160 в, а в 13

⁶ На фотографиях также виден Камушек, при анализе он не учитывался, т.к. относится к участку № 6.

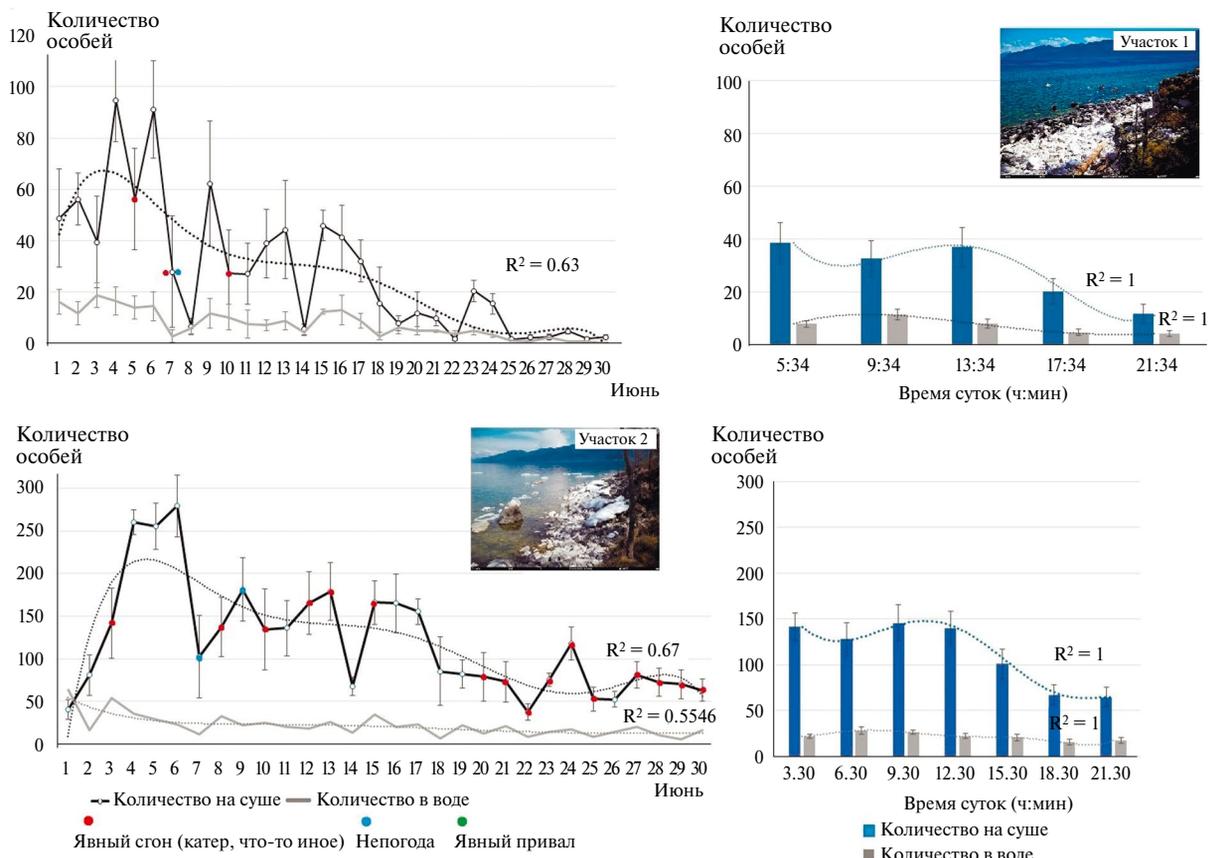


Рис. 5. Динамика численности байкальской нерпы на суше и в воде на лежбищных участках № 1 и № 2 (слева – среднесуточная численность, рассчитанная как средняя численность зверей, ежедневно залегающих на участке, соответственно, по пяти и семи временным срезам; справа – динамика численности зверей в течение суток, рассчитанная как средняя для 30 суток; на врезках – сектора обзора фотоловушек).

ч – до 340. На лежбищном участке № 5 в мае нерп не было, но днем 1 июня их численность составляла 120 особей на суше и 25 в воде.

В дальнейшем в течение июня корреляция (коэффициент r) численность нерп на почти одинаковых и рядом расположенных участках № 1 и 2 была относительно высокой, но ниже, чем на соседних участках № 3 и 4, а также на участках № 4 и 5 (табл. 2), а очень высокая корреляция отмечена между количеством зверей на участках № 2 и 3. Положительная корреляция свидетельствует о достаточно одновременном и однонаправленном изменении численности зверей на сравниваемых участках (будь то ее увеличение, или, напротив, снижение). На отдельных участках с продвижением вдоль берега с востока (участок № 1) на запад (участок № 8) корреляция между N нерп на участке № 1 и последующими уменьшалась и резко сошла на нет, так что N нерп на участке № 6 (с Камушком) уже никак не зависела от N зверей на восточном участке № 1 и довольно слабо коррелировала даже с N на соседних участках № 4 и № 5. Однако

корреляция с N зверей на участке № 8 была выше среднего значения (см. табл. 2), что, на наш взгляд, объясняется той же динамикой N , но возникающей под влиянием фактора беспокойства, который регулярно присутствует на этих локациях, особенно на участке № 6. Мы полагаем, что высокая и очень высокая корреляция ($r > 0.9$) означает, что разные участки занимают зверья одновременно, а значит подход нерп к изучаемому лежбищу был очень массовым, а менее тесная корреляция объясняется разновременным изменением численности, будь то выход на участок или, напротив, уход нерп с участков. Расстояние между участками играет свою роль, но она вторична. Кроме того, существует (пока плохо объяснимая) “избирательность” в использовании даже на менее удаленных и практически идентичных по литологии и морфологии участках (Петров и др., 2021a).

Определить по нашим данным, с какой стороны подошли нерпы, мы не можем, но, если привлечь сведения о ледовой обстановке, то нерпы пришли с северо-востока. Заметим, что согласно прежней

Таблица 2. Коэффициент корреляции (r) между численностью байкальских нерп на разных участках северного лежбища о-ва Долгий в июне 2022 г.

Участок №	Участок №						
	1	2	3	4	5	6	8
1	1						
2	0.82	1					
3	0.77	0.92	1				
4	0.68	0.88	0.86	1			
5	0.75	0.79	0.81	0.86	1		
6	0.15	0.35	0.48	0.55	0.57	1	
8	0.02	0.23	0.31	0.46	0.50	0.80	1

информации нерпы на Ушканьих островах появлялись по мере их постепенного перемещения в южном направлении с лежбищ, которые расположены на северо-восточном берегу озера и на которые они якобы выходили сразу после исчезновения льдов в том районе (Иванов, 1938). Имеется и альтернативный взгляд, согласно которому нерпы собираются в районе береговых лежбищ (с последующим выходом на берег) в связи со “значительными концентрациями объектов питания в этом районе” (Пастухов, 1993, с. 119). Оба утверждения не имеют под собой никакой доказательной базы и являются явно ошибочными.

Временная динамика численности. Судя по полиномиальному тренду, динамика численности нерп в течение июня на участках № 1 и № 2 была схожей, за исключением отдельных моментов. Количество зверей быстро увеличивалось и достигло пика 4–6 июня. Но 5 июня на участке № 1 численность резко сократилась, восстановившись на следующий день (рис. 5). Этот “провал” в графике возник из-за катера, который прошел слишком близко к мысу и спугнул значительную часть залежки. Второе резкое падение численности произошло 7 июня: в 12–13 ч все звери покинули оба участка и в этот день уже не вернулись (смотрите ниже). На следующий день численность зверей на первом участке так и не восстановилась, а на втором – напротив, произошел привал и в 9 ч 30 мин на нем лежали >220 нерп. Заметим, что 7 июня на Байкале наблюдалось волнение силой в 3–4 балла (“с беляком”) и, хотя волна затрагивала только первое лежбище и то косвенно, непогода могла отразиться на поведении нерп. Дальнейшая динамика численности зверей была схожей: достигнув максимума 4–6 июня, она стала уменьшаться и во второй декаде июня сократилась в среднем в 2 раза. В третьей декаде произошло второе двукратное сокращение средней численности, к концу месяца она уменьшилась на первом участке до нуля, на втором – до 60–70

(рис. 5). Максимальное количество зверей на суше на первом лежбище отмечено 4 июня (150 особей), а на втором – 6 июня (390 особей, из них 300 – непосредственно на пляже).

Численность нерп в воде была значительно меньше, чем на суше, и в целом эти величины имели положительную корреляцию, но на участке № 1 $r = 0.84$, а на участке № 2 – только 0.39. Разная степень корреляции может быть связана с неодинаковым фактором беспокойства со стороны людей на рассматриваемых участках (рис. 5). Но, вероятно, тесная положительная корреляция (как на участке № 1) возникает, когда количество нерп, желающих воспользоваться берегом (каменьями), существенно превосходит возможности лежбищного участка. Ротация нерп, залегающих на лежбище, происходит относительно редко (Петров и др., 2021), и сомнительно, что одни и те же индивидуумы будут подолгу плавать в поисках свободного места на ограниченной акватории. Если при этом численность нерп в воде остается большой, то должно существовать и активное пополнение плавающих животных. Поэтому, несмотря на то что на лежбище остается немного свободного места (чем больше численность нерп на субстрате), в прилегающей акватории сохраняется большое количество особей, нуждающихся в пребывании на субстрате. Наконец, с учетом географического положения участка № 1, этих зверей можно принять за мигрантов. На участке № 2 в воде 1 июня нерп было много весь день, в 15 ч 30 мин – не менее 90 особей (на ≈60% больше, чем на суше). Но, судя по следующему стоп-кадру, на сушу они не вышли, а исчезли. Поскольку на других участках о-ва Долгий мы их следов не обнаружили, можно предположить, что звери ушли на другие острова, но так ли это – предстоит выяснить.

Падение N нерп к концу июня практически до нуля, отмеченное на участке № 1, – феномен, связанный с присутствием на лежбище птиц. Это единственный лежбищный участок, на котором

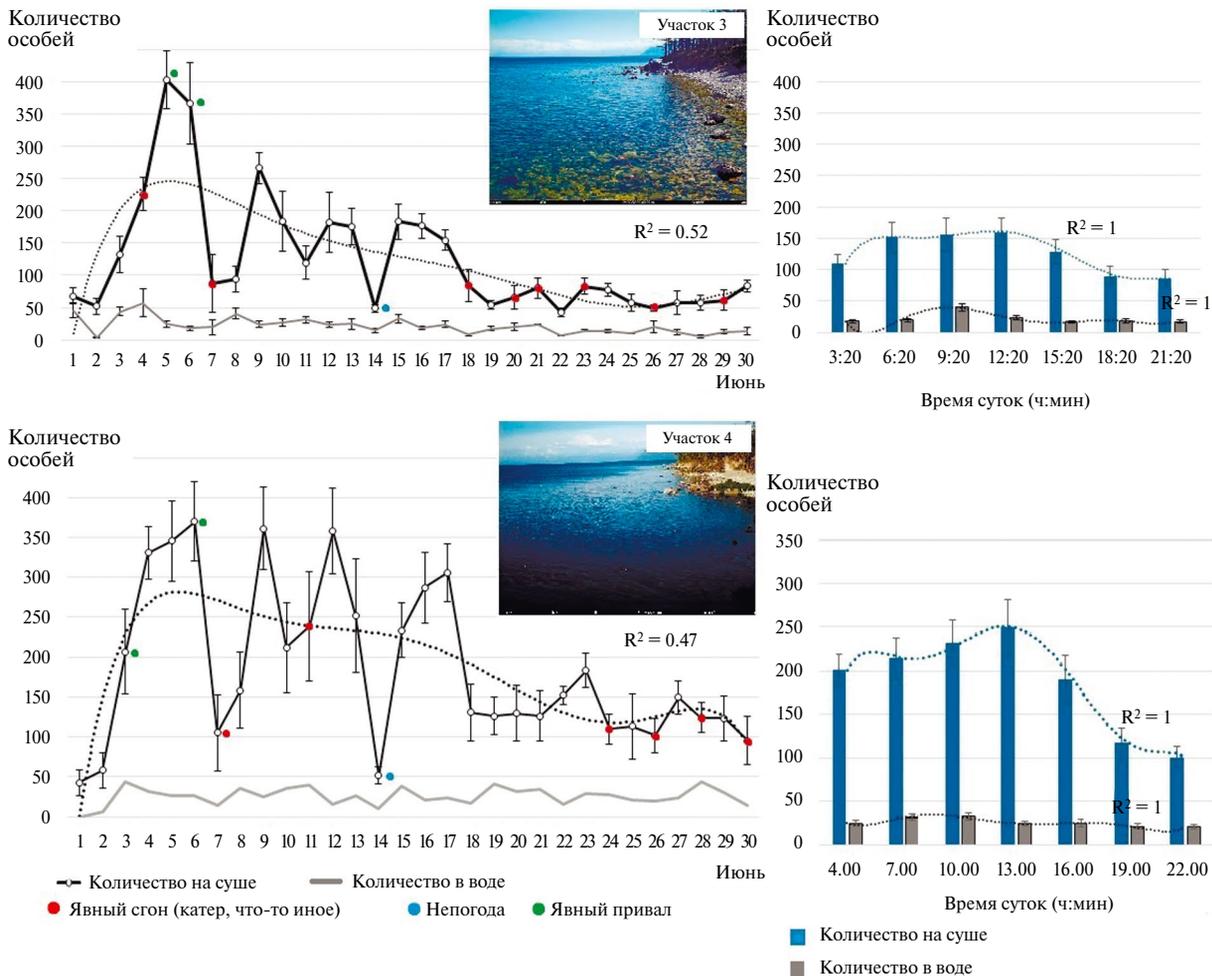


Рис. 6. Динамика численности байкальской нерпы на суше и в воде на участках № 3 и № 4 (пояснения см. рис. 5, расчеты по семи временным срезам).

нерпы сталкивались с несколькими видами птиц, большинство из которых не несли опасности для нерп, но последние все равно сторонились их. Некоторые птицы явно повлияли на поведение зверей. В частности, многодневное присутствие на пляже большого крохалея (*Mergus merganser*) и длинноносого крохалея (*M. serrator*) (с 11 июня до конца месяца) поначалу привело к изменению топографии залегания нерп на лежбище: звери перестали выходить на коренной берег, предпочитая залегать на камнях на некотором удалении от берега, что отразилось на численности нерп на лежбище. Через несколько дней нерпы перестали выходить не только на камни, но и вообще подплывать к лежбищу (рис. 4) (Овдин, Петров, 2024).

На лежбищном участке № 3 уже 4 июня численность зверей достигала 200–250 особей (результат первого привала), а 5 и 6 июня наблюдался второй мощный привал (или продолжался

первый), и в отдельные часы *N* нерп была не меньше 600 особей (рис. 6). Примечательно, что 6 июня численность нерп на камнях тесно коррелировала с их численностью на пляже ($r = 0.90$) и в течение дня составляла в среднем 20% общего количества зверей, лежащих на твердом субстрате. При этом наблюдалась тесная корреляция *N* зверей на суше и в воде ($r = 0.93$), чего в целом в июне не было ($r = 0.34$). К сожалению, привал нерп 7 июня был грубо прерван появлением прямо на лежбище скоростного катера (зафиксирован на фото в 12 ч 20 мин). Зверь покинули лежбище и не появлялись на нем почти сутки. Катер простоял у берега несколько часов и приехавшие на нем люди, очевидно, высаживались на берег. Такие мощнейшие факторы беспокойства отразились на животных, залегающих и на соседних участках. Приходится допустить, что либо катер подходил к острову, не соблюдая осторожности (на высокой скорости,

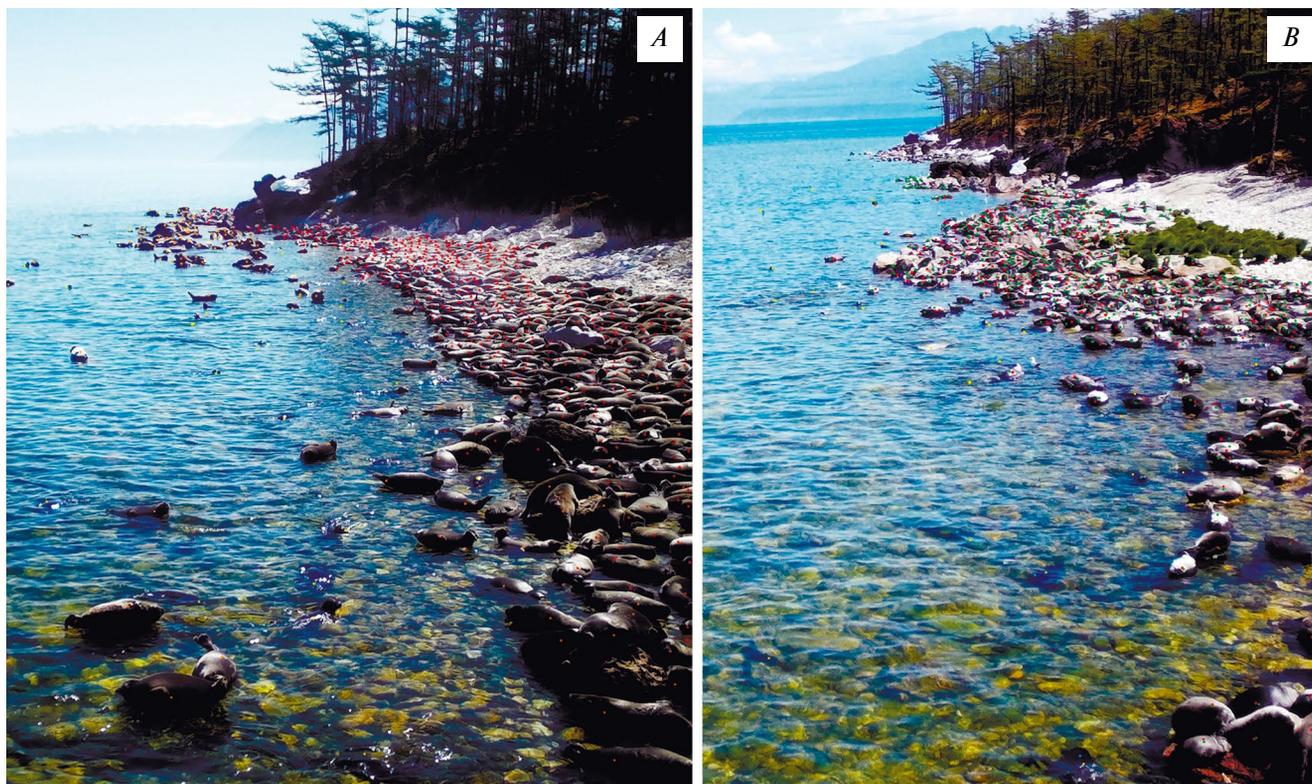


Рис. 7. Численность байкальских нерп 6 июня 2022 г.: А — на лежбищном участке № 3 (в 9 ч 22 мин), В — на участке № 4 (13 ч 22 мин). Обратите внимание на температуру воздуха (°С).

создавая сильный шум), либо зверей спугнули высадившиеся на берег люди.

В дальнейшем 9 июня наблюдался менее мощный подход нерп, после чего количество зверей на лежбище постепенно уменьшалось (провал 14 июня связан с непогодой) и в заключительную декаду месяца стала вовсе небольшой (рис. 5). Обращает на себя внимание участвовавшие сходы нерп, начиная с 18 июня, причем из 8 отмеченных сходов, 3 произошли на дальнем мысу, т.е. зверей могли сгонять с соседнего более восточного участка № 2. В течение месяца на лежбище (на суше и на воде) довольно часто, но не в большом количестве, появлялись разные птицы, не оказавшие никакого видимого влияния на тюленей.

В начале июня динамика численности нерп на лежбищном участке № 4 была такой же, как на участке № 3 (рис. 6), вплоть до появления на соседнем участке катера 7 июня. После 13 ч все нерпы ушли с лежбища, но, в отличие от ситуации на соседнем участке, здесь несколько нерп (22 особи) вновь появились немного раньше, 8 июня в 4 ч. К концу первой декады численность зверей на лежбище в целом оставалась высокой, но очень варьировала. В третьей декаде нерп стало заметно меньше, но в среднем около 100 особей

продолжали его использовать. Количество зверей на суше и в воде имело слабую положительную корреляцию ($r = 0.20$). Максимальная численность нерп на участке отмечена 6 и 9 июня, соответственно, 510 и 565 особей (на суше), т.е. было сопоставимо с таковой на участке № 4 (рис. 7).

Когда залежка включала сотни особей, нерпы не только располагались вдоль берега, но и удалялись от уреза воды на 10–12 м (рис. 7). В этом случае звери лежали очень плотно, тесно соприкасаясь телами. Вообще такое поведение животных, особенно характерное во время отдыха (сна), традиционно рассматривают как проявление коллективной терморегуляции: животные собираются в группы, уменьшая поверхность тела, с которой происходит потеря тепла (Слоним, 1979). Ластоногие не исключение. Например, показано, что южные морские слоны (*Mirounga leonine*) залегают на береговых линных лежбищах большими группами (и особенно большими в дни с неблагоприятными метеорологическими условиями), именно из-за термической выгоды — благодаря агрегации понижаются затраты на термогенез, особенно у особей, которые находятся в центре скопления (Chaise et al., 2018). В нашем случае значительное количество байкальских нерп на лежбищах также продолжают линьку. Вероятно, крупные агрегации формируются на субстрате, который является

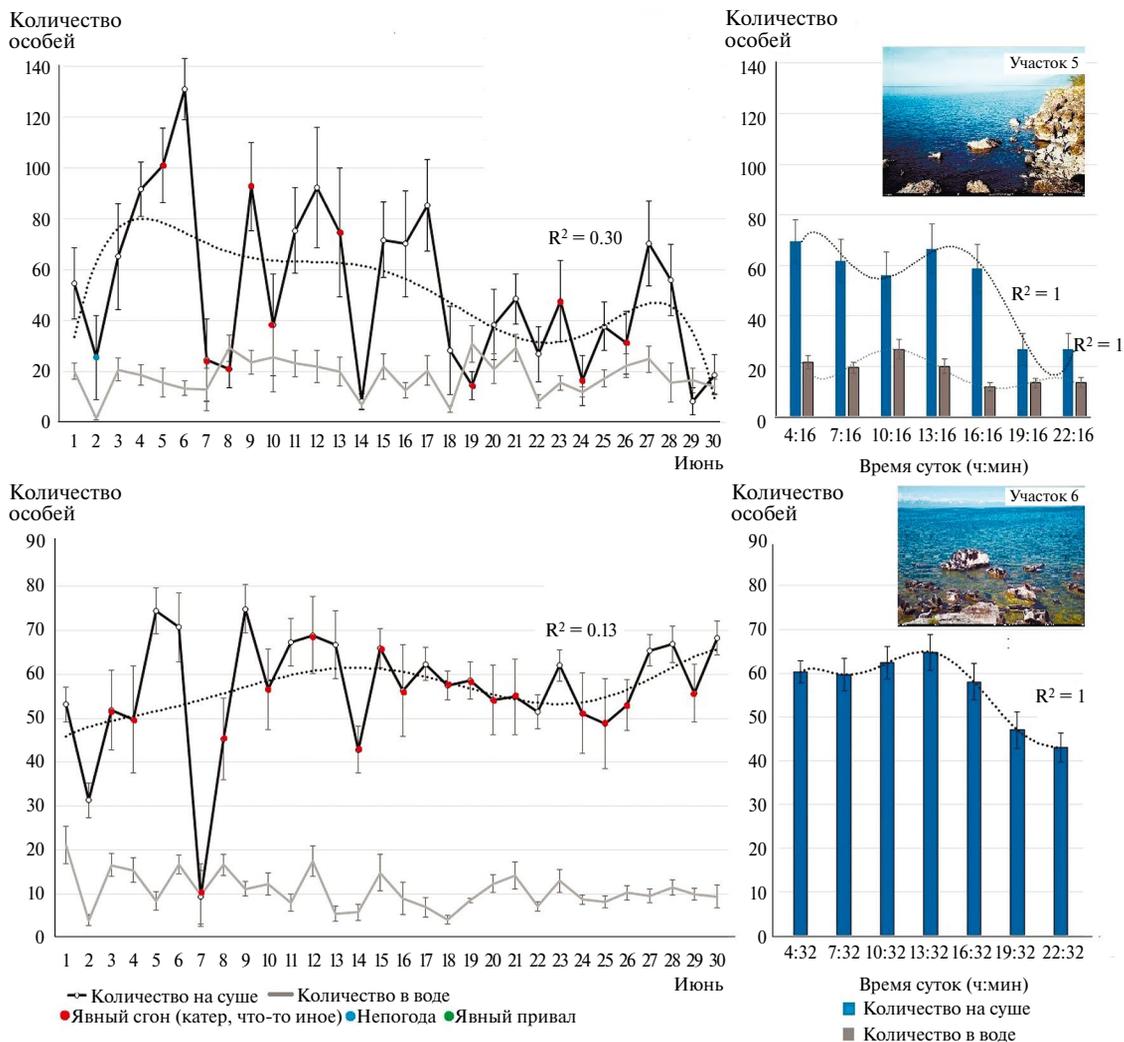


Рис. 8. Динамика численности байкальской нерпы на суше и в воде на участках № 5 и № 6 (пояснения см. рис. 5, расчеты по семи временным срезам).

наиболее благоприятной средой обитания для линяющих нерп (хотя там присутствуют и вылинявшие особи). Однако, кроме подобных преимуществ, обитание в тесноте имеет и негативные последствия, в частности свобода движения особей в агрегациях крайне ограничена и в случае возникновения опасности звери не могут быстро укрыться в воде. Береговая залежка байкальских нерп, включающая сотню особей, в случае панического бегства целиком уходит с берега в течение 60–90 с. Кроме того, звери, за исключением тех, которые занимают периферию агрегации, в отсутствие угрозы не могут покинуть берег по собственной воле и вынуждены подчиняться “стадному” поведению.

На участке № 5 единственный привал наблюдался 5 и 6 июня, т.е. в те же сроки, что на предыдущих участках. Максимальное количество нерп

на участке отмечено утром 6 июня (>160), причем на берегу лежали не более 25% зверей, остальные располагались на камнях и скалах. Участок № 5 отстоит от других на относительно большом расстоянии и находится за тремя небольшими мысами-останцами, т.е. звери на участке № 5 не должны были видеть катер, подошедший к лежбищу № 3. Тем не менее резкое снижение численности нерп на этом участке произошло в то же время (рис. 8), что и на других участках. Дальнейшая динамика численности на участке № 5 похожа на таковую на участке № 4: после того как в середине месяца происходили скачки численности, в третьей декаде июня она сократилась в среднем более чем в 2 раза. Количество зверей на суше и в воде имеют слабую корреляцию ($r = 0.19$).

по причине поведения самих нерп, залегающих на Камушке — оно несколько отличается от поведения зверей, залегающих на берегу или на камнях в литорали (Купчинский и др., 2023). Наконец, этот участок наименее подвержен волновому воздействию и звери остаются на нем даже в непогоду (разумеется, не в штормовую). О привязанности нерп к Камушке говорит тот факт, что из-за возможности попытаться выбраться на него через лаз (самое удобное место) у нерп часто возникают драки в воде, практически никогда не наблюдаемые около других камней.

Лежбишный участок № 7 является продолжением предыдущего участка и численность нерп, залегающих на нем, безусловно отражает многочисленные сходы зверей, предположительно, из-за воздействия фактора беспокойства. Сходы нерп отмечены в 15 из 30 дней наблюдения, а 10, 13, 15, 21 и 27 июня звери частично или полностью покидали залежки по два раза. Количество нерп в воде в первые два дня появления нерп у лежбища (1 и 2 июня) не отличалось от численности залежек на камнях, однако в дальнейшем в воде нерп всегда было в разы меньше, чем на твердом субстрате (рис. 9), и в целом в июне корреляция между этими переменными была слабой ($r = 0.30$). В течение месяца численность нерп на участке значительно варьировала, и в третьей декаде наблюдалась тенденция к ее уменьшению, однако в конце месяца нерп снова стало больше. Максимальная численность зверей на этих камнях (не считая Камушка, присутствующего на стоп-кадрах) составляла 60 особей. Геометрия некоторых камней делает их труднодоступными, и их использование требует определенных усилий со стороны нерп, поэтому экологическая емкость участка небольшая (табл. 1).

Динамика численности нерп на участке № 8 на начальном этапе освоения берега была такой же, как на других участках: количество зверей увеличивалось до 6 июня. Но 7 июня лежавшие с утра нерпы в 11-м часу покинули берег, и в этот день не вернулись. То есть произошло то же самое, что и на участках № 3–7. В данном случае вопрос «почему» еще более уместен — локация участка очень далека от участка № 3 (находится на северо-западном мысу острова). В дальнейшем явных привалов так и не случилось, но вариабельность численности животных на суше была высокой и в последней декаде июня увеличилась, а не понизилась как на других участках (рис. 9). Всего по стоп-кадрам отмечено минимум 15 сходов нерп (предположительно не добровольных). Максимальная численности нерп на суше отмечена 6 и 13 июня (по 34 особи), а в воде — 6 и 15 июня (50 и 70 особей). Еще одно отличие: количество нерп в воде 1, 2 и 3 июня было сопоставимо с численностью зверей на камнях, но в дальнейшем,

как обычно, в воде нерп всегда было в разы меньше, чем на твердом субстрате (рис. 9), однако численность зверей на суше и в воде имела слабую отрицательную корреляцию ($r = -0,015$) (на других участках она была положительной). Мы полагаем, что такую картину можно объяснить характером лежбишного субстрата и отсутствием легко доступного берега, а также положением участка на северо-западной оконечности острова.

Суточная динамика численности, определяемая как среднее количество нерп на лежбище в течение суток, рассчитанное по данным за 30 дней июня, была очень похожа на всех участках, но все же можно выделить два типа. Без сомнения, в хорошую (тихую) погоду звери остаются на лежбищах всю ночь, во всяком случае, заполняемость лежбищ начиналась с ночи. На участках № 1, 2, 5 и 8 в темное время суток численность была высокой, утром она немного понижалась, но в первой половине дня увеличивалась и достигала максимума. После 12–14 ч численность достоверно уменьшалась до минимальных за сутки величин (рис. 5, 8, 9). Примечательно, что на участке № 2 в третьей и четвертой декадах июня резкое сокращение численности нерп в 18 случаях отмечалось в 18 ч 30 мин, причем часто в это время звери буквально покидали лежбище. На участках № 3, 4, 6 и 7 в темное время суток численность была тоже большой, но днем она становилась еще больше, а к вечеру, как и в первом случае, значительно понижалась (рис. 6, 8, 9). Общим моментом является то, что в обоих вариантах максимум зверей отмечался днем, около 12–14 ч, но в сумеречно-ночное время также фиксируется много зверей. К примеру, на участке № 6 в 1 ч 30 мин нерпы на камнях отмечены по меньшей мере 24 раза, а на участке № 7 присутствуют по меньшей мере на 17 фотографиях, сделанных около 2 ч, идентифицированы залежки нерп; в другие дни либо нерпы отсутствовали, либо ночи были темными, и звери даже не угадывались. Достаточно схожая суточная динамика численности нерп на всех участках, независимо от их экологической емкости, свидетельствует о реальном наличии определенного порядка выхода нерп на сушу в течение дня. Есть мнение, что нерпы покидают лежбища на ночь, чтобы покормиться (Пастухов, 1993), однако, как мы видим, это далеко не так.

Фактор беспокойства. Даже на наших стоп-кадрах были замечены случаи явного антропогенного воздействия. Например, в акватории участка № 5 зафиксированы два катера, идущих курсом на лежбище (9 и 20 июня), а на стоп-кадрах, полученных в одно и то же время (в 13 ч 16 мин) 17 и 19 июня, четко виден коптер (!), пролет которого дважды согнал нерп, лежащих за правым мысом-останцем (на воде были видны многочисленные плавающие

нерпы). О сгоне нерп 7 июня сказано выше. На рис. 5, 6, 8 и 9 красными точками отмечены дни, когда регистрировали массовые сходы нерп в воду. По нашим наблюдениям, нерпы уходят с лежбища, регулярно посещаемого туристами (в данном случае это участки № 6–8), чаще всего в результате испуга (Петров и др., 2021а; 2021б). Но на лежбищных участках № 2–5, предположительно не посещаемых людьми, причины сходов нерп не всегда понятны, и возможно, что и там спорадически обнаруживается фактор беспокойства. Динамика численности нерп на участках № 6–8, служащих моделью лежбищ, регулярно испытывающих антропогенное воздействие, отличалась от динамики на других участках, теоретически не испытывающих такового, тем, что численность нерп на них оставалась относительно постоянной и мало отличалась от начальной на протяжении второй декады и не сокращалась в третьей декаде (сравните графики на рис. 5, 6, 8 и рис. 8 и 9). Но это скорее результат малочисленности залежек (рис. 8 и 9): если при испуге какое-то количество нерп сходили в воду, то они быстро возвращались⁷, а случаи, когда звери надолго вообще покидали лежбище, относительно редки (Петров и др., 2021, 2021а). Поскольку чаще всего не сильно напуганные животные вскоре возвращаются на лежбища (особенно быстро — на прибрежные камни, но не на берег), то такие сходы не особо влияли на общую динамику. Конечно, не исключено, что в некоторых случаях нерпы покидали лежбище по своей инициативе (т.е. без видимых причин), проявляя таким образом скоординированное групповое поведение.

Количество зверей, посетивших лежбище. Сколько нерп посещают береговые лежбища — вопрос не столько дискуссионный, сколько не изученный. Пастухов (1993) считал, что значение береговых лежбищ в жизни нерпы близко к нулю и на берег ежегодно выходит ничтожная часть популяции (<1%). По нашим оценкам, на лежбищах малых Ушканьих островов одновременно могут залегать не менее 5000 особей (Петров и др., 2023). Другие исследователи количество животных на лежбищах малых Ушканьих островов оценивали визуально и с помощью малых БПЛА. Результаты изложены в виде тезисов, согласно которым в июле — августе 2022 г. на лежбищах залегали от 300 до 3500 тыс. особей (Крученкова, Шибанова, 2021). По результатам тех же девяти облетов (один раз в день) и визуальных учетов сделан вывод, что общее количество нерп на островах непостоянно, а их распределение между островами неравномерно, но на островах “прослеживаются общие закономерности динамики численности” (Шибанова

⁷ И в данном случае нерпы в основном именно возвращались, а не приходили другие особи.

и др., 2021; Крученкова, Шибанова, 2021; Ильина и др., 2022). При облете лежбищ 14 августа 2022 г. на трех малых Ушканьих островах были зафиксированы почти 3000 зверей, и большинство залегали на о-ве Круглый, а на лежбище о-ва Долгий отмечены всего 16% особей. Через неделю (22 августа) общая численность нерп на островах была в 3.3 раза меньше, но распределение по островам осталось прежним (Петров и др., 2023).

Исходя из зафиксированного фотоловушками среднего количества зверей, ежедневно находящихся на лежбищных участках в июне 2022 г. (ежедневное суммарное количество особей / количество подсчетов на фото-срезах), ежедневно на лежбище в среднем находились 618 нерп (табл. 3). Больше всего нерп побывало на участке № 4 (30%), расположенном посередине лежбища, вдаль от крайних мысов. На участках № 3 и 2 нерп было почти поровну (20 и 19%, соответственно). На участках, расположенных ближе к северо-восточному и северо-западному мысам, ограничивающим северное лежбище, или на этих мысах, зверей было меньше всего: на участке № 1 45%, и на четырех участках у северо-западного мыса (№№ 5–8) около 26%. Похоже, что звери отдают предпочтение не крайним мысам, в большей мере подверженным влиянию внешних факторов (ветру, волнению), а более спокойным местам северного берега (рис. 1).

Вопрос, сколько особей на Ушканьих островах выходят на берег и какое-то время проводят на нем, остается открытым, но, по нашему мнению, таких особей несколько тысяч. При этом на соседних островах архипелага (о-в Круглый и о-в Тонкий) также существуют лежбища, посещаемость которых бывает даже больше, чем посещаемость лежбища на о-ве Долгий (Петров и др., 2023).

Насколько представленные данные по лежбищным участкам № 6, 7 и 8 соответствуют материалам, полученным на северо-западном мысу острова в 2022 г. с помощью видеосистемы (они приведены в работе Петрова с соавторами (2023))? Суммарная площадь этих участков почти полностью совпадает с площадью сектора видеонаблюдения. Как и ожидалось, по сравнению с данными постоянного наблюдения, фотосъемка с большим временным интервалом упускает многие детали. Например, по данным фотоловушек 30 мая нерпы появились на лежбищном участке с Камушком (№ 6), но отсутствовали на участке № 7, то по данным видео наблюдений животные там присутствовали (Петров и др., 2023). На видео значительно больше (чаще) фиксируется сходов зверей в воду, и по характерному поведению нерп можно определить причину сходов, чего по фотоматериалам сделать сложно. Так, по данным видео наблюдений,

Таблица 3. Количество байкальских нерп на разных участках северного лежбища о-ва Долгий на всех фото-срезах, полученных в июне 2022 г.

Количество	Участок №								Σ_{1-8}
	1	2	3	4	5	6	7	8	
Особей /мес.	842	3594	3777	5581	1569	1695	910	564	18532
Особей /день	28	120	126	186	52	57	30	19	618
%	4.5	19.3	20.4	30.1	8.6	9,1	5	3	100

в течение 30 дней по вине человека нерпы 36 раз покидали “безопасный” Камушек и по меньшей мере 129 раз сходили в воду в большем или меньшем количестве (Петров и др., 2023). Однако основные моменты функционирования этих лежбищных участков, включая суточную динамику численности, уловлены верно.

Оценки экологической емкости лежбищных участков (№ 1–8), как сказано выше, основывались на максимальной численности нерп, которая наблюдалась на том или ином участке, и в сумме этот показатель составил 2400 особей. То есть можно полагать, что возможности площади северного лежбища на о-ве Долгий в июне в среднем использовались только на 26%. Экологическая емкость рассчитывалась с учетом площадей лежбищных участков (площадь каждого участка оценивали приблизительно по кадрам, полученным с помощью БПЛА). Поскольку фотоловушка охватывала не все локации, на которых залегают нерпы (рис. 2), то с учетом этих неохваченных площадей емкость лежбищ на северной стороне о-ва Долгий увеличится до 2600–2700 особей. На 1 июня 2022 г. уровень воды составлял 456.41 м над ур. м., к концу месяца он увеличился всего на 14 см, а к концу июля – еще на 16 см (<https://rushydro.ru/informer/>). То есть оценки экологической емкости проведены при относительно низком уровне воды и в маловодный год. Поэтому полученную величину можно считать близкой к максимально возможной. Напомним, что в июне наблюдается самый низкий уровень воды и это обычно самое востребованное и благоприятное время для формирования береговых залежек. В дальнейшем, в летние и осенние месяцы уровень воды повышается и вместимость лежбища будет уменьшаться, но частота посещения лежбищ и численность зверей на них обычно также уменьшаются. Причинами последнего выступают не только неустойчивые метеорологические условия, но и некие внутривидовые процессы, приводящие, с одной стороны, как бы к не мотивированным и непредсказуемым массовым уходам животных с лежбищ или, наоборот, – к массовому почти одновременному подходу (привалу) зверей. Наша оценка экологической емкости дает лишь представление о количестве байкальских

нерп, которые могут воспользоваться лежбищами, в данном случае, лежбищем на о-ве Долгий.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Подтверждено, что байкальские нерпы начинают подходить к о-ву Долгий спустя несколько дней после полного очищения северной части озера от дрейфующего льда при установлении тихой погоды. Первые и немногочисленные залежки на северной стороне острова тюлени начали формировать на северо-восточных участках (№ 2 и 3), что, с учетом дислокации последних льдов, можно расценивать как показатель подхода нерп с северо-восточных акваторий. В течение трех дней нерпы появлялись в акватории всех лежбищных участков на северной стороне острова, после чего выходили на прибрежные камни, а затем и на берег. Численность нерп на разных участках была достоверно разной, что определялось разной площадью доступного нерпам субстрата и характером самого субстрата – при отсутствии берега (пляжей) *N* нерп большой быть не может. Кроме того, вероятно, у нерп существуют свои предпочтения, в частности на участке № 6, расположенном на северо-западной оконечности острова, нерпы начали выходить на субстрат одновременно с нерпами на северо-восточных участках (первая нерпа лежала на Камушке). Между численностью нерп на близко расположенных участках существует тесная положительная корреляция. Временная динамика численности зверей в течение июня на лежбищных участках № 1–8 имела несколько общих моментов. Это довольно быстрое увеличение численности зверей в начале первой декады с достижением максимальных значений 5–6 и утром 7 июня и ее резкое сокращение днем 7 июня (на некоторых участках до нуля). Причиной массового ухода нерп с лежбищ был экстраординарный фактор беспокойства (в виде быстрогохода катера), который присутствовал на лежбище на протяжении многих часов. С этого момента естественная динамика заполняемости лежбищ нерпами была не только нарушена, но, скорее всего, прервана. Новое увеличение численности зверей на участках началось 8 июня сначала на участках № 6–8, удаленных

от источника беспокойства, и позже — на участках № 1–5 (с 8–9 июня). Однако, возможно, и на наш взгляд, даже скорее всего, говорить о процессе *восстановления* численности не приходится, поскольку на место согнанных зверей пришли другие особи и начался второй этап освоения берега. Во второй декаде июня численность нерп на лежбищных участках была относительно высокой, но в основном меньше, чем до утра 7 июня, а в третьей декаде количество зверей на участках № 1–5 значительно сократилось. На участке № 6 в силу его специфики количество нерп в залежках весь месяц оставалось относительно стабильным, а на участках № 7 и 8 площадь субстрата и, соответственно, численность нерп, были настолько малы, что ее динамика вряд ли может отражать реальную картину.

На всех лежбищных участках, независимо от их емкости, отмечена близкая суточная динамика численности нерп, что свидетельствует о реальном наличии определенного порядка использования суши в течение дня. Пропуская нюансы, суточная динамика численности выглядела так. Ночью и в утренних сумерках численность была высокой, ранним утром она незначительно менялась (понижалась в одних локациях и увеличивалась в других) и в первой половине дня везде увеличивалась, достигая максимальных значений к 12–14 ч. К вечеру численность достоверно уменьшалась до минимальных за сутки величин. Наблюдения показали, что незначительные колебания T_a в течение месяца заметного влияния на посещаемость лежбища нерпами не оказывают и численность зверей на берегу не зависит от нее. Но при одновременном воздействии даже незначительного ветра и волнения нерпы покидали места, подвергаемые прямому внешнему воздействию. Получить определенный ответ на вопрос, есть ли различия в функционировании лежбищных участков, подвергаемых антропогенному воздействию, и участков лежбища, не испытывающих такового, не удалось, поскольку поведение (реакция) животных в ответ на фактор раздражения различается на малочисленных лежбищных участках (таких, как № 6–8), и на участках, вмещающих сотни особей. Для ответа на этот вопрос необходимо привлечь данные, полученные на других островах, почти не испытывающих антропогенного влияния. Экологическая емкость лежбища на северной стороне о-ва Долгий в условиях 2022 г. составила 2600–2700 особей. Это предполагает, что данное лежбище за сезон могут посетить несколько тысяч нерп даже с учетом сезонного уменьшения посещаемости лежбища (частоты выходов и численности особей).

Исследование показало хорошие информационные возможности использования фотоловушек в полевых исследованиях, и несомненным положительным моментом такого методического подхода

является охват практически всей площади лежбища на острове Долгий.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят Разуваева А.Е., осуществляющего техническое обслуживание фотоловушек.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Данная работа финансировалась за счет бюджета Байкальского музея СО РАН в рамках темы № 121032900077–4 “Экологическая диагностика изменений некоторых элементов биогеоценозов территории Восточной Сибири”. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было. В работе использовано оборудование “Научно-производственного центра Байкал” коллективного пользования (<https://ckp-rf.ru/catalog/ckp/3213559>).

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

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

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Иванов Т.М., 1938. Байкальская нерпа, ее биология и промысел // Известия Биолого-географического НИИ при Восточно-Сибирском государственном университете. Т. 8. Вып. 1–2. С. 1–119.
- Иванов К.М., Купчинский А.Б., Овдин М.Е., Петров Е.А., Сыроватский А.А., Шабанов Д.Е., 2022. Опыт применения БПЛА в экологических исследованиях популяции байкальской нерпы (*Pusa sibirica* Gm.) в период начала формирования береговых лежбищ // Международный научно-исследовательский журнал. № 8 (122). С. 1–12. <http://dx.doi.org/10.23670/IRJ.2022.122.106>
- Ильина П.О., Шибанова П.Ю., Глазов Д.М., Соловьёва М.А., Рожнов В.В., 2022. Визуальные учеты численности байкальской нерпы (*Pusa sibirica*) на летних береговых лежбищах острова Тонкий архипелага Ушканьи острова // Млекопитающие в меняющемся мире: актуальные проблемы териологии (XI Съезд Териологического общества при РАН). Материалы конференции с международным участием, 14–18 марта 2022 г., г. Москва, ИПЭЭ РАН. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 130.
- Крученкова Е.А., Шибанова П.Ю., 2021. Использование беспилотного летательного аппарата для

- проведения регулярных учетов байкальской нерпы на летних береговых лежбищах архипелага Ушканьи острова // Материалы Международного молодежного научного форума «ЛОМОНОСОВ-2021». Отв. ред. И.А. Алешковский, А.В. Андриянов, Е.А. Антипов, Е.И. Зимакова. [Электронный ресурс] М.: МАКС Пресс.
- Купчинский А.Б., Петров Е.А., Овдин М.Е., 2021. Первый опыт применения дистанционного мониторинга берегового лежбища байкальской нерпы (*Pusa sibirica* Gm.) // Биота и среда природных территорий. № 2. С. 77–94. http://dx.doi.org/10.37102/2782-1978_2021_2_6
- Купчинский А.Б., Овдин М.Е., Петров Е.А., 2023. Антропогенное влияние на байкальскую нерпу (*Pusa sibirica* Gm.) в береговой период ее жизни (по материалам 2022 года) // Биосфера. Т. 15. № 3. С. 56–60. <http://dx.doi.org/10.24855/biosfera.v15i3.826>
- Купчинский А.Б., Овдин М.Е., Петров Е.А., 2024. Влияние абиотических и антропогенного факторов на использование байкальской нерпой (*Pusa sibirica* Gmelin, 1788) берегового лежбища на о. Долгий (Ушканьи острова, Байкал) по материалам 2021 г. // Биосфера. Т. 6. № 1. С. 68–83. <https://doi.org/10.24855/biosfera.v15i4.864>
- Овдин М.Е., Петров Е.А., 2024. Взаимоотношения байкальской нерпы (*Pusa sibirica* Gm.) и птиц на летних береговых лежбищах по наблюдениям на о-ве Долгий (Ушканьи острова, оз. Байкал) // Животные в экосистемах Внутренней Азии: фундаментальные и прикладные аспекты / Материалы всероссийской конференции с международным участием, посвященной юбилею доктора биологических наук, профессора Ц.З. Доржиева (Улан-Удэ, 15–17 февраля 2024 г.). Улан-Удэ: Издательство Бурятского государственного университета имени Доржи Банзарова. С. 246–250.
- Пастухов В.Д., 1993. Байкальская нерпа: биологические основы рационального использования и охраны ресурсов. Новосибирск: ВО Наука. 272 с.
- Петров Е.А., Купчинский А.Б., Фиалков В.А., Бадардинов А.А., 2021. Значение берега в жизни байкальской нерпы (*Pusa sibirica* Gmelin 1788, Pinnipedia). № 3. Функционирование лежбищ байкальской нерпы на о. Тонкий (Ушканьи острова, оз. Байкал) по материалам видео наблюдений // Зоологический журнал. Т. 100. № 7. С. 823–840. <https://doi.org/10.31857/S0044513421070102>
- Петров Е.А., Купчинский А.Б., Фиалков В.А., Бадардинов А.А., 2021а. Значение берега в жизни байкальской нерпы (*Pusa sibirica* Gmelin 1788, Pinnipedia). № 4. Поведение нерпы на береговых лежбищах на о. Тонкий (архипелаг Ушканьи острова, оз. Байкал) по материалам видео наблюдений // Зоологический журнал. Т. 100. № 10. С. 1175–1194. <https://doi.org/10.31857/S0044513421080092>
- Петров Е.А., Купчинский А.Б., 2023. Мирное поведение байкальской нерпы (*Pusa sibirica* Gmelin 1778) на береговом лежбище // Биота и среда природных территорий. Т. 11. № 3. С. 53–74. https://doi.org/10.25221/2782-1978_2023_3_4
- Петров Е.А., Купчинский А.Б., 2023а. Агонистическое поведение байкальской нерпы *Pusa sibirica* (Gmelin, 1778) на береговых лежбищах: агрессивные и умиротворяющие паттерны // Биота и среда природных территорий. Т. 11. № 3. С. 5–26. https://doi.org/10.25221/2782-1978_2023_4
- Петров Е.А., Купчинский А.Б., 2023б. Основная причина выхода байкальской нерпы (*Pusa sibirica* Gm.) на береговые лежбища – растянутая смена волосяного покрова (линька) на фоне потепления климата // Зоологический журнал. Т. 102. № 1. С. 1–14. <https://doi.org/10.31857/S0044513423010087>
- Петров Е.А., Купчинский А.Б., Сыроватский А.А., 2023. Ушканьи острова (оз. Байкал), их роль и значение в жизни байкальской нерпы (*Pusa sibirica* Gmelin 1788, Pinnipedia) в современных условиях // Зоологический журнал. Т. 102. № 12. С. 1421–1438. <https://doi.org/10.31857/S0044513423120103>
- Слоним А.Д., 1979. Учение о физиологических адаптациях Экологическая физиология животных. Ч. 1. Общая экологическая физиология и физиология адаптаций. Л.: Наука. С. 79–83.
- Справочник по литологии, 1983. / Под ред. Н.Б. Васильевича, В.Л. Либровича, Н.В. Логвиненко, В.И. Марченко. М.: Недра. 509 с.
- Шибанова П.Ю., Ильина П.О., Глазова Т.Д., Глазов Д.М., Соловьева М.А., Разуваев А.Е., Рожнов В.В., 2021. Первый опыт проведения регулярных учетов численности байкальской нерпы (*Pusa sibirica*) на летних береговых лежбищах архипелага Ушканьи острова методом видеосъемки беспилотным летательным аппаратом // Морские млекопитающие Голарктики: сборник тезисов XI Международной конференции, 01–05 Марта 2021 г., Москва. М.: РОО Совет по морским млекопитающим. С. 109.
- Chaise L.L., Mc Cafferty D.J., Krellenstein A., Gallon S., Paterson W.D., Théry M., Ancel A., Gilbert C., 2018. Environmental and physiological determinants of huddling behavior of molting female southern elephant seals (*Mirounga leonina*) // *Physiol. Behav.* V. 1 (199). P. 182–190.
- Paterson W.D., Sparling C.E., Thompson D., Pomeroy P., Currie J.I., McCafferty D.J., 2012. Seals like it hot: Changes in surface temperature of harbour seals (*Phoca vitulina*) from late pregnancy to moult // *Journal of Thermal Biology.* V. 37(6). P. 454–461.
- Petrov E.A., Kupchinsky A.B., Fialkov V.A., 2021. Summer coastal rookeries and perspectives of the Baikal seal (*Pusa sibirica*) population in the conditions of the global warming // *Biosyst. Divers.* V. 29 (4). P. 387–392. <https://doi.org/10.15421/012149>

DEVELOPMENT AND HAULOUT ECOLOGICAL CAPACITIES IN THE BAIKAL SEAL (*PUSA SIBIRICA* GMELIN 1788, PHOCIDAE) ON DOLGIY ISLAND, USHKANYI ISLANDS, LAKE BAIKAL

M. E. Ovdin^{1,2}, E. A. Petrov^{2,*}

¹*“Reserved Podlemorye” Federal State Budgetary Institution, pos. Ust-Barguzin,
Republic of Buryatia, 671624 Russia*

²*Baikal Museum, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, pos. Listvyanka Irkutsk Region, 664520 Russia*

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

The purpose of the study was to establish the order and nature of the development of the Baikal seal (*Pusa sibirica* Gm.) in different areas of the rookery on Dolgiy Island, Ushkanyi Islands, Lake Baikal, also determining whether there was a correlation in the number of animals in different rookeries, as well as the time and daily dynamics of their development. We also wanted to identify differences in the functioning of rookeries subject to anthropogenic influence vs rookeries where it was absent, and to assess the ecological capacity of all rookeries on Dolgiy Island. The material for the present study were still images obtained using eight camera traps monitoring different sections of the coast on the northern side of the island. The cameras automatically took photographs of the shore every 3–4 hours during May to June 2022. The study showed that Baikal seals, a few days after the northern part of the lake had been completely cleared of drifting ice, almost simultaneously started approaching the island in all rookery areas. Within three days, a few haulouts were formed. In early June, the numbers of seals were rapidly increasing everywhere, but the natural dynamics of the numbers were interrupted on June 7 by the appearance of an extraordinary disturbance factor (a boat) at the rookery. A significant part of the seals left all rookery areas and only after 1–2 days the numbers of seals began to recover at the expense of other individuals. In the second ten days of June, the numbers of seals in five areas fluctuated greatly, remaining 2–3 times lower than the initial one, and in the third ten days it dropped even more. In the other three areas, the dynamics were somewhat different, this to be explained by an insignificant ecological capacity of these areas, an order of magnitude lower than that of the first five. The numbers of seals in June 2022 in the areas differed significantly, since the area and nature of the substrate available to the seals were not the same, but there was a close positive correlation between the numbers of seals in neighboring areas. In all rookery areas, regardless of their ecological capacity, close daily dynamics of the numbers of seals were noted, this indicating the actual existence of a certain order of seals coming onto land during the day (seals can be present at the rookery all the day round). We assessed the ecological capacity of each site (they totalled 2400 individuals) and, taking into account the unexplored locations, the possible capacities of all rookeries on the northern side of Dolgiy Island could be estimated at 2600–2700 individuals. No differences in the behavior of seals in rookeries that were subject to anthropogenic influence vs rookeries where it was absent could be revealed, since the behavior of Baikal seals in small and large haulouts is apparently not the same.

Keywords: camera traps, coastal rookeries, abundance, ecology

УДК 599.323.43(571.65)

НОВЫЙ ПОДВИД КРАСНОЙ ПОЛЕВКИ (*CLETHRIONOMYS RUTILUS MATYKILENSIS* SUBSP. N.) С ОСТРОВА МАТЫКИЛЬ (СЕВЕРНАЯ ЧАСТЬ ОХОТСКОГО МОРЯ)

© 2024 г. Н. Е. Докучаев*

Институт биологических проблем Севера ДВО РАН,
Магадан, 685000 Россия

*e-mail: dokuchaev@ibpn.ru

Поступила в редакцию 19.02.2024 г.

После доработки 19.04.2024 г.

Принята к публикации 25.04.2024 г.

Остров Матыкиль – самый крупный в архипелаге Ямских островов, расположенных в северной части Охотского моря. Красные полевки, населяющие остров Матыкиль, резко отличаются от полевок из других популяций вида по целому ряду морфологических, генетических и экологических особенностей. На основе сравнительного анализа экстерьерных и краниометрических признаков красные полевки с острова Матыкиль выделяются в отдельный подвид *Clethrionomys rutilus matykilensis* subsp. n.

Ключевые слова: полевка, таксономия, Северное Приохотье

DOI: 10.31857/S0044513424070097, **EDN:** ufficc

Материковую часть Севера Дальнего Востока России в настоящее время населяет единственный подвид красной полевки – *Clethrionomys rutilus jochelsoni* J. Allen 1903 – северо-восточная красная полевка (Огнев, 1950; Чернявский, 1984; Костенко, 2000). Ареал данного подвида занимает всю территорию Северо-Восточной Азии к востоку от Верхоянского хребта, включая, п-ов Камчатка. В пределах рассматриваемого региона по окраске меха и промерам черепа красные полевки образуют достаточно однородную группировку (Чернявский, 1984).

В северной части Охотского моря красная полевка населяет ряд островов Тауйской губы – Спафарьева, Талан, Недоразумения (Примак, Засыпкин, 2011; Переверзева и др., 2013, 2020), а также о-в Матыкиль (Кондратьев и др., 1993; Докучаев и др., 2002). Остров Матыкиль (59° 20' с.ш., 155° 34' в.д.) – самый крупный в архипелаге Ямских островов, расположенных в юго-западной части залива Шелихова Охотского моря (рис. 1). Площадь острова 8.7 км², высота над уровнем моря 697 м. От п-ова Пьягина остров отделен проливом шириной почти в 17 км. На острове расположены лежбища морских млекопитающих – сивучей (*Eumetopias jubatus* (Schreber 1776)) и лахтаков (*Erignathus barbatus* (Erxleben 1777)) – и крупнейшие для северной Пацифики птичьи базары

(Кондратьев и др., 1993; Задальский и др., 1999). Ямские острова и часть побережья п-ова Пьягина входят в заповедник “Магаданский”.

Большая часть береговой линии острова Матыкиль образована отвесными скалами высотой в несколько сотен метров, перемежающимися узкими ущельями и осыпями. Задернованные участки склонов представлены отдельными пятнами и бордюрами по периферии каменных осыпей. На них доминируют вейниковые и мохово-разнотравные ассоциации. Кусты кедрового стланика занимают высоты, начиная с 400 м над ур. м. Отмечены на острове также рябина бузинолистная, можжевельник сибирский, спирея Бовера, 2 вида рододендронов, кустарниковые березы и ивы (Кондратьев и др., 1993; Хорева, 2003).

Из грызунов на острове обитают только красные полевки, в основном занимающие верхнее плато острова, где расположены участки горных тундр, а также уступы с травянистой растительностью на береговых склонах. Эти полевки существенно отличаются от красных полевок, населяющих Северное Приохотье и острова Тауйской губы, как по морфологическим, так и генетическим особенностям. Цель проведенного исследования – оценить уровень различий для выделения красной полевки с о-ва Матыкиль в отдельный подвид.

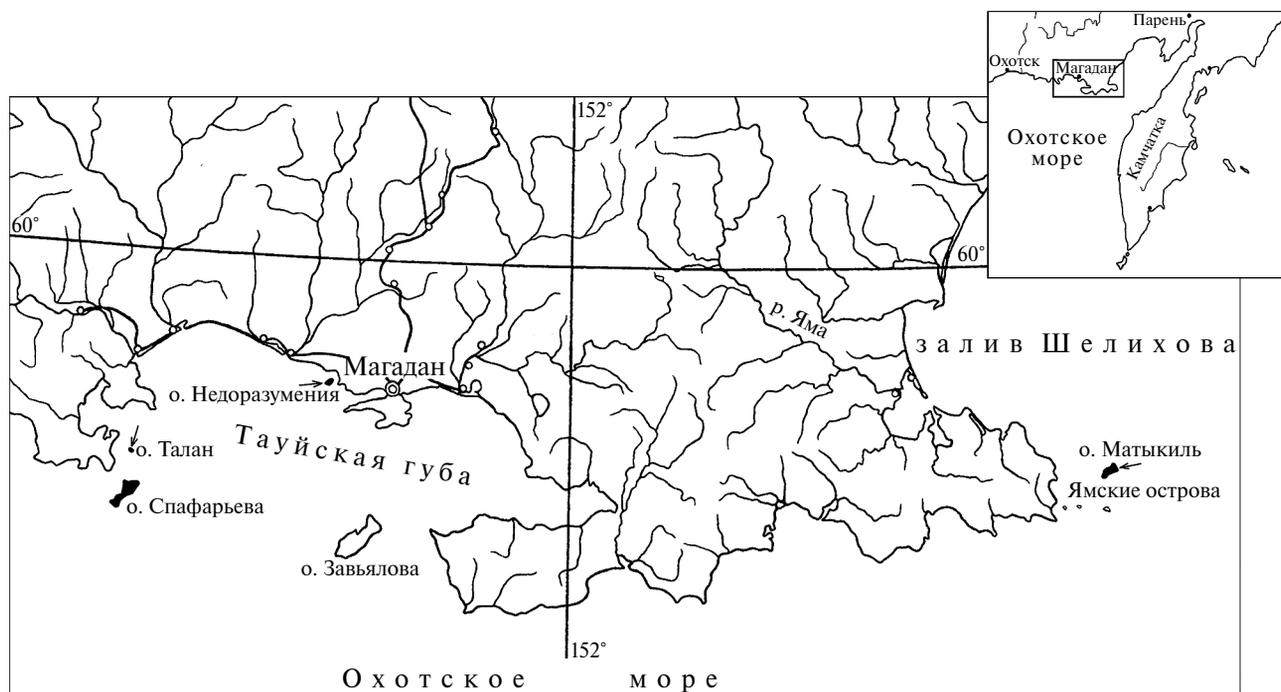


Рис. 1. Часть северного побережья Охотского моря с островами Тауйской губы и залива Шелихова. Черным цветом выделены острова, населенные красной полевкой.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Первые отловы полевок на о-ве Матъкиль были проведены 9–14 июля 1984 г. группой орнитологов из ВНИИ охраны природы и заповедного дела, Москва. Первоначально эти полевки были отнесены к виду *Craseomys rufocanus* Sundevall 1846 (красно-серая полевка). Под таким названием они приводились в “Летописи природы” заповедника “Магаданский” вплоть до 2000 г., хотя уже в статье Кондратьева с соавторами (1993) было указано, что данный остров населяет красная полевка (*Cl. rutilus* Pallas 1779). Сборы 1984 г., к сожалению, не сохранились.

В период с 11 по 15 июля 2000 г. на Матъкиле было отловлено 7 полевок, а с 8 по 26 июля 2001 г. еще 42 полевки. Все они имели типичную для красной полевки окраску меха. Пропорции черепа (рис. 2А, 2В) и строение третьего коренного зуба верхней челюсти – с тремя входящими углами с внутренней стороны (рис. 2С) – также указывали на принадлежность полевок к *Cl. rutilus*. От зверьков были сохранены черепа и шкурки, а также взяты образцы мышечной ткани для генетических исследований.

Экстерьерные особенности полевок о-ва Матъкиль и материка сравнивались на перезимовавших зверьках из коллекции Института биологических проблем Севера ДВО РАН, Магадан. С территории Северного Приохотья для этого была использована объединенная выборка *Cl. rutilus* из окрестностей

пос. Охотск, г. Магадан и пос. Парень (всего 66 экз.). Полевки с Камчатки были представлены небольшой выборкой (8 экз.) из окрестностей пос. Эссо и Усть-Большерецк. От красных полевок с островов Тауйской губы такие данные отсутствовали.

У перезимовавших самок полевок масса тела существенно превышала таковую самцов. Связано это с тем, что практически все самки данной возрастной группы были или беременными, или кормящими. В связи с этим сравнение экстерьерных особенностей полевок о-ва Матъкиль и Северного Приохотья проводилось отдельно для самцов и самок.

Для сравнения полевок по краниометрическим признакам также были использованы черепа только зимовавших зверьков. Выборка составила 30 черепов полевок с о-ва Матъкиль и 41 череп – с Северного Приохотья. С островов Тауйской губы для снятия промеров был годен лишь один череп от зимовавшей полевки с о-ва Спафарьева. Измерения проводили с помощью электронного штангенциркуля с точностью до 0.01 мм. С черепов были взяты следующие 12 промеров: кондиллобазальная длина, скуловая ширина, межглазничная ширина, затылочная ширина, высота черепа, ширина носовых костей, длина мозговой капсулы, длина носового отдела, длина верхней диастемы, длина верхнего ряда коренных зубов, длина нижнего ряда коренных зубов, ширина верхних резцов. Ранее было

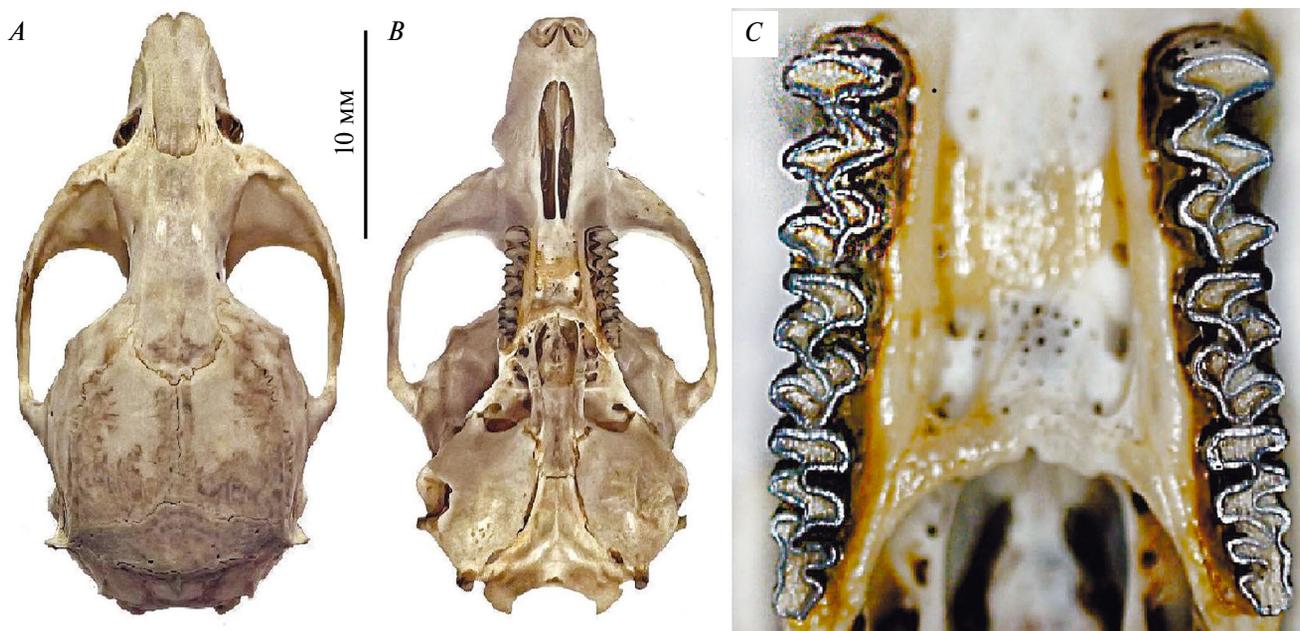


Рис. 2. Череп (*A* – сверху, *B* – снизу) и верхние коренные зубы (*C*) типового экземпляра (№ 107930 ЗИН РАН) красной полевки с о-ва Матыкиль.

показано (Россолимо, 1962), что у красной полевки половой диморфизм в размерах черепа не выражен. В нашем случае по всем перечисленным промерам черепа половые различия также отсутствовали. Это позволило вести сравнение выборок по краниометрическим признакам без разделения по полу. Статистическая обработка проведена с использованием программных пакетов: Systat 8.0 и MS Excel 2010.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Изначально обратили на себя внимание довольно крупные размеры зверьков. Так, по массе, длине

тела, хвоста и ступни, а также по краниометрическим показателям полевки с о-ва Матыкиль значительно превосходят красных полевок с территории сопредельного побережья Северного Приохотья (табл. 1 и 2).

Полевки с Камчатки по экстерьерным показателям не отличались от полевок из Северного Приохотья. Масса их тела 25.6 ± 1.74 г, длина тела 100.9 ± 1.25 мм, длина хвоста 31.9 ± 0.69 мм, длина ступни 16.7 ± 0.08 мм.

Из представленных в таблицах данных можно видеть, что по экстерьерным показателям значения островной и материковой выборок

Таблица 1. Масса (г) и размеры (мм) тела зимовавших красных полевок с острова Матыкиль и Северного Приохотья

Признак	Остров Матыкиль			Северное Приохотье		
	<i>n</i>	$M \pm m$	Limit	<i>n</i>	$M \pm m$	Limit
Самцы						
Масса тела	16	43.9 ± 1.21	38.4–56.9	41	24.5 ± 0.53	17.3–31.0
Длина тела	16	122.6 ± 0.99	114–127	41	99.2 ± 1.00	83–109
Длина хвоста	16	38.3 ± 0.62	33.0–43.0	41	31.4 ± 0.40	26.0–37.0
Длина ступни	16	19.8 ± 0.12	19.0–20.6	41	16.7 ± 0.12	14.7–18.0
Самки						
Масса тела	16	55.7 ± 0.72	52.0–60.2	25	30.1 ± 0.96	23.0–45.6
Длина тела	16	130.1 ± 1.41	118–142	25	104.8 ± 0.97	94–114
Длина хвоста	16	40.3 ± 0.71	34.0–44.0	25	34.3 ± 0.48	30.0–39.0
Длина ступни	16	19.7 ± 0.08	19.0–20.2	25	16.8 ± 0.12	15.6–18.3

Таблица 2. Краниометрические показатели (мм) красных полевков с острова Матыкиль и Северного Приохотья (без разделения по полу)

Признак	Остров Матыкиль (<i>n</i> = 30)		Северное Приохотье (<i>n</i> = 41)	
	<i>M</i> ± <i>m</i>	Limit	<i>M</i> ± <i>m</i>	Limit
Кондилобазальная длина	26.8 ± 0.08	25.8–27.7	23.4 ± 0.11	21.6–24.6
Скуловая ширина	15.6 ± 0.05	15.1–16.1	13.2 ± 0.06	12.5–14.0
Межглазничная ширина	4.12 ± 0.03	3.78–4.42	3.81 ± 0.02	3.51–4.08
Затылочная ширина	11.3 ± 0.04	10.9–11.6	10.6 ± 0.04	10.0–10.95
Высота черепа	9.56 ± 0.05	9.02–10.17	8.61 ± 0.04	8.14–9.12
Ширина носовых костей	3.19 ± 0.02	2.97–3.43	2.86 ± 0.02	2.62–3.08
Длина мозговой капсулы	13.6 ± 0.08	12.8–14.3	12.4 ± 0.06	11.4–13.0
Длина носового отдела	7.44 ± 0.04	6.90–7.99	6.68 ± 0.05	5.94–7.38
Длина верхней диастемы	8.58 ± 0.04	8.15–8.92	7.44 ± 0.05	6.82–8.45
Длина верхнего ряда коренных зубов	5.45 ± 0.02	5.16–5.67	4.61 ± 0.03	4.30–4.91
Длина нижнего ряда коренных зубов	5.49 ± 0.02	5.09–5.70	4.55 ± 0.03	4.03–5.04
Ширина верхних резцов	2.15 ± 0.01	2.03–2.27	1.73 ± 0.01	1.58–1.87

не перекрываются, за исключением длины хвоста. По пяти промерам черепа из 12 (кондилобазальной длине, скуловой ширине, длине верхнего и нижнего ряда коренных зубов и ширине верхних резцов) значения также не перекрываются. По остальным промерам наблюдается незначительное перекрытие, при этом различия средних высоко достоверны ($p < 0.001$).

При сравнении островных и материковых полевков по двум промерам черепа (кондилобазальной

длине и ширине), характеризующим его общие размеры, полевки с о-ва Матыкиль образовали компактное “облако”, оторванное от выборки с территории Северного Приохотья. При этом особь красной полевки с о-ва Спафарьева оказалась рядом с материковой выборкой (рис. 3).

Следует отметить, что рассматриваемая островная популяция красной полевки характеризуется также отличной от материковых популяций возрастной структурой (Докучаев и др., 2002). Так, в островной июльской выборке преобладали перезимовавшие зверьки (65.3%), тогда как на материке в эти же сроки особи данной возрастной группы обычно составляют меньшую часть популяции (Курьшев, 1985; Чернявский, Лазуткин, 1985). Это свидетельствует о более поздних сроках начала размножения полевков на острове. Стоит указать, что у красно-серой полевки, населяющей о-в Завьялова Тауйской губы Охотского моря, была отмечена такая же особенность (Докучаев, 2012).

Существенные морфологические отличия красных полевков о-ва Матыкиль от зверьков с сопредельных территорий Северного Приохотья подтверждаются и генетическими методами. Так, анализ гена цитохрома *b* мтДНК показал, что *Cl. rutilus*, населяющие острова Тауйской губы (Недоразумная, Спафарьева и Талан) и побережье северной части Охотского моря, принадлежат к восточной (восточносибирской) филогруппе (Переверзева и др., 2013а, 2020; Переверзева, Примаков, 2016), тогда как полевки с о-ва Матыкиль относятся к берингийской ветви, к которой принадлежат также красные полевки Камчатки и Аляски (Kohli et al., 2015). Ранее было показано, что в позднем плейстоцене заселение Северо-Востока Азии *Cl. rutilus*

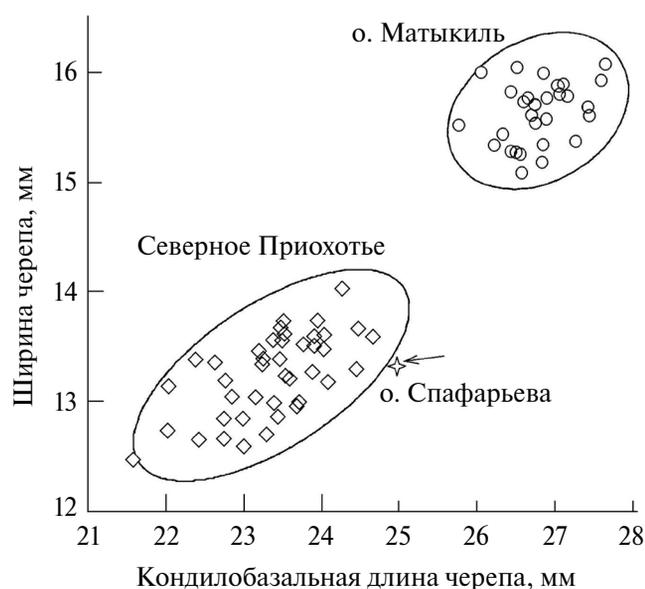


Рис. 3. Диаграмма рассеивания выборок красной полевки по кондилобазальной длине и ширине черепа с о-ва Матыкиль, Северного Приохотья и о-ва Спафарьева (доверительный уровень 95%).

происходило как минимум дважды. Основным путем распространения полевков первой волны мигрантов, послуживших формированию берингийской гаплогруппы, очевидно, служило побережье Охотского моря, и популяция о-ва Матыкиль маркирует собой этот путь (Переверзева и др., 2013а). Все остальное население *Cl. rutilus* бассейна Колымы и Северного Приохотья представляет собой потомков более поздних вселенцев с запада.

Результаты анализа изменчивости гена *cytb* мтДНК красной полевки Северного Приохотья согласуются с данными биохимической генетики (Докучаев и др., 2002; Примаков, Засыпкин, 2011). На основе исследования 20 ферментных систем, предположительно кодируемых 30 генами локусами, у красной полевки в материковой части высокий уровень полиморфизма был выявлен в 10 локусах. У *Cl. rutilus* с о-ва Матыкиль 26 маркеров генов из 30 исследованных оказались мономорфными, а высоко полиморфными только три локуса. Также у островных полевков были найдены редкие варианты в одном из локусов “нафтоловых” эстераз (Докучаев и др., 2002).

Считается, что Ямские острова отделились от материка примерно 13000 лет назад (Велижанин, 1976). За это время красные полевки приобрели ряд существенных морфологических и экологических особенностей. В первую очередь, это касается крупных размеров зверьков, что вообще характерно для островных популяций мелких млекопитающих (Рауш, 1977; Angerbjörn, 1986; Berry, 1996; Michaux et al., 2002 и др.). Среди экологических особенностей следует указать на отличную от материковых территорий возрастную структуру рассматриваемой островной популяции, выражающуюся в преобладании даже в середине лета перезимовавших зверьков. Можно также предполагать наличие особенностей и в питании красных полевков на острове, поскольку здесь они отчасти заняли экологическую нишу серых полевков. Существенным моментом являются и генетические особенности данной островной популяции. В частности, принадлежность полевков с о-ва Матыкиль к берингийской филогруппе, в то время как сопредельную материковую территорию населяют особи восточносибирской генетической линии.

Отмеченные выше особенности указывают на уникальный характер популяции красной полевки о-ва Матыкиль, на основании чего она выделяется в отдельный подвид.

Clethrionomys rutilus matykilensis Dokuchaev subsp. n.

М а т е р и а л. Голотип. Череп № 107930 и шкурка коллекции Зоологического института РАН, Санкт-Петербург. Коллектор В.В. Иванов, 12.07.2000 г., № 1. Зимовавшая самка, беременная (9 эмбрионов размером 7.0 x 6.1 мм). Паратипы:

25 черепов (номера: 103512, 107931–107954) находятся в Зоологическом институте РАН, Санкт-Петербург. Там же 7 шкурок сборов 2000 г. Часть черепов хранится в коллекции Института биологических проблем Севера ДВО РАН, Магадан.

Типовое местонахождение: о-в Матыкиль (59° 20' с.ш., 155° 34' в.д.), Ямские острова, северная часть Охотского моря.

Д и а г н о з. Крупная для вида островная форма. Окраска меха типичная для *Cl. rutilus*: спина ржаво-коричневатого-охристая, щеки и бока — охристо-желтоватые, брюхо — белесое. Хвост нерезко двуцветный, сверху бледно-охристый, снизу белесый.

Экстерьерные показатели (типового экземпляра). Масса тела 52.7 г, длина тела 142 мм, хвоста 41.5 мм, ступни 20.0 мм, уха 14.2 мм, кондило-базальная длина черепа 27.6 мм, ширина черепа 15.9 мм. Аналогичные средние показатели для перезимовавших особей приведены в табл. 1 и 2.

С р а в н е н и е. От подвида *Clethrionomys rutilus jochelsoni* J. Allen 1903 отличается более крупными размерами тела, хвоста и ступни.

Э т и м о л о г и я. Название “*matykilensis*” дано по месту обитания — о-в Матыкиль.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор глубоко благодарен В.В. Иванову — бывшему научному сотруднику заповедника “Магаданский” за переданных на обработку полевков с острова Матыкиль.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование проведено в ходе выполнения государственного задания по теме “Наземные и морские млекопитающие Северо-Восточной Азии: сообщества, изменчивость, четвертичная история”. № гос. регистрации 123032000021–4. Работа финансировалась за счет средств бюджета Института биологических проблем Севера ДВО РАН, Магадан. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе не использовались люди или живые животные. Исследование основано на легальном музейном материале (коллекционные черепа и шкурки полевков).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Велижанин А. Г., 1976. Время изоляции материковых островов северной части Тихого океана // Доклады Академии наук СССР. Т. 231. № 1. С. 205–207.
- Докучаев Н. Е., Иванов В. В., Засыпкин М. Ю., Примак А. А., 2002. Красные полевки (*Clethrionomys rutilus* Pallas, 1779) острова Матыкиль (северная часть Охотского моря) // Териологические исследования. Вып. 1. Санкт-Петербург: ЗИН РАН. С. 140–143.
- Докучаев Н. Е., 2012. Млекопитающие // Остров Завьялова (геология, геоморфология, история, археология, флора и фауна). М.: ГЕОС. С. 183–192.
- Задальский С. В., Девяткин Г. В., Иванов В. В., Утехина И. Г., 1999. Государственный природный заповедник “Магаданский” // Вестник ДВО РАН. № 1. С. 61–70.
- Кондратьев А. Я., Зубакин В. А., Харитонов С. П., Тархов С. В., Харитонова И. А., 1993. Изучение птичьих базаров островов Матыкиль и Коконце (Ямские острова) и полуострова Пьягина // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отд. биол. Т. 98. Вып. 5. С. 21–31.
- Костенко В. А., 2000. Грызуны (Rodentia) Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука. 210 с.
- Курышев С. В., 1985. Данные по демографии флуктуирующих популяций красной и красно-серой полевки // Экология млекопитающих тундры и редколесья Северо-Востока Сибири. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 119–132.
- Огнев С. И., 1950. Звери СССР и прилежащих стран (звери Восточной Европы и Северной Азии). Т. 7. Грызуны. М. – Л.: Изд-во АН СССР. 706 с.
- Переверзева В. В., Примак А. А., 2016. Генетическое разнообразие синонимичных гаплотипов фрагмента гена цитохрома *b* красной полевки *Myodes (Clethrionomys) rutilus* Pallas, 1779 // Генетика. Т. 52. № 2. С. 189–197.
- Переверзева В. В., Примак А. А., Дубинин Е. А., 2013. Генетическая структура популяций красной полевки *Myodes (= Clethrionomys) rutilus* Pallas, 1779 Северного Приохотья по данным об изменчивости нуклеотидных последовательностей гена цитохрома *b* митохондриальной ДНК // Вавилонский журнал генетики и селекции. Т. 17. № 3. С. 435–443.
- Переверзева В. В., Примак А. А., Дубинин Е. А., 2013а. Филогенетические отношения популяций красной полевки *Myodes (= Clethrionomys) rutilus* Pallas, 1779 Северного Приохотья и Колымского региона // Вавилонский журнал генетики и селекции. Т. 17. № 3. С. 444–451.
- Переверзева В. В., Докучаев Н. Е., Примак А. А., Дубинин Е. А., 2020. Полиморфизм цитохрома *b* красной полевки *Clethrionomys rutilus* Pallas // Вестник СВНЦ ДВО РАН. № 3. С. 109–119.
- Примак А. А., Засыпкин М. Ю., 2011. Аллозимная изменчивость и генетическая гетерогенность красной полевки *Clethrionomys rutilus* (Cricetidae) некоторых островов северной части Охотского моря // Вестник СВНЦ ДВО РАН. № 2. С. 100–105.
- Рауш Р. Л., 1977. О зоогеографии некоторых берингских млекопитающих // Успехи современной териологии. М.: Наука. С. 162–175. (Вопросы териологии).
- Россолимо О. Л., 1962. О внутривидовой изменчивости красной полевки (*Clethrionomys rutilus* Pall.) // Зоологический журнал. Т. 41. Вып. 3. С. 443–452.
- Хорева М. Г., 2003. Флора островов Северной Охотии. Магадан: ИБПС ДВО РАН. 173 с.
- Чернявский Ф. Б., 1984. Млекопитающие крайнего северо-востока Сибири. М.: Наука. 389 с.
- Чернявский Ф. Б., Лазуткин А. Н., 1985. О динамике численности и демографии красной и красно-серой полевки в Северном Приохотье // Экология млекопитающих тундры и редколесья Северо-Востока Сибири. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 109–118.
- Angerbjörn A., 1986. Gigantism in island populations of wood mice (*Apodemus*) in Europe // Oikos. V. 47. № 1. P. 47–56.
- Berry R. J., 1996. Small mammal differentiation on islands // Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences. V. 351. Issue 1341. P. 753–764.
- Kohli B. A., Fedorov V. B., Waltari E., Cook J. A., 2015. Phylogeography of a Holarctic rodent (*Myodes rutilus*): testing high-latitude biogeographical hypotheses and the dynamics of range shifts // Journal of Biogeography. № 42. P. 377–389.
- Michaux J. R., De Bellocq J. G., Sarà M., Morand S., 2002. Body size increase in insular rodent populations: a role for predators? // Global Ecology and Biogeography. № 11. P. 427–436.

**A NEW SUBSPECIES OF THE NORTHERN RED-BACKED
VOLE (*CLETHRIONOMYS RUTILUS MATYKILENSIS* SUBSP. N.)
FROM MATYKIL ISLAND, NORTHERN
PART OF THE SEA OF OKHOTSK**

N. E. Dokuchaev*

*Institute of the Biological Problems of the North, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences,
Magadan, 685000 Russia*

**e-mail: dokuchaev@ibpn.ru*

Matykil Island is the largest in the Yamskiye Islands archipelago, located in the northern part of the Sea of Okhotsk. Northern red-backed voles inhabiting Matykil island differ sharply from other populations of the species in a number of morphological, genetic and ecological traits. Based on a comparative analysis of external and craniometric characters, Northern red-backed voles from the Matykil island are identified as a separate subspecies: *Clethrionomys rutilus matykilensis* subsp. n.

Keywords: vole, taxonomy, northern Cisokhotia