

Том 102, Номер 7

ISSN 0044-5134

Июль 2023



ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



www.sciencejournals.ru



СОДЕРЖАНИЕ

Том 102, номер 7, 2023

Новые виды микроскопических турбеллярий семейства Rhynchokarlingiidae (Plathelminthes, Kalyptrorhynchia) из Южного Байкала <i>Р. С. Кривороткин, О. А. Тимошкин</i>	723
Обзор рода <i>Paratrilobus</i> Micoletzky 1922 (Nematoda, Triplonchida) <i>В. Г. Гагарин, Т. В. Наумова</i>	739
Contribution to the taxonomy of the oribatid mite genus <i>Graptoppia</i> Balogh 1983 (Acari, Oribatida, Oppiidae) <i>S. G. Ermilov</i>	744
Переописание <i>Moraria (Baikalomoraria) longicauda</i> Borutzky 1952 (Copepoda, Harpacticoida, Canthocamptidae) из озера Байкал <i>Т. М. Алексеева, Н. Г. Шевелева, О. А. Тимошкин</i>	751
Структура популяции симбиотического краба <i>Trapezia septata</i> (Decapoda, Trapeziidae) на ранних стадиях формирования колоний кораллов <i>В. А. Меркин, Т. А. Бритаев</i>	767
Новые виды щетинохвосток семейства Machilidae (Microcoryphia) из Таджикистана <i>В. Г. Каплин</i>	776
Паразитоиды (Hymenoptera, Eulophidae, Braconidae) как фактор смертности липовой моли-пестрянки (<i>Phyllonorycter issikii</i> , Lepidoptera, Gracillariidae) в Зауралье и Западной Сибири <i>И. В. Ермолаев, З. А. Ефремова, С. А. Белокобыльский, Ю. А. Тюлькин, Е. Н. Егоренкова</i>	790
Половая дифференциация агрессивного поведения у птенцов озерной чайки (<i>Larus ridibundus</i> , Laridae, Charadriiformes) в естественной среде <i>М. А. Минина, Е. Ю. Агафонова, А. В. Друзяка</i>	799
Встречаемость патогенов в баренцевоморской субпопуляции белых медведей (<i>Ursus maritimus</i>) <i>С. В. Найдено, П. С. Ключникова, Е. А. Иванов, И. Н. Мордвинцев, Н. Г. Платонов, А. И. Исаченко, Р. Е. Лазарева, В. В. Рожнов</i>	808
Разнообразие вариантов строения антероконида m1 полевок родов <i>Stenocranius</i> и <i>Alexandromys</i> (Arvicolini, Rodentia): качественный и количественный подходы <i>А. А. Поздняков, И. Я. Павлинов</i>	815
Одонтологическая изменчивость инвазивного вида на стадии расселения: <i>Microtus rossiaemeridionalis</i> (Arvicolinae, Rodentia) в Иркутской области, Южное Предбайкалье <i>Е. А. Маркова, С. А. Борисов, С. В. Зыков, П. А. Сибиряков, Л. Э. Ялковская, С. В. Булычева</i>	826

Contents

Volume 102, No 7, 2023

New Species of Microscopic Turbellarians of the Family Rhynchokarlingiidae (Plathelminthes, Kalyptorhynchia) from southern Lake Baikal <i>R. S. Krivorotkin, O. A. Timoshkin</i>	723
Review of the Genus <i>Paratrilobus</i> Micoletzky 1922 (Nematoda, Triplonchida) <i>V. G. Gagarin, T. V. Naumova</i>	739
Contribution to the Taxonomy of the Oribatid Mite Genus <i>Graptoppia</i> Balogh 1983 (Acari, Oribatida, Oppiidae) <i>S. G. Ermilov</i>	744
Redescription of <i>Moraria (Baikalomoraria) longicauda</i> Borutzky 1952 (Copepoda, Harpacticoida, Canthocamptidae) from Lake Baikal <i>T. M. Alekseeva, N. G. Sheveleva, O. A. Timoshkin</i>	751
The Population Structure of the Symbiotic Crab, <i>Trapezia septata</i> (Decapoda, Trapeziidae) at the Early Stages of Coral Colony Development <i>V. A. Merkin, T. A. Britayev</i>	767
New species of bristletails of the family Machilidae (Microcoryphia) from Tajikistan <i>V. G. Kaplin</i>	776
Parasitoids (Hymenoptera, Eulophidae, Braconidae) as a Mortality Factor for the Lime Leaf Miner (<i>Phyllonorycter issikii</i> , Lepidoptera, Gracillariidae) in the Transuralia and Western Siberia <i>I. V. Ermolaev, Z. A. Yefremova, S. A. Belokobylskij, Yu. A. Tyul'kin, E. N. Yegorenkova</i>	790
Sexual Differentiation of Aggressive Behavior in the Chicks of the Black-Headed Gull (<i>Larus ridibundus</i> , Laridae, Charadriiformes) in the Natural Environment <i>M. A. Minina, E. Yu. Agafonova, A. V. Druzyaka</i>	799
Occurrence of Pathogens in the Barents Sea Polar Bear (<i>Ursus maritimus</i>) Subpopulation <i>S. V. Naidenko, P. S. Klyuchnikova, E. A. Ivanov, I. N. Mordvintsev, N. G. Platonov, A. I. Isachenko, R. E. Lazareva, V. V. Rozhnov</i>	808
Diversity of Structural Variants of the m1 Anteroconid in the Vole Genera <i>Stenocranius</i> and <i>Alexandromys</i> (Arvicolini, Rodentia): Qualitative and Quantitative Approaches <i>A. A. Pozdnyakov, I. Ya. Pavlinov</i>	815
Dental Variation in an Invasive Species at the Dispersal Stage: <i>Microtus rossiaemeridionalis</i> (Arvicolinae, Rodentia) in the Irkutsk Oblast', Southern Cis-Baikal Region <i>E. A. Markova, S. A. Borisov, S. V. Zykov, P. A. Sibiryakov, L. E. Yalkovskaya, S. V. Bulycheva</i>	826

УДК 595.123(282.256.341)

НОВЫЕ ВИДЫ МИКРОСКОПИЧЕСКИХ ТУРБЕЛЛЯРИЙ СЕМЕЙСТВА RHYNCHOKARLINGIIDAE (PLATHELMINTHES, KALYPTORHYNCHIA) ИЗ ЮЖНОГО БАЙКАЛА

© 2023 г. Р. С. Кривороткин^а, *, О. А. Тимошкин^а

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

*e-mail: roman_bio@mail.ru

Поступила в редакцию 06.03.2023 г.

После доработки 28.03.2023 г.

Принята к публикации 29.03.2023 г.

При исследовании бентосных сообществ западного побережья Южной котловины озера Байкал были обнаружены представители четырех новых для науки видов хоботковых микротурбеллярий (*Kalyptorhynchia*, *Rhynchokarlingiidae*) из родов *Cohenella* Timoshkin 2004, *Coulterella* Timoshkin 2004, *Mariareuterella* Timoshkin et Grygier 2005 и *Riedelella* Timoshkin 2004. Даны их иллюстрированные описания, дифференциальные диагнозы; приведены сведения по распространению. Все виды найдены в прибрежной зоне озера, на глубинах 1.5–3.8 м, на песчаных и каменистых грунтах.

Ключевые слова: *Cohenella*, *Coulterella*, *Mariareuterella*, *Riedelella*, новые виды, Байкал

DOI: 10.31857/S0044513423070061, EDN: WQMAMN

В процессе изучения препаратов коллекционного фонда Лимнологического института СО РАН (г. Иркутск) нами были обнаружены представители новых для науки видов. Данная работа является продолжением таксономических исследований фауны хоботковых микротурбеллярий оз. Байкал.

Цель данной статьи – описание четырех новых для науки видов калипторинхий-ринхокарлингий из оз. Байкал.

Материал был собран в летне-осенний период 2008 г. в оз. Байкал, в Южной котловине, вблизи пос. Большие Коты (51°90′40.3 N, 105°07′49.5 E): на мелководьях напротив р. Большая Котинка (51°90′30.2 N, 105°07′42.1 E), напротив скалы Два брата (51°89′58.6 N, 105°05′56.7 E) и пади Черная (N 51°53′26.7, E 105°02′29.9); повторные сборы в мелководье напротив пади Черная проводились в октябре 2022 г. Часть материала была собрана осенью 2016 г. на мелководье залива Лиственничный у мыса Березовый (51°50′49.7 N, 104°54′29.2 E), где расположен полигон для научных исследований Лимнологического института СО РАН (Тимошкин и др., 2009).

Методы отбора проб, изготовления, нумерации, изучения и микрофотографирования тотальных препаратов, особенности выделения типовых особей, а также сведения о принципах формирования коллекции микрофотографий да-

ны в предыдущих публикациях (Зайцева и др., 2022; Кривороткин и др., в печати). Поскольку нами были изучены только фиксированные особи, все измерения размеров тела проведены с тотальных препаратов. Схема расположения червей, отнесенных к типовой серии, на ТПФБ (аббревиатура от “тотальные препараты жидкости Фора-Берлезе”) представлена на рис. 1. Указанные в разделе “Материал” координаты расположения типовых особей, обозначенные “x” и “y”, даны для препаратного столика микроскопа Nikon Optiphot–2 № 153 160 Microscope (Japan).

Весь материал, включая типовые экземпляры, хранится в лаборатории биологии водных беспозвоночных Лимнологического института СО РАН, Иркутск.

Mariareuterella misharinae

Krivorotkin et Timoshkin sp. n.

(рис. 2–4)

Материал. Обнаружено 12 особей, все включены в типовую серию. **Голотип № 138:** ТПФБ № 4–160608: x = 29, y = 89 от 16 июня 2008 г., оз. Байкал, близ пос. Большие Коты, мелководье напротив пади Черная (51°53′26.7 N, 105°02′29.9 E), глубина 2.5 м. Паратипы № 1–7: ТПФБ № 8–110608: № 1: x = 30, y = 90; № 2: x = 28.5, y = 93; № 3: x = 27, y = 93; № 4: x = 27, y = 91.5; № 5: x = 26, y = 91; № 6: x = 28, y = 89, № 7: x = 29, y = 89.5

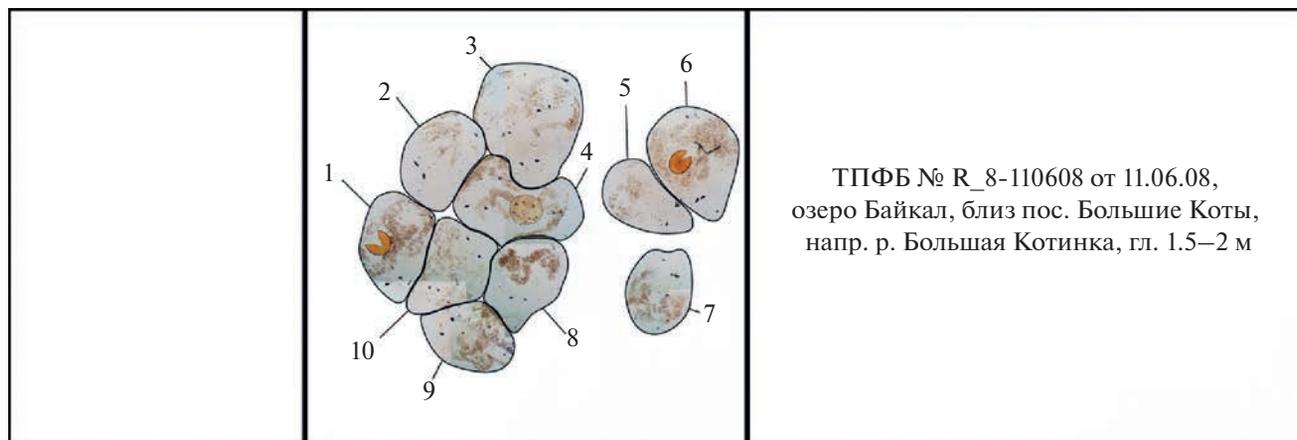


Рис. 1. Схема расположения червей, отнесенных к типовой серии, на тотальном препарате ТПФБ № R_8–110608: особь № 1 – *Mariareuterella misharinae*, паратип № 1; особь № 3 – *M. misharinae*, паратип № 2; особь № 5 – *M. misharinae*, паратип № 4; особь № 6 – *M. misharinae*, паратип № 3; особь № 7 – *M. misharinae*, паратип № 5; особь № 9 – *M. misharinae*, паратип № 6; особи № 2, 4, 8 – *Kalyptorhynchia* spp.

(подробнее см. рис. 1), от 11 июня 2008 г., оз. Байкал, пос. Большие Коты, мелководье напротив р. Большая Котинка (51°90'30.2 N, 105°07'42.1 E), глубина 1.5–2 м, песок. Паратип № 8: ТПФБ № R_1–180916: $x = 15$, $y = 94$, от 18 сентября 2016 г., оз. Байкал, залив Лиственничный, мелководье напротив мыса Березовый (51°50'49.7 N, 104°54'29.2 E), глубина 3.8 м, камни. Паратипы № 9–10: ТПФБ № R_1–251008: № 9: $x = 45$, $y = 97$; № 10: $x = 43$, $y = 95$, от 25 октября 2008 г., оз. Байкал, близ пос. Большие Коты, мелководье напротив скалы Два Брата (51°89'58.6 N, 105°05'56.7 E), глубина 3.2 м, UWITEC № 2. Паратип № 11: ТПФБ № R_1–150708: $x = 18$, $y = 92$, от 15 июля 2008 г., оз. Байкал, близ пос. Большие Коты, мелководье напротив пади Черная (51°53'26.7 N, 105°02'29.9 E), глубина 2.32 м, UWITEC № 1, песок.

Микрофотографии. Коллекция микрофотографий “МИКРОТУРБЕЛЛЯРИИ ОЗЕРА БАЙКАЛ И ЕГО БАССЕЙНА”: папка “*Kalyptorhynchia_new*”: папка “*Rhynchokarlingiidae_new*”: папка “*Mariareuterella misharinae*”: папки “Holotype № 138” и “HN № 138_Paratype № 1” – “HN № 138_Paratype № 11”; 72 фотографии.

Типовое местонахождение – оз. Байкал, западное побережье Южной котловины, близ пос. Большие Коты, мелководье напротив пади Черная.

Описание. Длина тела 730–1540 мкм (в среднем 1140 мкм, $n = 10$), ширина 305–1070 мкм (в среднем 680 мкм, $n = 10$). Глаза имеются. Хоботок яйцевидный у особи-паратипа № 9 длиной 165 и шириной 115 мкм. Туника хоботка очень тонкая, гомогенная, имеет слабо выраженную мелкозернистую структуру наружной поверхности (рис. 2A). Глотка круглая, диаметром 215–325 мкм (в среднем 270 мкм, $n = 7$); у некоторых экземпля-

ров диаметр глотки достигает более четверти длины тела. Размеры мягких частей мужской копулятивной системы даны по особи-паратипу № 8. Семенные пузыри “С-образно” изогнуты, представляют собой удлиненные мешки (рис. 2B) длиной 170 и шириной 40 мкм (соотношение длины и ширины 1 : 4.25). Бульбус круглый, диаметром около 100–105 мкм. Папилла конусовидная, длиной 50 и шириной 40 мкм. Крючья небольшие, когтевидные, как правило, со слабо выраженной изогнутостью. На микрофотографии сбоку (рис. 3A) хорошо видно, что плоскость основания крючьев расположена под очень небольшим острым углом по отношению к их основной оси. Длина крючьев варьирует в пределах 50–60 мкм (в среднем 55 мкм, $n = 18$) (рис. 3A–3L). Базальные кольца тонкие, основание имеет форму закругленного овала (рис. 2C, 2D). Иногда базальные кольца несут окаймление, сформированное небольшими листовидными отростками (рис. 2D). Диаметр основания крючьев 24–32 мкм (в среднем 28 мкм, $n = 20$). Стенки крючьев имеют несколько хорошо выраженных, почти прямых складок, идущих от базального кольца до дистального кончика. Вдоль внутренней поверхности обоих крючьев располагается ряд очень мелких игл (или зубчиков), различимых лишь на большом увеличении (рис. 4A–4C). Их длина составляет 1–1.5 мкм. Ряд начинается под базальным кольцом и заканчивается вблизи дистального кончика крючка (рис. 2C, 2D). Кокон ярко-желтый, округлый, у особи-паратипа № 1 диаметром около 300 мкм; толщина стенки достигает 3–4 мкм. Поверхность кокона гладкая (рис. 4E).

Дифференциальный диагноз. По длине крючьев новый вид наиболее близок к *Mariareuterella baeckmanae* (Timoshkin 1986), но у осо-

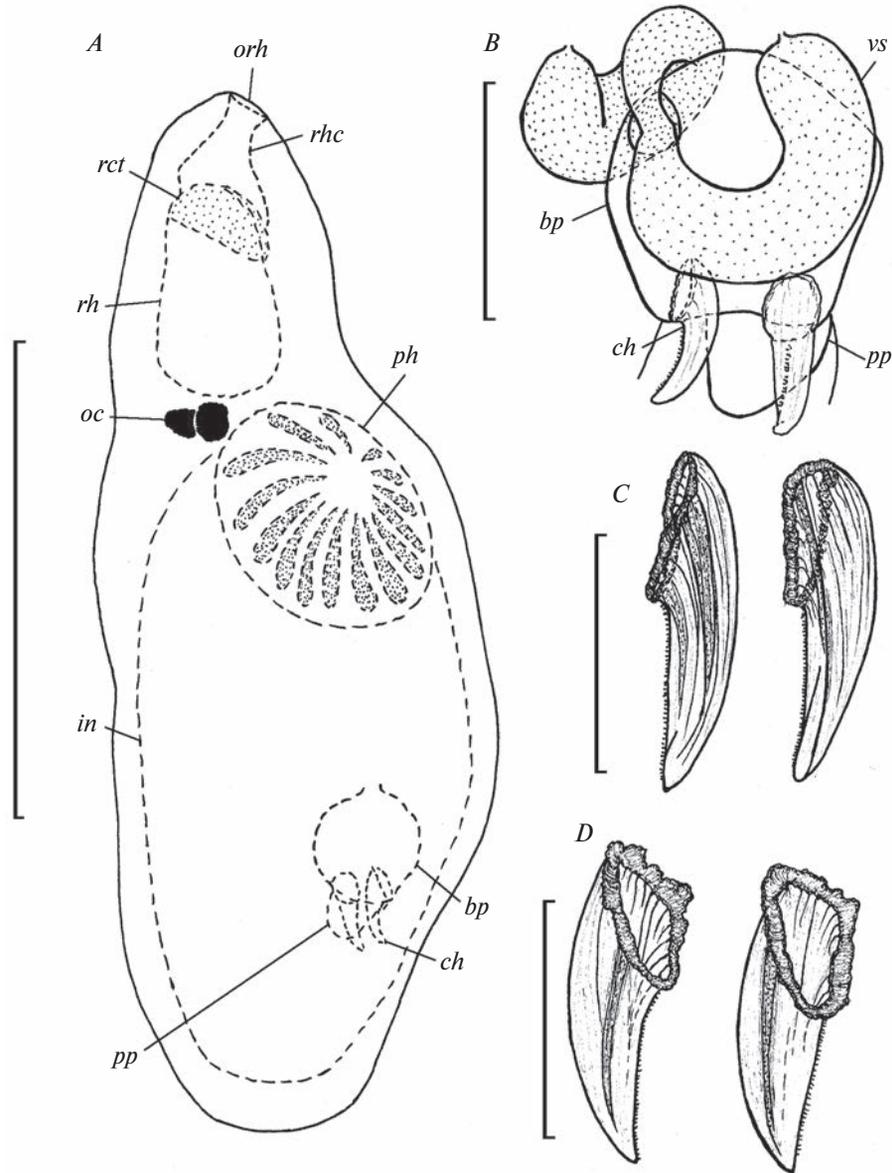


Рис. 2. *Mariareuterella misharinae* Krivorotkin et Timoshkin sp. n.: *A* — схема расположения внутренних органов паратипа № 9, *B* — схема строения мужского копулятивного аппарата паратипа № 8, *C* — крючья голотипа, *D* — крючья паратипа № 2. Масштаб, мкм: *A* — 400; *B* — 100; *C*, *D* — 50.

бей ранее описанного вида длина крючьев и диаметр основания одинаковы; у представителей нового вида длина крючьев вдвое превышает диаметр их оснований. Крючья особей *M. misharinae* в среднем вдвое длиннее, чем у *M. baeckmanae*. Крючья этих видов различаются степенью изогнутости их продольной оси: у нового вида эта ось более прямая (в большинстве случаев), у *M. baeckmanae* — дугообразно изогнута. Туники обоих видов тонкие и однородные, но у *M. baeckmanae* — с гладкой поверхностью, а у нового вида туника несет слабо различимую, мелкую зернистость (рис. 2*A*). Главной особенностью нового вида яв-

ляется усложнение структуры крючьев в виде ряда мелких игольчатых образований, расположенных вдоль “внутренней” стороны крючка.

Примечания. В кишечнике обнаружены панцири диатомовых водорослей, щетинки олигохет и стилеты особей вида *Macrostomum* sp. (семейство Macrostomidae).

В пределах семейства Rhynchokarlingiidae подобные ряды игл описаны для видов *Riedelella pectenuncinata* Timoshkin 2004 и *Riedelella linevichae* Timoshkin 2004, однако их иглы крупнее — в длину от 5 до 7.5 мкм, при длине 1–1.5 мкм у *M. misharinae*; форма крючьев упомянутых выше видов с

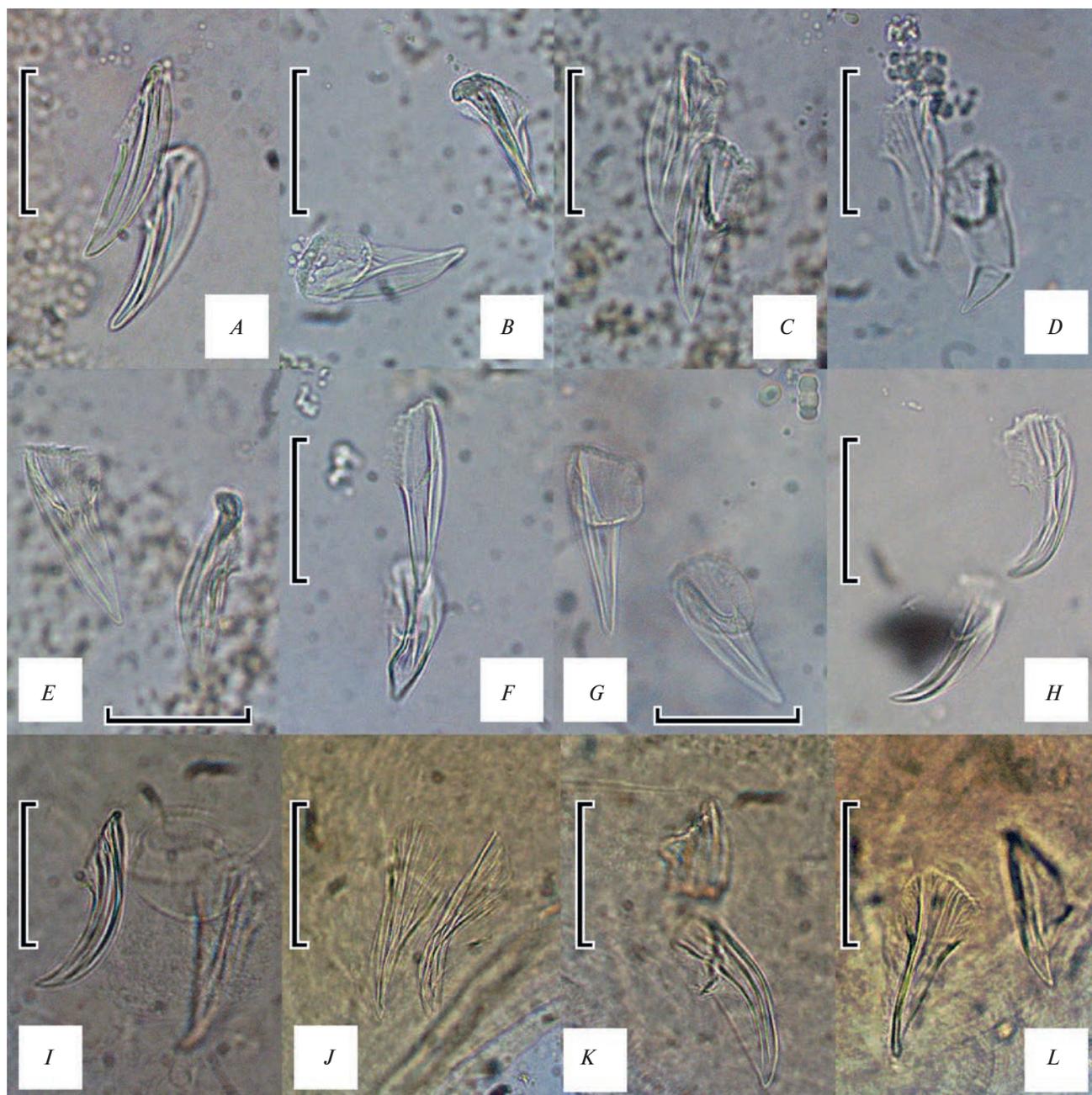


Рис. 3. *Mariareuterella misharinae* Krivorotkin et Timoshkin sp. n., микрофотографии крючков: *A* – голотип, *B* – паратип № 1, *C* – паратип № 2, *D* – паратип № 3, *E* – паратип № 4, *F* – паратип № 5, *G* – паратип № 6, *H* – паратип № 7, *I* – паратип № 8, *J* – паратип № 9, *K* – паратип № 10, *L* – паратип № 11. Масштаб 50 мкм.

перешейком и дистальным расширением указывает на принадлежность к другому роду. Кроме того, у риеделелл игольчатые структуры расположены на крупной лентовидной мембране, идущей за пределами крючка и прикрепленной к продольной оси. У нового вида ряд игл расположен вдоль внутренней стороны крючка (однако эта часть может представлять собой узкую лентовидную мембрану, подобную таковой у *R. linevichae*).

Э т и м о л о г и я. Вид назван в честь Мишариной Евгении Александровны, кандидата биологических наук, заведующей кафедрой гидробиологии и зоологии беспозвоночных биолого-почвенного факультета Иркутского государственного университета, специалиста по фауне коловраток и прекрасного преподавателя.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Эндемик оз. Байкал, обнаружен близ пос. Большие Коты на мелково-

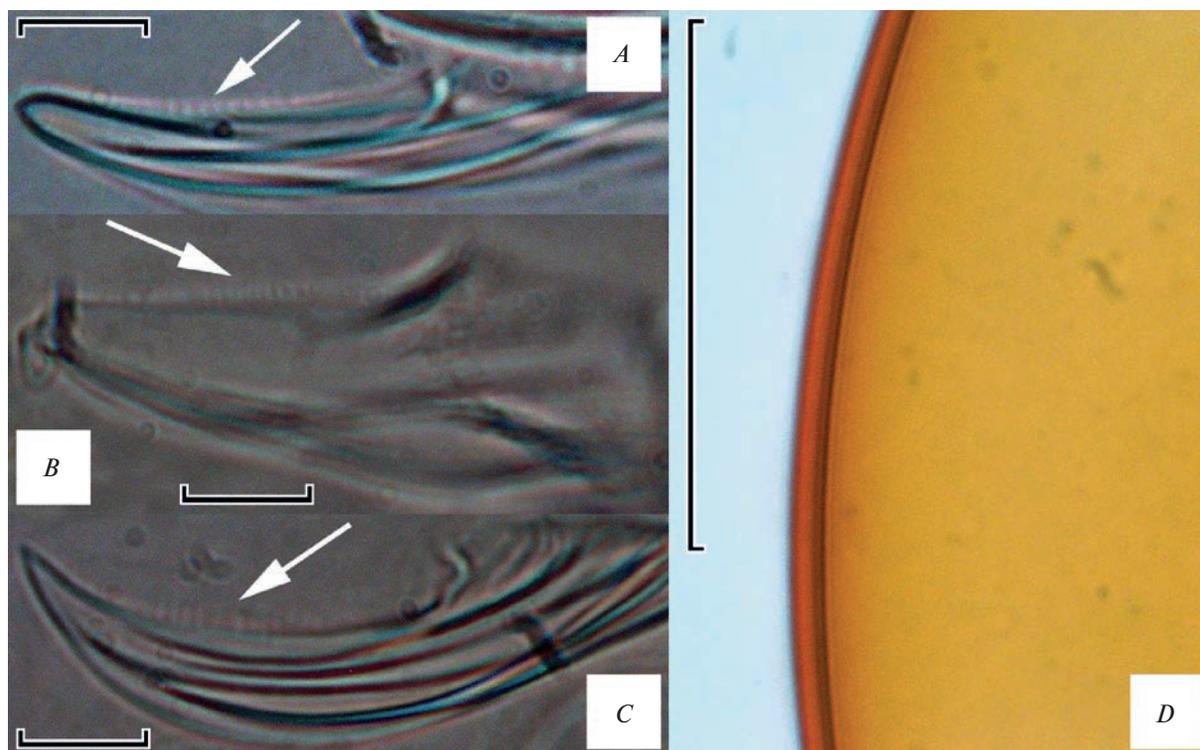


Рис. 4. *Mariareuterella misharinae* Krivorotkin et Timoshkin sp. n., микрофотографии деталей строения крючков (А–С) и кокона (D): А – голотип; В – паратип № 3; С – паратип № 8; на А–С стрелками показаны ряды мелких игл; D – паратип № 1. Масштаб, мкм: А–С – 10, D – 50.

дьях напротив пади Черная (глубина 2.32–2.5 м), скалы Два Брата (глубина 3.2 м) и р. Большая Котинка (глубина 1.5–2 м); в заливе Лиственничный на мелководье напротив мыса Березовый (глубина 3.8 м). Обитает на песчаном и каменистом грунте.

Riedelella lukhnevi Krivorotkin et Timoshkin sp. n.
(рис. 5–9)

Материал. Собрано шесть особей. **Голотип** № 139: ТПФБ № R_1–150708: $x = 46, y = 95$, от 15 июля 2008 г., оз. Байкал, близ пос. Большие Коты, мелководье напротив пади Черная (51°53'26.7 N, 105°02'29.9 E), глубина 2.32 м, UWITES № 1. Паратипы № 1–2: ТПФБ № R_28–130608: № 1: $x = 31, y = 96$; № 2: $x = 34, y = 96$, от 13 июня 2008 г., собран там же, где и голотип, глубина 2.38 м, песок. Паратип № 3: ТПФБ № R_27–130608: $x = 39, y = 93$, та же проба, что и паратип № 1. Паратип № 4: ТПФБ № R_23–130608: $x = 26, y = 96$, та же проба, что и паратип № 1. Паратип № 5: ТПФБ № R_32–130608: $x = 26, y = 96$, та же проба, что и паратип № 1.

Микрофотографии. Коллекция микрофотографий “МИКРОТУРБЕЛЛЯРИИ ОЗЕРА БАЙКАЛ И ЕГО БАССЕЙНА”: папка “*Kalyptorhynchia_new*”: папка “*Rhynchokarlingiidae_new*”:

папка “*Riedelella lukhnevi*”: папки “Holotype № 139” и “HN№139_Paratype № 1” – “HN№139_Paratype № 5”; 56 фотографий.

Типовое местонахождение – оз. Байкал, западное побережье Южной котловины, близ пос. Большие Коты, мелководье напротив пади Черная.

Описание. Длина тела 475–1175 мкм (в среднем 905 мкм, $n = 6$), ширина 295–695 мкм (в среднем 525 мкм, $n = 6$). Глаза имеются. Хоботок голотипа яйцеобразный, длиной 160 и шириной 100 мкм (рис. 5А). Туника хоботка однородная, без выраженной макушки (в виде пояса); у особи-паратипа № 1 высотой 30 и диаметром 185 мкм, наружная поверхность туники с мелкозернистой структурой (рис. 5В, 5С). Фронтально глотка у той же особи округлая, диаметром 130 × 100 мкм. Бульбус круглый, у голотипа 95–100 мкм в диаметре. Папилла той же особи длиной около 75 и шириной 60 мкм. Крючья мощные, весьма необычной формы – в “развернутом” состоянии они практически трапециевидные (рис. 6А–6I; 7А–7I). Их основная часть представляет собой структуру, напоминающую ласты аквалангиста. Под основанием крючья представляют собой дуговидно изогнутые пластины, максимальная ширина которых приходится на дистальную их часть. Боковые края крючков хорошо развиты,

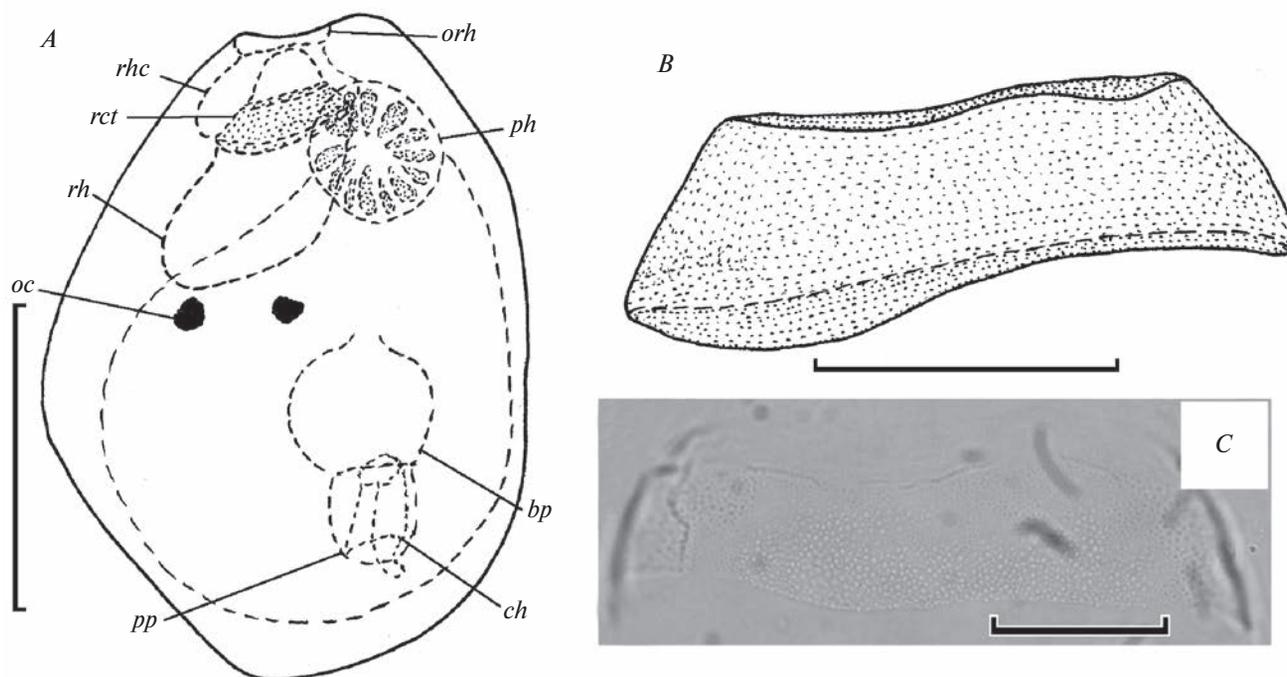


Рис. 5. *Riedelella lukhnevi* Krivorotkin et Timoshkin sp. n.: A — схема расположения внутренних органов голотипа (для наглядности в схеме половой системы изображен только один из крючков), B — туника голотипа, C — туника паратип № 1. Масштаб, мкм: A — 200; B, C — 50.

с явно выраженными утолщениями на закругленном дистальном конце. Длина крючков нового вида была измерена по прямой линии от центра овала основания до середины проксимальной стороны крючков и составила 45–60 мкм (в среднем 55 мкм, $n = 12$) (рис. 8A–8F). Наибольший диаметр основания крючков 35–55 мкм (в среднем 45 мкм, $n = 12$). Базальные кольца мощные, толщиной около 5–10 мкм, иногда несут небольшие отростки. Под основанием ширина крючков плавно увеличивается, перешеек слабо выражен. Большая часть поверхности крючка покрыта тонкими продольными складками. Ширина дистального конца крючков (измерения проводились по его дуге) колеблется в пределах 70–110 мкм (в среднем 90 мкм, $n = 12$). Дистальный край покрыт зубчиками практически по всей его длине. Количество зубцов (в зависимости от проекции крючка) варьирует в пределах 39–64 (в среднем 47, $n = 12$). Длина зубцов варьирует от менее 1 до 3 мкм (рис. 9A–9I). При приближении к латеральным утолщениям, длина зубцов постепенно уменьшается вплоть до полного их исчезновения (рис. 9A, 9C, 9D, 9G).

Дифференциальный диагноз. В рамках рода *Riedelella* форма крючков данного вида является весьма необычной. Образно говоря, форму крючков нового вида можно сравнить с лаптами аквалангиста. Дистальный край крючков дугообразный (почти полукруглый), снабжен много-

численными зубчиками. Сходный зубчатый дистальный край имеется у крючков *Riedelella microdentata* Krivorotkin et Timoshkin (в печати), которые по форме также отдаленно напоминают лапты (см. Кривороткин и др., в печати). Как и у представителей нового вида, внутренняя полость крючков *R. microdentata* развита очень слабо. Крючья сравниваемых видов имеют разные форму и размеры: наибольший диаметр основания крючков *R. microdentata* 15–20 мкм, длина дистального расширения (зубчатого края) 20–25 мкм. Аналогичные признаки крючков нового вида: 35–45 и 70–110 мкм соответственно. Туники этих видов имеют мелкозернистую структуру, однако у *R. microdentata* зернистость убывает от верхушки к юнктурной линии, пропадая в проксимальной трети, а у *R. lukhnevi* туника гомогенная.

Этимология. Вид назван в честь Лухнева Антона Геннадьевича (ЛИН СО РАН), кандидата биологических наук, зоолога, специалиста по микротурбелляриям отряда Proseriata, сделавшего значимый вклад в исследования хоботковых микротурбеллярий рода *Opisthocystis* Sekera 1911.

Распространение. Эндемик оз. Байкал, обнаружен близ пос. Большие Коты, на мелководье напротив пади Черная (глубина 2.32–2.38 м). Обитатель песчаного грунта.

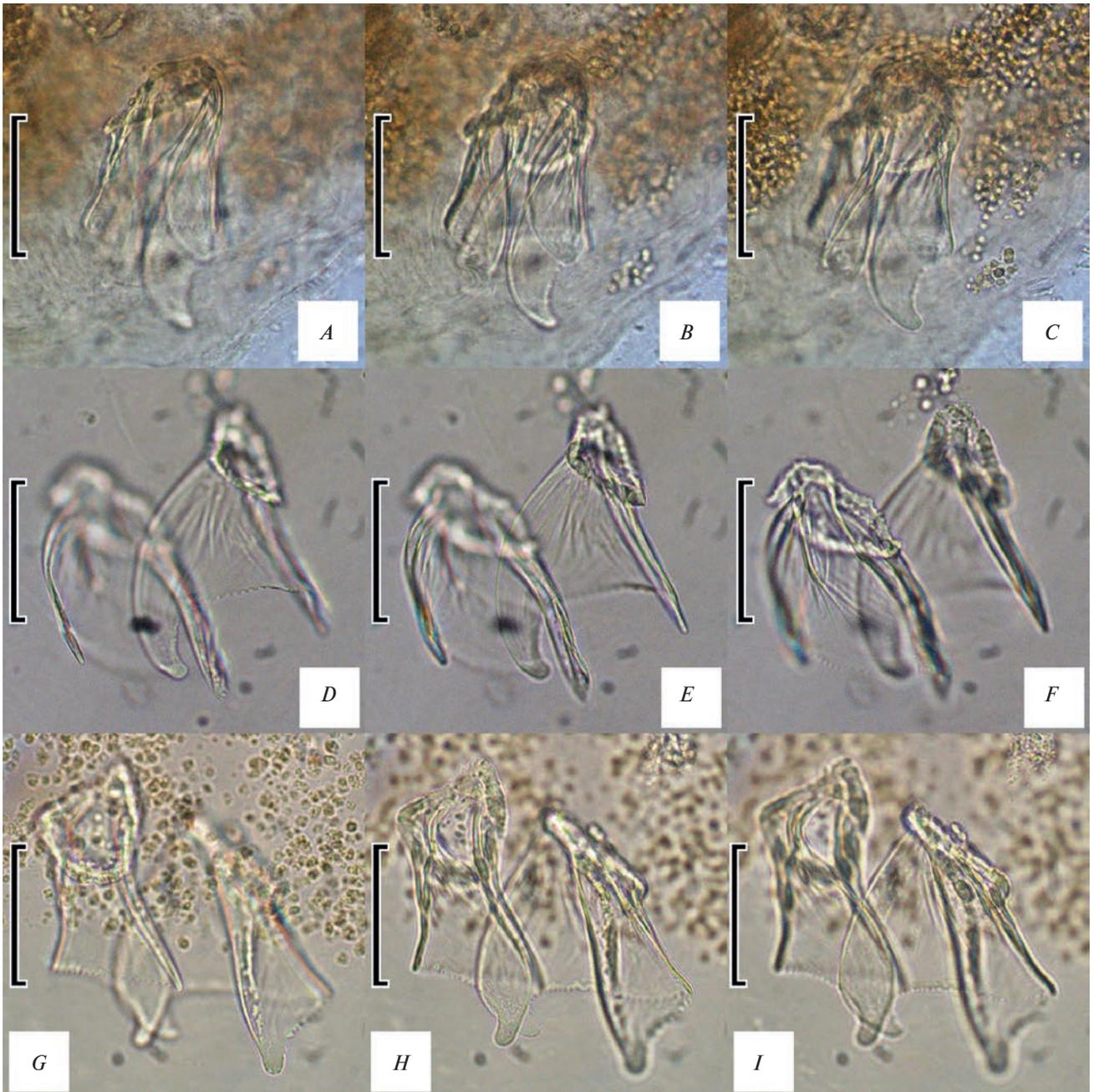


Рис. 6. *Riedelella lukhnevi* Krivorotkin et Timoshkin sp. n., микрофотографии крючьев на разных глубинах резкости: А–С – голотип, D–F – паратип № 1, G–I – паратип № 2. Масштаб 50 мкм.

***Cohenella angelinae* Timoshkin et Krivorotkin sp. n.**
(рис. 10–12)

М а т е р и а л. Собрано пять особей, все включены в типовую серию. **Голотип № 140:** ТПФБ № 4–231022: $x = 38, y = 91$, от 23 октября 2022 г., оз. Байкал, близ пос. Большие Коты, мелководье напротив пади Черная ($51^{\circ}53'26.7\text{ N}, 105^{\circ}02'29.9\text{ E}$), глубина 2.7 м, серый песок, качественная проба. Паратип № 1: тот же препарат, что и голотип: $x = 10, y = 92$. Паратипы № 2, 3: ТПФБ № 5–231022: № 2:

$x = 42, y = 91$; № 3: $x = 14, y = 95$, та же проба, что и голотип. Паратип № 4: ТПФБ № R_1–251008: $x = 42, y = 94$, от 25 октября 2008 г., оз. Байкал, близ пос. Большие Коты, мелководье напротив скалы Два Брата ($51^{\circ}89'58.6\text{ N}, 105^{\circ}05'56.7\text{ E}$), глубина 3.2 м, песок, UWITES № 2.

Микрофотографии. Коллекция микрофотографий “МИКРОТУРБЕЛЛЯРИИ ОЗЕРА БАЙКАЛ И ЕГО БАССЕЙНА”: папка “*Kalyptorhynchia_new*”: папка “*Rhynchokarlingiidae_new*”:

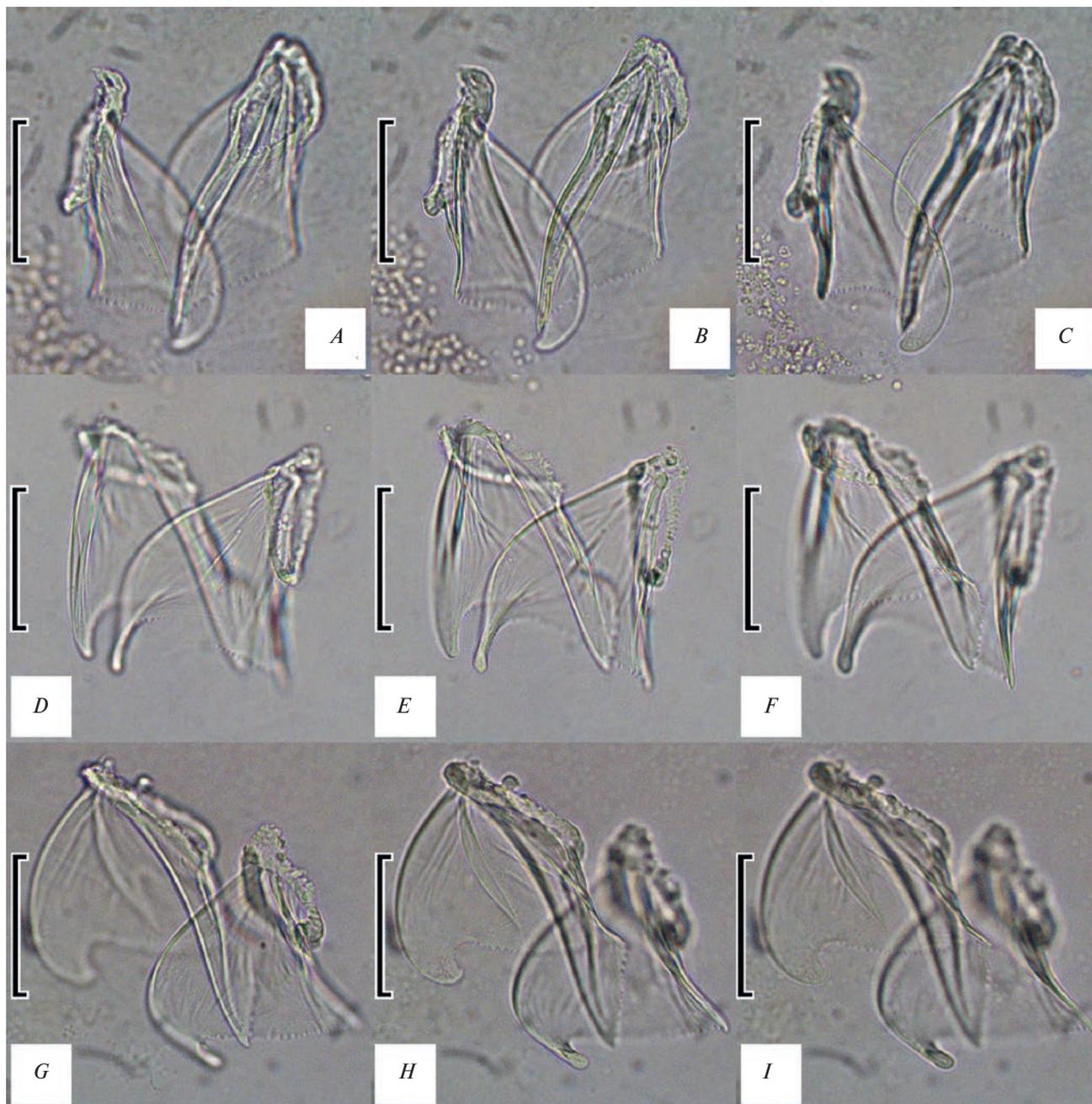


Рис. 7. *Riedelella lukhnevi* Krivorotkin et Timoshkin sp. n., микрофотографии крючьев при резкости разной глубины: А–С – паратип № 3, D–F – паратип № 4, G–I – паратип № 5. Масштаб 50 мкм.

“*Cohenella angelinae*”: папки “Holotype № 140” и “HN№140_Paratype № 1” – “HN№140_Paratype № 4”; 44 фотографии.

Типовое местонахождение – оз. Байкал, западное побережье Южной котловины, близ пос. Большие Коты, мелководье напротив пади Черная.

Описание. Длина тела 1300–1985 мкм (в среднем 1660 мкм, $n = 3$), ширина 755–1005 мкм (в среднем 865 мкм, $n = 3$). Глаза имеются. Хоб-

ток голотипа круглый, диаметром около 385 мкм (рис. 10A). Туника хоботка представляет собой колпачок, диаметр проксимального отверстия которого совпадает с диаметром хоботка (по юнктурной линии). Она не гомогенная, подразделяется на два хорошо выраженных отдела. Большая часть туники, начиная от юнктурной линии и вплоть до апикальной части, покрыта многочисленными мелкими складками (рис. 11A–11D). На самой верхушке колпачка хорошо виден не-

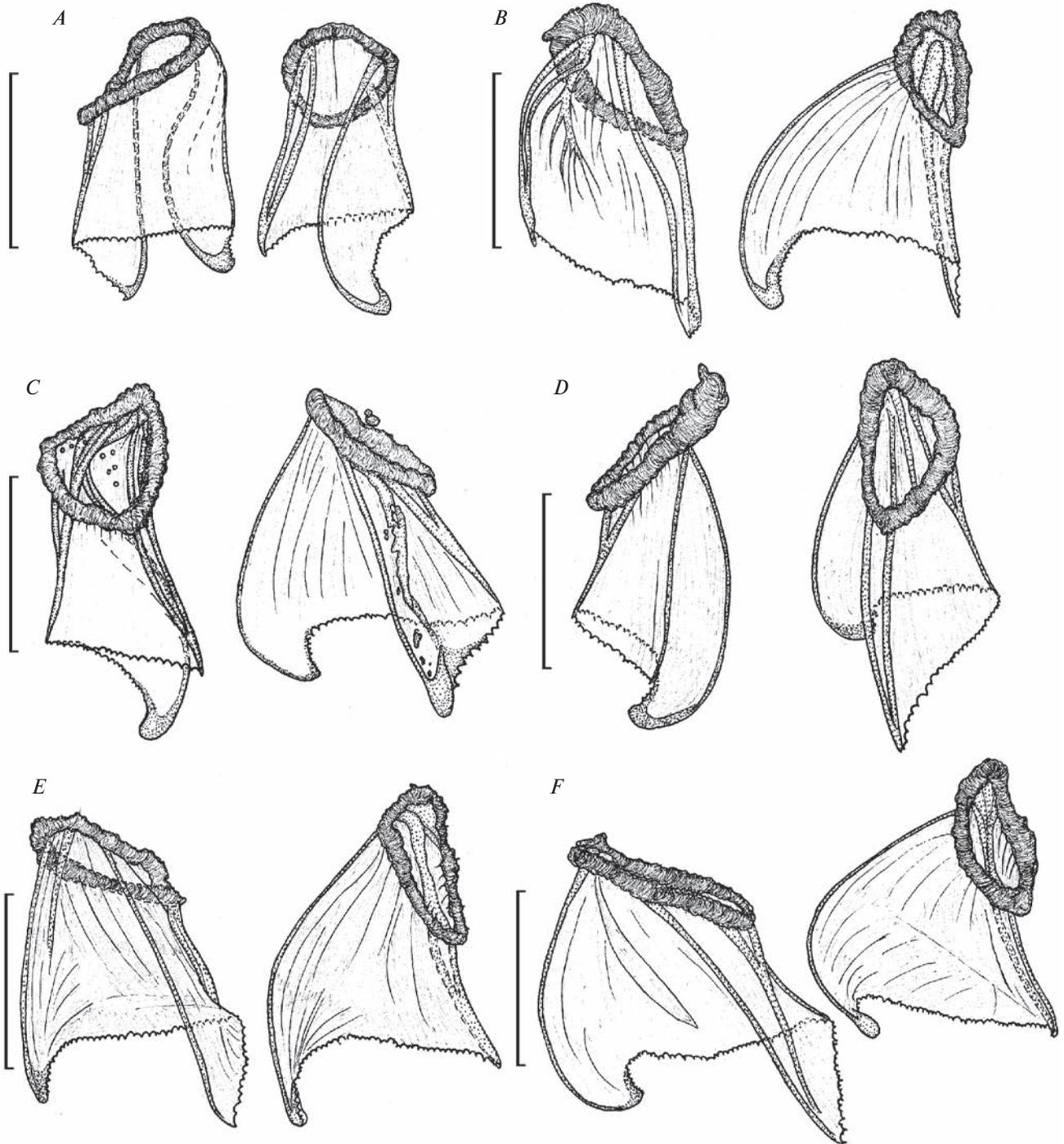


Рис. 8. *Riedelella lukhnevi* Krivorotkin et Timoshkin sp. n., крючья: *A* – голотип, *B* – паратип № 1, *C* – паратип № 2, *D* – паратип № 3, *E* – паратип № 4, *F* – паратип № 5. Масштаб 50 мкм.

большой овальный участок, наружная поверхность которого покрыта мелкими “зернами” (рис. 10*B*). Диаметр зернистого овала особи-паратипа № 2 около 60–65 мкм. Глотка голотипа округлая, диаметром около 295–335 мкм. Семенные пузыри той же особи вытянутые, длиной 80–

85 мкм, с наибольшей шириной около 35 мкм (соотношение длины и ширины 1 : 2.3). Бульбус вытянутый, толстостенный, длиной 170 и шириной 60 мкм (рис. 10*C*, 10*D*). Папилла небольшая, конусовидная, длиной около 30 мкм. Крючья маленькие, конусовидные. Их размеры в каждой па-

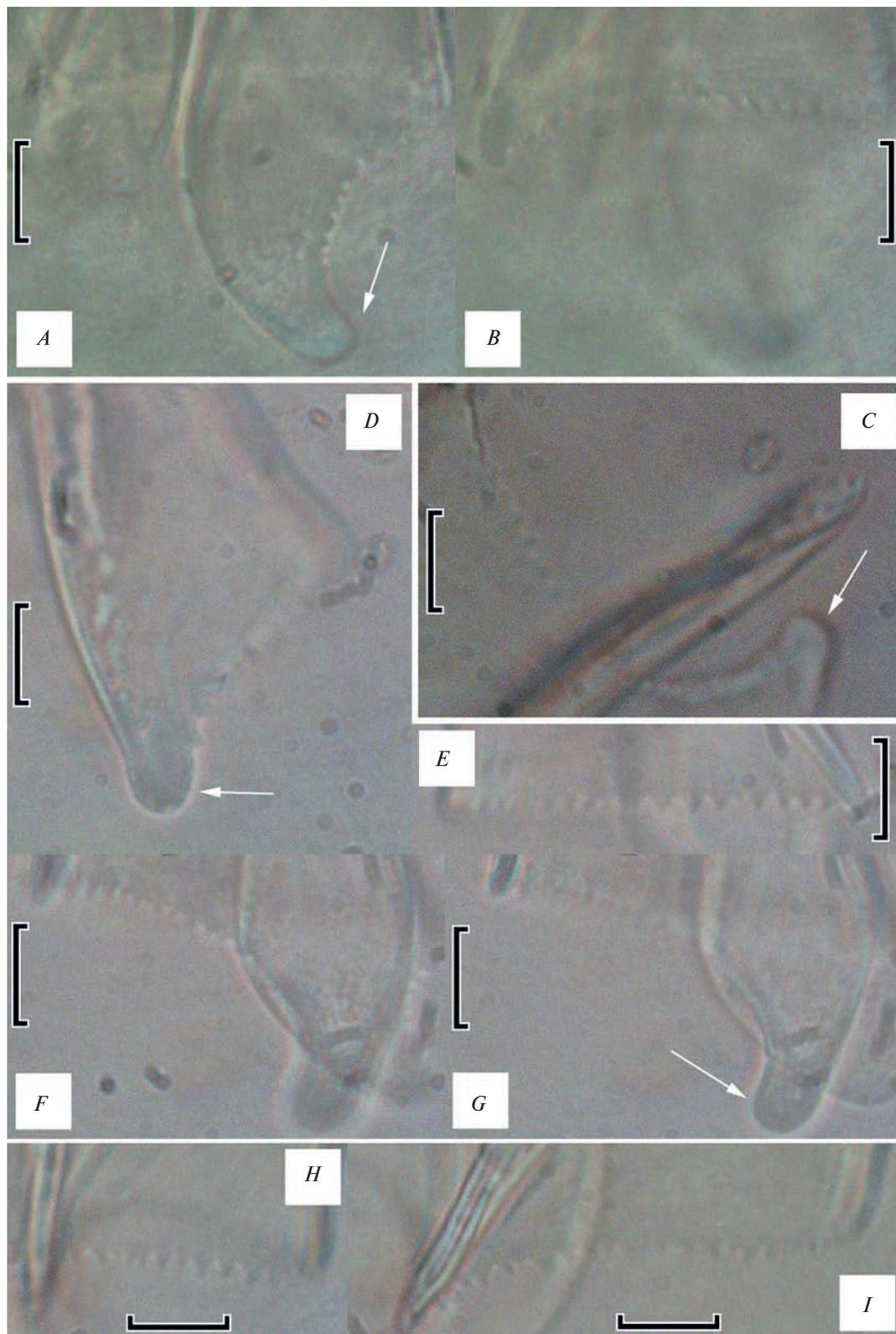


Рис. 9. *Riedelevella lukhnevi* Krivorotkin et Timoshkin sp. n., микрофотографии фрагментов дистального отдела крючьев: *A, B* – голотип; *C* – паратип № 1; *D–G* – паратип № 3; *H, I* – паратип № 3; на *A, C, D, G* стрелками показаны латеральные утолщения. Масштаб 10 мкм.

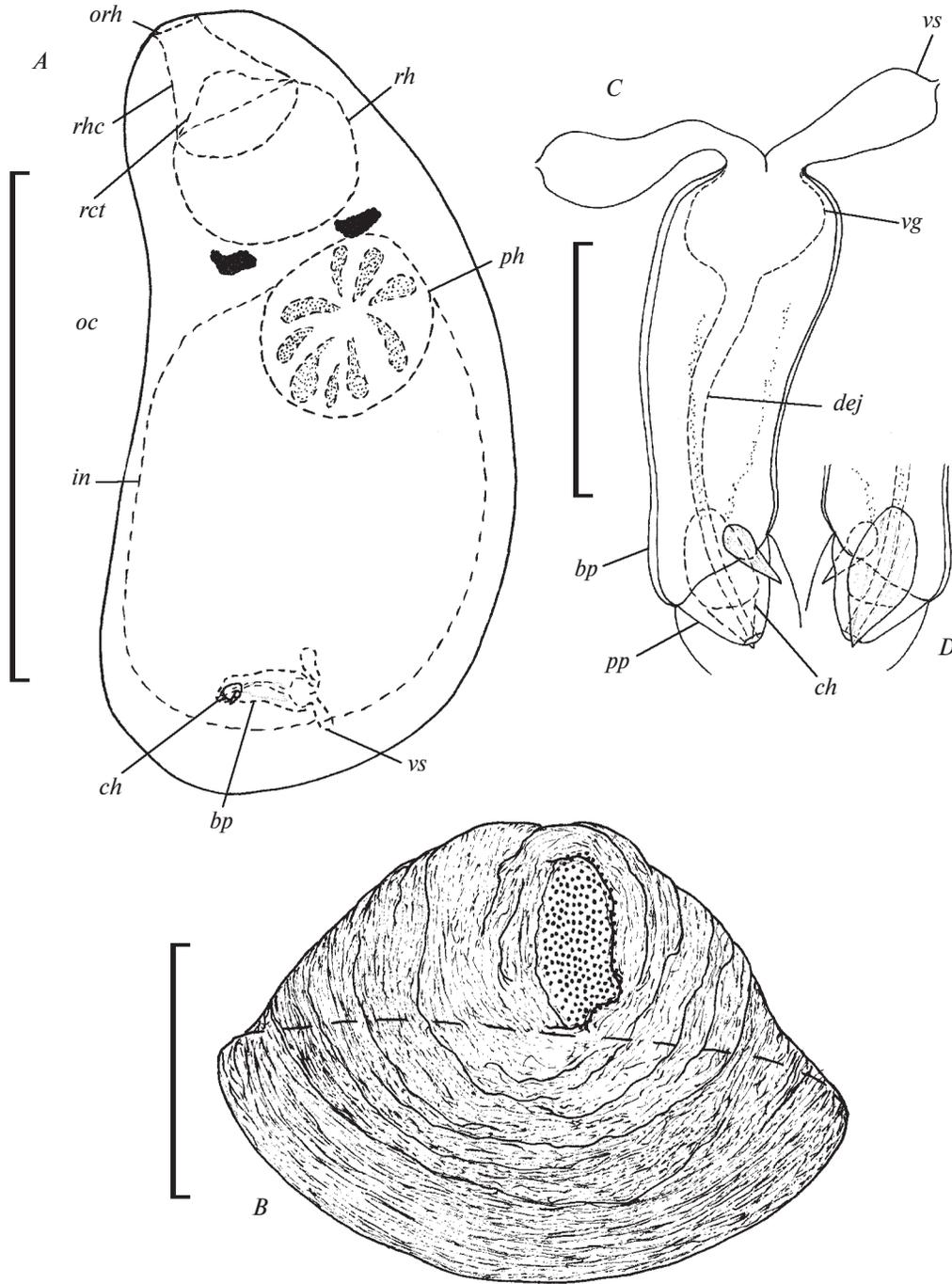


Рис. 10. *Cohenella angelinae* Timoshkin et Krivorotkin sp. n., голотип: А – схема расположения внутренних органов, В – туника, С – мужской копулятивный аппарат, D – его фрагмент. Масштаб: А – 1 мм; В–D – 100 мкм.

ре различаются: первый крючок крупнее, с широким овальным основанием, второй значительно уже, заострен, имеет маленькое круглое основание (рис. 12А–12М). Стенки обоих крючков гладкие, практически без складок. Длина большего крючка 30–35 мкм (в среднем 33 мкм, $n = 5$), наибольший диаметр основания 35–55 мкм (в среднем 45 мкм, $n = 5$) и наименьшим в 23–27 мкм

(в среднем 25 мкм, $n = 5$). Меньший крючок длиной 15–25 мкм (в среднем 20 мкм, $n = 5$) с основанием диаметром 8–16 мкм (в среднем 11 мкм, $n = 5$).

Дифференциальный диагноз. Строение и размеры копулятивного аппарата нового вида устроены стандартно для представителей рода. По данному признаку он наиболее близок к

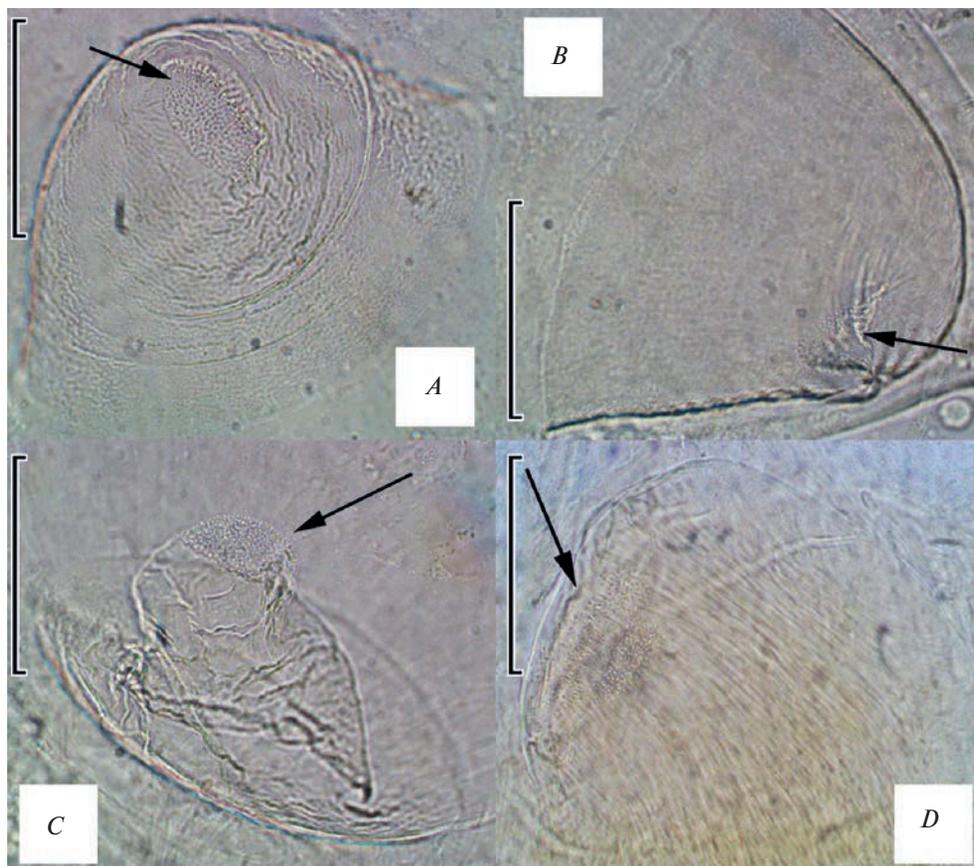


Рис. 11. *Cohenella angelinae* Timoshkin et Krivorotkin sp. n., микрофотографии туники хоботка: *A* – голотип, *B* – паратип № 1, *C* – паратип № 2, *D* – паратип № 4; на *A–D* стрелками показана апикальная часть туники с мелкозернистой поверхностью. Масштаб 100 мкм.

Cohenella semernoyi Timoshkin 2004. Однако бульбус *C. semernoyi* в два раза длиннее, чем у *C. angelinae*. Крючья особей нового вида различаются по размеру и строению, что впервые описано для представителей рода *Cohenella*. Особи *C. semernoyi* имеют два одинаковых крючка длиной 40–70 мкм, с нерегулярной формой базального отверстия (чаще всего овальной), с наибольшим диаметром в 70–125 мкм (Timoshkin, 2004). Большой крючок *C. angelinae* длиной 30–35 мкм с наибольшим диаметром базального отверстия 35–55 мкм. Туники особей этих видов различаются строением верхушки: у *C. semernoyi* туника гомогенная, с множеством нерегулярных бороздок, а у нового вида помимо нерегулярных бороздок различного размера на верхушке имеется четко отграниченный участок с мелкозернистой структурой.

Примечания. В кишечнике обнаружены многочисленные щетинки олигохет из семейств Lumbriculidae и Naidiae (род *Nais* Müller 1773), а также панцири диатомовых водорослей.

Этимология. Вид назван в честь Тимошкиной Ангелины Игоревны.

Распространение. Эндемик оз. Байкал, обнаружен близ пос. Большие Коты, на мелководьях напротив пади Черная (глубина 2.7 м) и скалы Два Брата (глубина 3.2 м). Обитатель песчаных грунтов.

***Coulterella takhteevi* Krivorotkin et Timoshkin sp. n.**
(рис. 13–14)

Материал. Собрано пять особей. **Голотип** № 141: ТПФБ № R_16–130608: $x = 31$, $y = 93$, от 13 июня 2008 г., оз. Байкал, близ пос. Большие Коты, мелководье напротив стационара ЛИН СО РАН (51°89'96.1 N, 105°06'40.8 E), глубина 2.7 м, песок, UWITEC № 14. Паратип № 1: ТПФБ № R_2–140808: $x = 30$, $y = 94$, от 14 августа 2008 г., собрано там же, где и голотип, глубина 3.2 м, песок, UWITEC № 9, слой 0–1 см. Паратип № 2: ТПФБ № R_14–170608: $x = 32$, $y = 95$, от 17 июня 2008 г., собрано там же, где и голотип, глубина 2 м, песок. Паратип № 3: ТПФБ № R_3–301008: $x = 30$, $y = 92$, от 30 октября 2008 г., собрано там же, где и голотип, глубина 2 м, песок, UWITEC

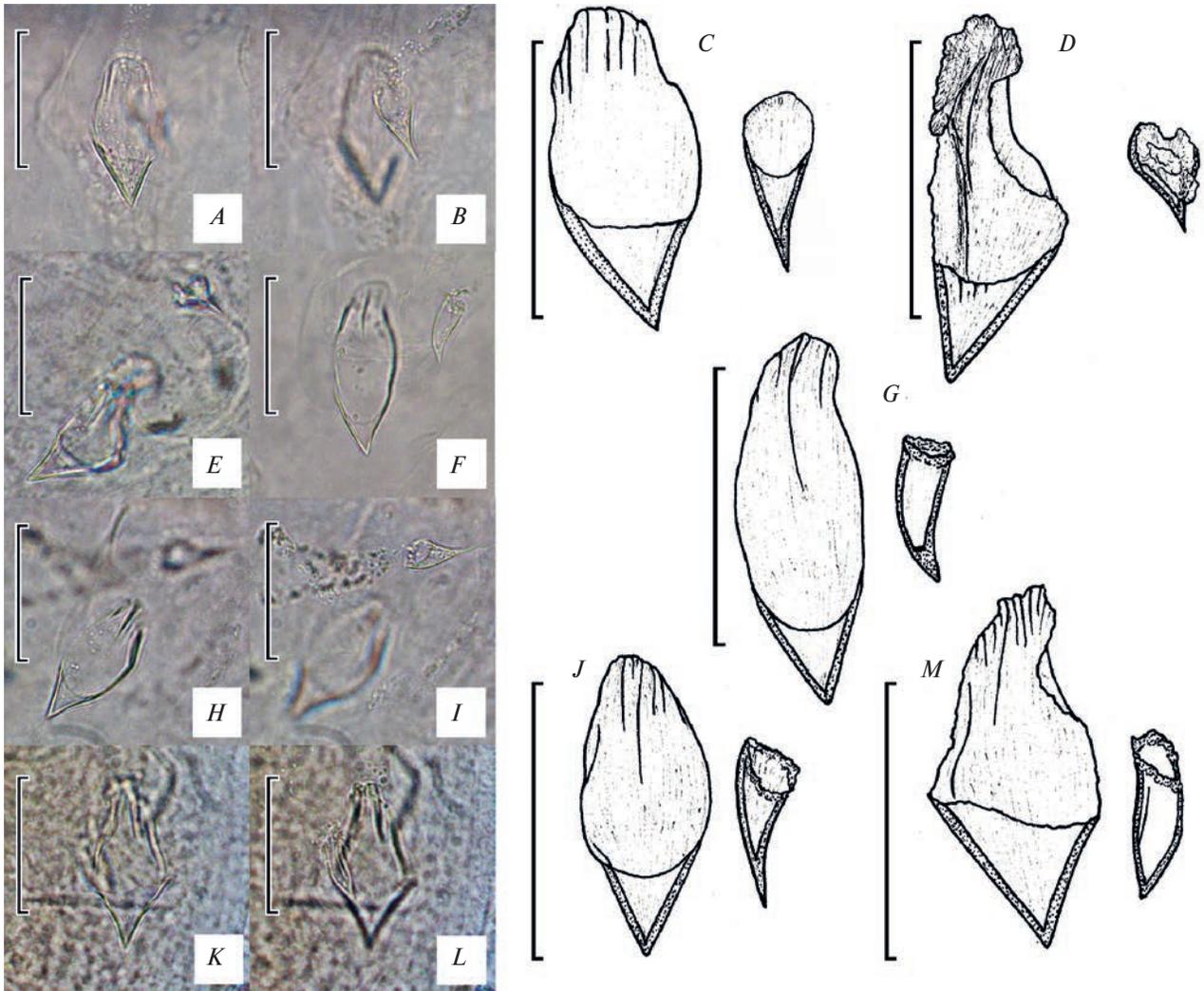


Рис. 12. *Cohenella angelinae* Timoshkin et Krivorotkin sp. n., крючья: A–C – голотип; D, E – паратип № 1; F, G – паратип № 2; H–J – паратип № 3; K–M – паратип № 4. Масштаб 50 мкм.

№ 14, слой 0–3 см. Паратип № 4: ТПФБ № R_4–160309: $x = 29, y = 94$, от 16 марта 2009 г., собрано там же, где и голотип, глубина 2.4 м, песок.

Микрофотографии. Коллекция микрофотографий “МИКРОТУРБЕЛЛЯРИИ ОЗЕРА БАЙКАЛ И ЕГО БАССЕЙНА”: папка “*Kalyptorhynchia_new*”: папка “*Rhynchokarlingiidae_new*”: папка “*Coulterella_takhteevi*”: папки “Holotype № 141” и “HN № 141_Paratype № 1” – “HN № 141_Paratype № 4”; 46 фотографий.

Типовое местонахождение – оз. Байкал, западное побережье Южной котловины, близ пос. Большие Коты, мелководье напротив стационара ЛИН СО РАН.

Описание. Длина тела 585–1295 мкм (в среднем 905 мкм, $n = 5$), ширина 440–775 мкм (в среднем 605 мкм, $n = 5$) (рис. 13A). Глаза имеются.

Туника хоботка в виде пояса, без выраженной верхушки, тонкая, не гомогенная, разделена на две равные части. Промежуток от основания (юнктурной линии) до середины пояса туники имеет мелкозернистую структуру наружной поверхности, в то время как верхняя часть пояса гладкая (рис. 13B). Крючья мужского копулятивного аппарата мешковидные, почти шарообразные, раздуты под основанием (рис. 14A–14O). Длина обоих крючьев 33–38 мкм (в среднем 35 мкм, $n = 8$). Основание (у придавленных особей) овальное, с наибольшим диаметром 25–30 (в среднем 28 мкм, $n = 9$) и наименьшим диаметром 20–25 мкм (в среднем 22 мкм, $n = 4$). Базальные кольца тонкие, толщиной 1–2 мкм, редко несут небольшие игловидные отростки. Под основанием ширина крючьев увеличивается, достигая 35–40 мкм (в среднем 38 мкм, $n = 8$). Поверхность

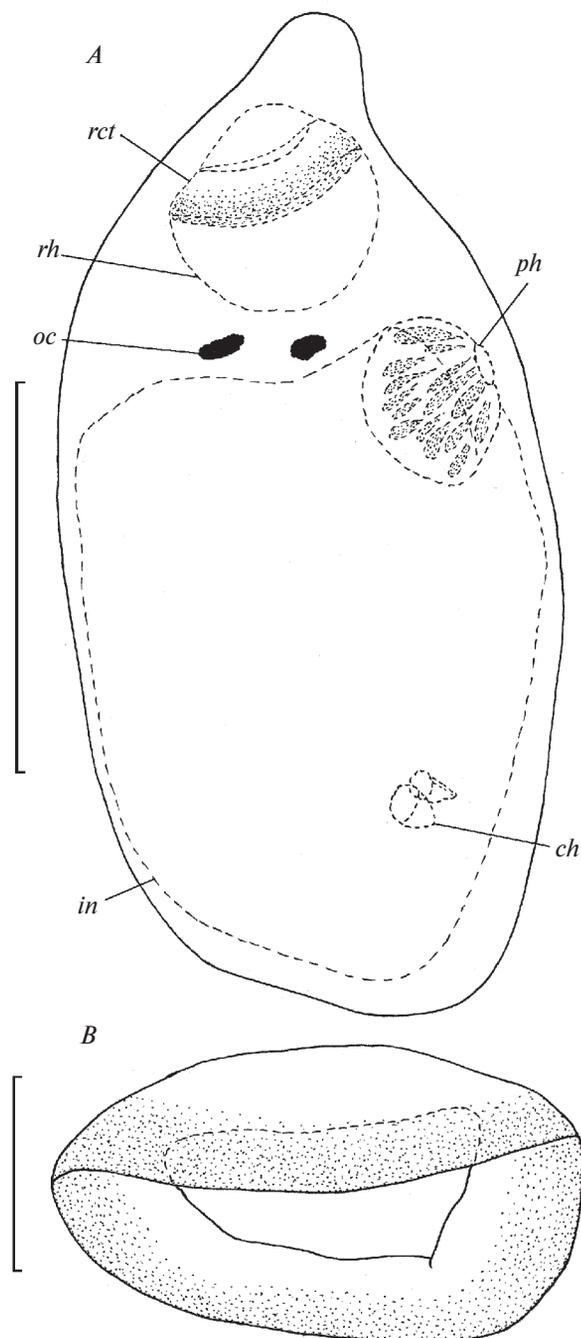


Рис. 13. *Coulterella takhteevi* Krivorotkin et Timoshkin sp. n.: A – схема расположения внутренних органов паратипа № 1, B – туника голотипа. Масштаб, мкм: A – 400, B – 50.

крючьев покрыта многочисленными складками. Складки идут от базального кольца до закругленной дистальной части, на которой имеется выраженное заострение на обоих крючьях.

Дифференциальный диагноз. Крючья нового вида являются одними из самых ма-

леньких в пределах рода. Сходными по размеру являются крючья *Coulterella fialkovi* Timoshkin et Zaytseva 2022, однако их форма существенно отличается от формы крючьев *C. takhteevi*. Наибольшая ширина крючьев у *C. fialkovi* достигается в их середине, а у нового вида – вблизи их основания. Причем в большинстве случаев сами крючья могут быть несколько шире основания. Соотношение максимального диаметра овального основания к максимальной ширине крючьев у *C. fialkovi* – 0.5, у нового вида – 1.2. Плоскость оснований у *C. takhteevi* перпендикулярна продольной оси крючьев, в то время как основания крючьев *C. fialkovi* расположены под острым углом к их продольной оси. Наиболее сходными с новым видом (по строению) являются крючья особей *Coulterella vainolai* Timoshkin 2004: у обоих видов крючья имеют практически круглую форму. Однако как длина крючьев, так и диаметр основания нового вида более чем в 2.5 раза меньше. Толщина базального кольца основания крючьев *C. vainolai* 8–11 мкм, в то время как у нового вида 1–2 мкм. В отличие от *C. vainolai*, наиболее широкая часть крючьев нового вида расположена практически под их основанием. У *C. vainolai* ширина крючьев от основания до середины увеличивается плавно, их наиболее широкая часть приходится примерно на середину крючьев. Различаются и туники этих видов: у *C. vainolai* туника покрыта едва заметными мелкозернистыми включениями, *C. takhteevi* имеет тунику-поясок, состоящую из двух отделов: мелкозернистой проксимальной части и гладкой дистальной.

Примечания. В кишечнике обнаружены диатомовые водоросли.

Особи данного вида с вполне сформированными половыми органами были собраны в июне, августе, октябре и марте. Ни одна из них не имела коконов.

Этимология. Вид назван в память об известном специалисте по систематике Amphipoda, гидробиологе и прекрасном преподавателе, докторе биологических наук, профессоре Вадиме Викторовиче Тахтееве (Биолого-почвенный факультет, Иркутский государственный университет).

Распространение. Эндемик оз. Байкал, близ пос. Большие Коты, на мелководье напротив стационара ЛИН СО РАН (глубина 2–3.2 м). Обитает на песчаном грунте.

Буквенные обозначения на рисунках: *bp* – бульбус пениса, *dej* – эякуляторный канал, *ch* – крючья, *in* – кишечник, *oc* – глаза, *orh* – отверстие хоботкового канала, *ph* – глотка, *pp* – папилла пениса, *rh* – хоботок, *rct* – туника хоботка, *rhc* – канал хоботка, *vs* – семенной пузырек.

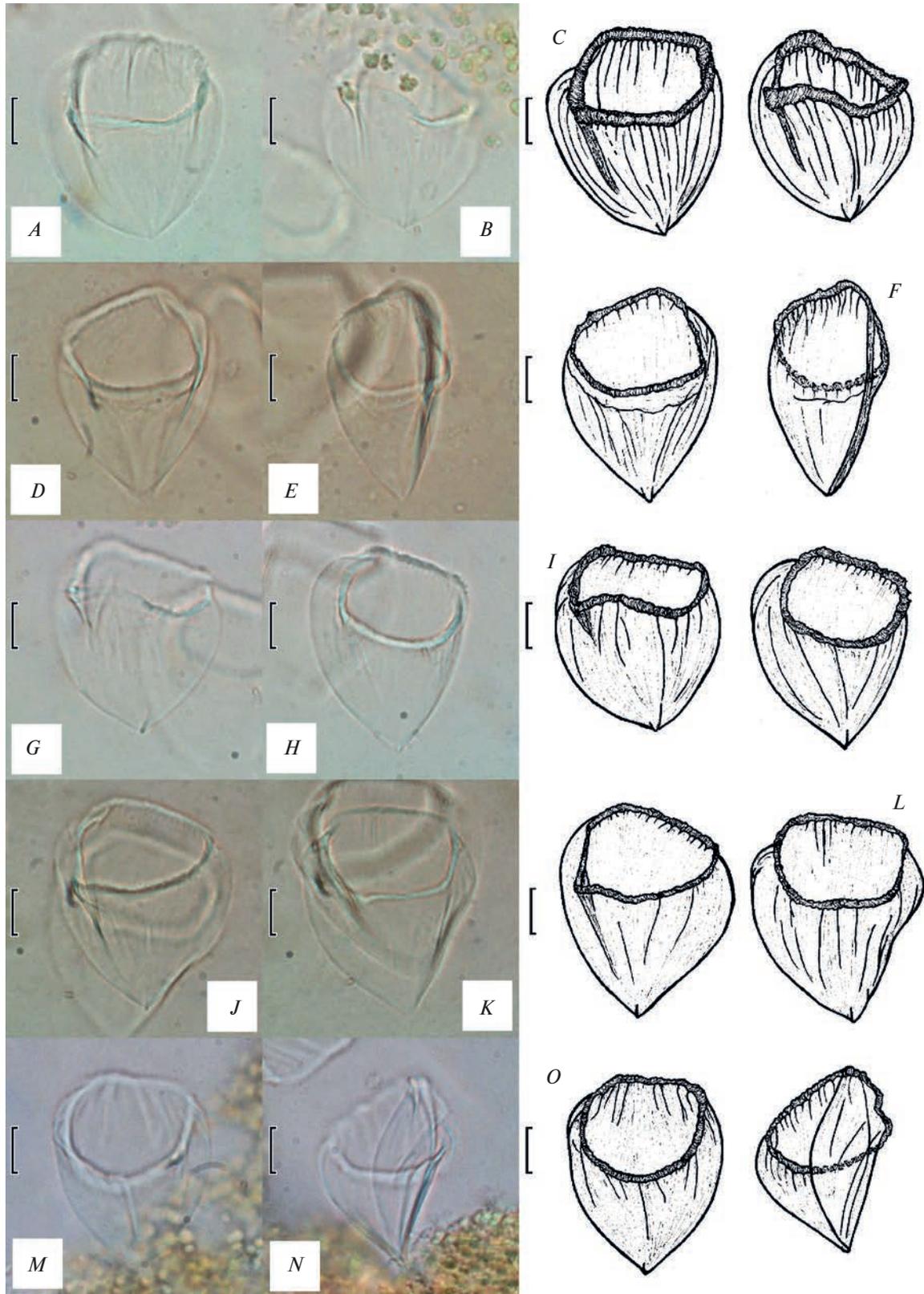


Рис. 14. *Coulterella takhteevi* Krivorotkin et Timoshkin sp. n., крючья: *A–C* – голотип, *D–F* – паратип № 1, *G–I* – паратип № 2, *J–L* – паратип № 3, *M–O* – паратип № 4. Масштаб 10 мкм.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны Е.В. Вологиной (Институт земной коры СО РАН, Иркутск) за организацию и инструктаж по отбору проб с помощью UWITEC-cooper, а также сотрудникам Лаборатории биологии водных беспозвоночных Лимнологического института СО РАН – О.В. Медвежонковой, Е.П. Зайцевой, А.Г. Лухневу – за неоценимую помощь в отборе количественных и качественных проб микротурбеллярий, М.И. Гуле за сбор материала в октябре 2022 г. и Ю.А. Зверевой за определение олигохет по пищевым остаткам.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Оформление коллекции типов, анализ материала, а также написание статьи выполнены в рамках проекта № 0279–2021–0007 “Комплексные исследования прибрежной зоны озера Байкал: многолетняя динамика сообществ под воздействием различных экологических факторов и биоразнообразия; причины и последствия негативных экологических процессов”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Зайцева Е.П., Кривороткин Р.С., Тимошкин О.А., 2022. Новые виды микроскопических псаммофильных турбеллярий родов *Coulterella*, *Cohenella* и *Linella*

(Plathelminthes, Kalyptorhynchia, Rhynchokarlingiidae) из озера Байкал // Зоологический журнал. Т. 101. № 12. С. 1323–1336.

Кривороткин Р.С., Зайцева, Е.П., Тимошкин О.А. Первые сведения о микротурбелляриях (Plathelminthes, Rhabditophora) Богучанского водохранилища. 1. Kalyptorhynchia байкальского происхождения с описанием трех новых видов // Зоологический журнал. (в печати).

Тимошкин О.А., Сутурин А.Н., Вада Э., Коулатер Дж., Бойко С.М. и др., 2009. Насколько реалистично создание универсальной концепции (схемы) слежения за состоянием экосистем? Ландшафтно-экологические исследования на озере Байкал как возможная модель // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Новосибирск: Наука, Сибирское отделение. Т. II. Водоемы и водотоки Восточной Сибири и Северной Монголии. Кн. 1. С. 707–726.

Timoshkin O.A., 2004. Rhynchokarlingiidae – a new enigmatic group of Turbellaria Kalyptorhynchia (Plathelminthes, Neorhabdocoela) from Lake Baikal (East Siberia) with emendation of nine species, description of twelve new genera and fifty new species: example of “non-Darwinian evolution”? // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Новосибирск: Наука, Сибирское отделение. Т. I. Кн. 2. С. 1344–1491.

NEW SPECIES OF MICROSCOPIC TURBELLARIANS OF THE FAMILY RHYNCHOKARLINGIIDAE (PLATHELMINTHES, KALYPTORHYNCHIA) FROM SOUTHERN LAKE BAIKAL

R. S. Krivorotkin¹, *, O. A. Timoshkin¹

¹Limnological Institute, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Ulan-Batorskaya str., 3, Irkutsk, 664033 Russia

*e-mail: roman_bio@mail.ru

Four new species of microturbellarians (Kalyptorhynchia, Rhynchokarlingiidae), each one representing the genera *Cohenella* Timoshkin 2004, *Coulterella* Timoshkin 2004, *Mariareuterella* Timoshkin et Grygier 2005 and *Riedelevella* Timoshkin 2004 were found when studying the benthic communities at the western coast of the southern basin of Lake Baikal, Siberia. Their illustrated descriptions, comparisons and distributional characteristics are given. All species were found in the coastal zone of the lake, at 1.5–3.8 m depths, on sandy or rocky bottoms.

Keywords: taxonomy, *Cohenella*, *Coulterella*, *Mariareuterella*, *Riedelevella*, Baikal

ОБЗОР РОДА *PARATRILOBUS* MICOLETZKY 1922 (NEMATODA, TRIPLONCHIDA)

© 2023 г. В. Г. Гагарин^а, *, Т. В. Наумова^б, **

^аИнститут биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
Борок Ярославской обл., 152742 Россия

^бЛимнологический институт СО РАН, Иркутск, 664033 Россия

*e-mail: gagarin@ibiw.ru

**e-mail: tvnaum@lin.irk.ru

Поступила в редакцию 07.02.2023 г.

После доработки 17.04.2023 г.

Принята к публикации 19.04.2023 г.

Приведен обзор современного состояния мировой фауны нематод рода *Paratrilobus* Micoletzky 1922. В настоящее время известны 10 валидных видов этого рода. Составлена таблица основных морфологических признаков самцов, приведены рисуночный и дихотомический ключи для определения видов.

Ключевые слова: свободноживущие нематоды, мировая фауна, Triplonchida, *Paratrilobus*

DOI: 10.31857/S0044513423060065, EDN: YPZVFN

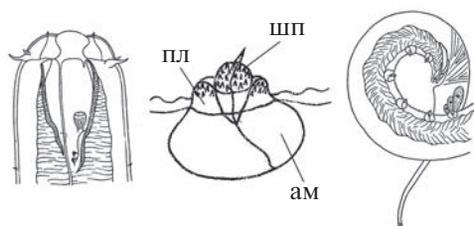
Представители семейства Tobrilidae – основные обитатели мейобентоса и перифитона различных пресных водоемов, в которых они населяют все типы грунтов. Реже тобрилиды встречаются во влажной почве и в солоноватых водах (Гагарин, 1993; Цалолыхин, 1983). Распространены тобрилиды на всех континентах, но при этом в тропических и субтропических пресных водах встречаются редко (Gusakov, Gagarin, 2017).

Род *Paratrilobus* Micoletzky 1922 принадлежит семейству Tobrilidae Filipjev 1918 (de Coninck 1965). Распространение представителей рода *Paratrilobus* приурочено к Палеарктике (Цалолыхин, 1983). В настоящее время в состав рода входят 10 валидных видов: *P. grandipapilloides* Micoletzky 1922, *P. expugnator* (Tsalolichin 1976), *P. brevis* (Tsalolichin 1976), *P. ultimus* (Tsalolichin 1977), *P. ponticus* (Tsalolichin 1981), *P. delicatus* (Shoshin 1988), *P. rapis* Gagarin 1991, *P. granulosus* Gagarin et Naumova 2011, *P. tankhoyensis* Naumova et Gagarin 2020, *P. aquaticus* Naumova et Gagarin 2020 (Zullini, 2005; Andrassy, 2007; Naumova, Gagarin, 2019, 2020; Nemys, 2023). Представители рода характеризуются своеобразным строением стомы, чем отличаются от всех остальных родов тобрилид: стома сравнительно крупная, бокаловидная или бочковидная и оба ее кармана слиты с ротовой полостью. Голова вооружена тремя кругами сенсилл. Шесть внутренних губных сенсилл в форме папилл; шесть внешних губных сенсилл и четыре головные сенсиллы в форме щетинок, причем внешние губные

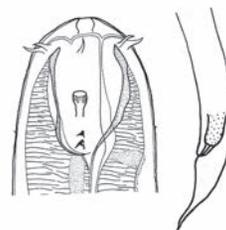
щетинки длиннее головных щетинок и их длина является хорошим диагностическим признаком видов. Самцы имеют две сравнительно длинные, вентрально изогнутые спикулы и один рулек в форме изогнутой пластинки. Длина спикул также является важным диагностическим признаком. Перед клоакой расположены 5–8 (обычно 6) довольно крупных ежевидных супплементов, причем часто первый и последний несколько меньше остальных. По строению супплементов все виды рода можно разделить на две группы: 1) видовая группа “grandipapilloides”, имеющая ежевидные супплементы, у которых хорошо видны плечики (рис. 1), к ней принадлежит большинство видов рода; 2) видовая группа “ultimus”, преклоакальные супплементы видов которой не имеют плечиков (рис. 1). Половая система самок имеет обычное для тобрилид строение (Цалолыхин, 1983). Хвост удлинненно-конический; его размеры и форма важны при таксономической диагностике видов.

Андраши в своей монографии по нематодам почвы и пресных вод Венгрии (Andrassy, 2007) в список валидных видов рода *Paratrilobus* включает вид *P. strenuus* (Gagarin 1991) comb. n. Данный вид был описан по 32 самкам из оз. Таймыр (Восточная Сибирь, Россия) как *Eutobrilus strenuus* Gagarin 1991 (Гагарин, 1991). Вид имеет довольно маленькую стому и два кармана с мелкими зубчиками, хорошо обособленными от ротовой полости. Впоследствии Гагарин В.Г. ошибочно перевел

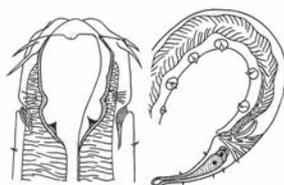
“grandipapilloides” видовая группа



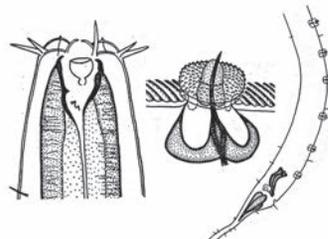
P. grandipapilloides
Micoletzky 1922
(по: Цалолихин, 1981)



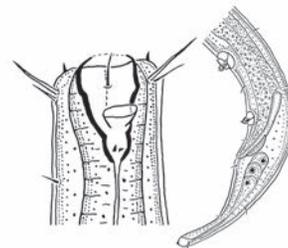
P. brevis
(Tsalolichin 1976)
(по: Цалолихин, 1976)



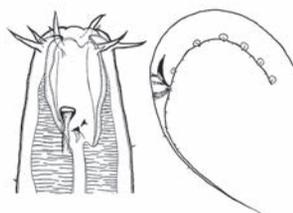
P. ponticus
(Tsalolichin 1981)
(по: Цалолихин, 1981)



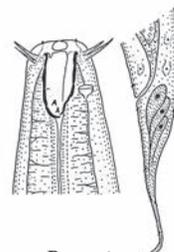
P. delicatus
(Shoshin 1988)
(по: Шошин, 1988)



P. tankhoyensis
Naumova et Gagarin 2020
(по: Naumova, Gagarin, 2020)

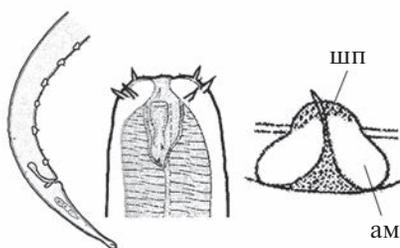


P. expugnator
(Tsalolichin 1976)
(по: Цалолихин, 1976)

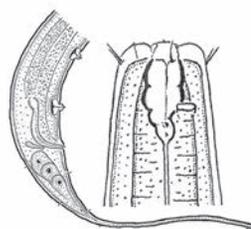


P. rapis
Gagarin 1991
(по: Гагарин, 1991)

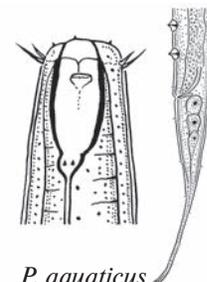
“ultimus” видовая группа



P. ultimus
(Tsalolichin 1977)
(по: Цалолихин, 1977)



P. granulosis
Gagarin et Naumova 2011
(по: Gagarin, Naumova, 2011)



P. aquaticus
Naumova et Gagarin 2020
(по: Naumova, Gagarin, 2020)

Рис. 1. Рисуночный ключ для определения валидных видов рода *Paratrilobus* Micoletzky 1922: шп – шапочка, пл – плечики, ам – ампула.

этот вид в род *Quasibrilus* Tsalolikhin 1976 (у видов данного рода карманы стомы и стомальные зубы отсутствуют) (Гагарин, 1993). Считаю, что И. Андраши ошибочно перевел вид *E. strenuus* в род *Paratrilobus*.

Род *Paratrilobus* Micoletzky 1922

Syn.: *Baicalobrilus* Tsalolikhin 1976;
Mesotobrilus Tsalolikhin 1981

Диагноз (по: Andrásy, 2007). Длина тела

Таблица 1. Основные морфологические признаки самцов рода *Paratrilobus* Micoletzky 1922

Вид	<i>L</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>c'</i>	w.l.r.	stoma	o.l.s	o.l.s. %	spic.	gub.	suppl.
“grandipapilloides” видовая группа												
<i>grandipapilloides</i>	2800–3030	28–34	3.6–3.7	10.8–11.2	4–5	56–67	55–69	10–11	10–12	76–77	30	6
<i>brevis</i>	3300	22	3.9	12.2	4.0	58–68	70–78	13–16	20–21	77	31	6
<i>delicatus</i>	2500–2800	40–50	4.8–6.3	17.0–20.2	2.2–3.5	30–33	30–33	15	45–50	58–63	18–20	6
<i>expugnator</i>	4800	44	5.0	8.8	7.5	51–60	70–80	25	50	90	40	6
<i>ponticus</i>	1900–2900	21–29	3.6–4.6	12.7–21.6	2.0	39	44–45	9.0	20–25	73–75	31–32	6
<i>tankhoensis</i>	3687–4793	59–71	5.1–5.9	24.6–38.7	2.3–3.0	45–55	45–48	27–31	54–67	70–76	34–38	6–7
“ultimus” видовая группа												
<i>ultimus</i>	1900–2500	21–35	5.0–5.7	11.7–16.4	3.5	23–25	21	6–7	25–30	50–54	?	6–8
<i>granulosus</i>	2128–2633	23–27	4.6–5.9	8.2–11.1	4.2–5.8	21–29	28–30	6.5–8.5	30–35	54–57	15–17	6–7
<i>aquaticus</i>	2097	28	3.9	8.9	5.5	34	50	18	53	51	20	6

Примечания. *L* – длина тела, мкм; *a* – отношение длины тела к ее наибольшей ширине; *b* – отношение длины тела к длине фаринкса; *c* – отношение длины тела к длине хвоста; *c'* – отношение длины хвоста к клоакальному диаметру тела; w.l.r. – ширина области губ; stoma – длина стомы, мкм; o.l.s – длина внешних губных щетинок; o.l.s.% – отношение длины внешних губных щетинок к диаметру области губ, %; spic. – длина спикул, мкм; gub. – длина рюлька, мкм; suppl. – количество супплекментов.

1.9–5.3 мм. Фовеи амфидов расположены на уровне стомы. Стома обширная, бочковидная или бокаловидная, с хорошо склеротизированными стенками. Карманы стомы слиты с ротовой полостью, практически редуцированы. Зубы маленькие, расположены в основании стомы. Преклоакальных супплекментов 5–8 (обычно 6), ежевидные, крупные, выступают за контуры тела, первый и последний супплекменты в серии обычно меньше остальных.

Типовой вид *Paratrilobus grandipapilloides* Micoletzky 1922

Род *Paratrilobus* был обоснован для вида *P. grandipapilloides* Micoletzky 1922, обнаруженного в грунте оз. Медве (Madüsee) на северо-западе Польши (Micoletzky, 1922).

Основным морфологическим признаком для обоснования нового рода является строение стомы: карманы стомы слиты с ротовой полостью. Этим род *Paratrilobus* отличается от всех остальных родов семейства Tobrilidae.

Род *Baicalobrilus* был обоснован Цалолихиным для двух видов нематод из озера Байкал: *B. expugnator* Tsalolikhin 1976 и *B. brevis* Tsalolikhin 1976 (Цалолихин, 1976). У обоих данных видов карманы стомы слиты с ротовой полостью. Впоследствии Цалолихин свел род *Baicalobrilus* в синоним рода *Paratrilobus* Micoletzky 1922 (Цалолихин, 1981). Род *Mesotobrilus* обоснован Цалолихиным для байкальского вида *M. ultimus* Tsalolikhin 1981 (Цалолихин, 1981a). У данного вида карманы стомы слиты с ротовой полостью. В 1988 г. Шошин также описал вид, морфологически близкий к *M. ultimus*, и отнес его к роду *Mesotobrilus*: *M. deli-*

catus Shoshin 1988 (Шошин, 1988). Андраши в своей монографии по фауне нематод почвы и пресных водоемов Венгрии (Andrássy, 2007) свел род *Mesotobrilus* Tsalolikhin 1981 в синоним рода *Paratrilobus* на основании сходного строения стомы у данных родов. Мы присоединяемся к этой синонимизации.

Вид *P. grandipapilloides* Micoletzky 1922 является наиболее распространенным видом рода *Paratrilobus*. Он обнаружен в озерах Польши, Германии, Ладожском и Онежском озерах, Таймырском оз. и оз. Байкал (Gerlach, Riemann, 1973; Zullini, 2005; Andrásy, 2007; Naumova, Gagarin, 2019; Цалолихин, 1981, 2011). В оз. Байкал этот палеарктический вид освоил как литораль, так и супраабиссаль и абиссаль (глубина 189–904 м). Это достаточно уникальное явление, поскольку еще Г.Ю. Верещагин (1935) установил, что для байкальской и общесибирской фаун характерна “несмешиваемость”, при которой широко распространенные виды фауны живут только в сорах и заливах, а в открытый Байкал не заходят.

P. ponticus (Tsalolikhin 1981) найден в Днепробугском лимане. Вид характеризуется сравнительно короткими внешними губными щетинками (9 мкм, 20–25% диаметра области губ) и сравнительно коротким и толстым хвостом ($c = 12.7–21.6$, $c' = 2.0$) (Цалолихин, 1981; табл. 1).

P. rapis Gagarin 1991 описан по двум самкам из оз. Таймыр (Восточная Сибирь, Россия) (Ггарин, 1991). 2 ♀♀ $L = 5.03, 4.62$ мм; $a = 29, 26$; $b = 4.0, 4.4$; $c = 13.3, 11.0$, $c' = 4.1, 4.3$; $V = 53.8, 54.9\%$, длина внешних губных щетинок 28 и 30 мкм. На основании строения стомы (ее карманы слиты

с ротовой полостью), помещение данного вида возможно только в род *Paratrilobus*. *P. rapis* морфологически близок к видам *P. grandipapilloides* Micoletzky 1922 и *P. expugnator* Tsalolikhin 1976 и отличается от них по ряду морфометрических признаков (Гагарин, 1991).

P. expugnator (Tsalolikhin 1976) является крупным видом рода ($L = 4.14-4.92$ мм) и имеет сравнительно длинный и стройный хвост ($c = 8.2-10.4$, $c' = 5.0-7.5$) (Цалолихин, 1976). Найден в литоральной, супраабиссальной и абиссальной зонах (глубина 11–1350 м) оз. Байкал.

P. tankhoensis Naumova et Gagarin 2020 обитает в р. Переменная на глубине 20 см, входящей в водосборный бассейн оз. Байкал. Вид имеет длинное и самое стройное среди представителей рода тело ($L = 4.13-5.46$ мм, $a = 57-71$), а также наиболее длинные головные щетинки (27–33 мкм) (Naumova, Gagarin, 2020).

Остальные 5 видов рода эндемичны для оз. Байкал, где они являются обычными и постоянными обитателями сообщества мейобентоса.

P. brevis (Tsalolikhin 1976) встречается в сублиторальной, супраабиссальной и абиссальной зонах озера Байкал (глубина 44–1400 м). Отличается очень обширной бочкообразной стомой ($70-78 \times 39-48$ мкм) с мощными стенками (Цалолихин, 1976).

P. ultimus (Tsalolikhin 1977) найден в дельте р. Селенги и в литорали залива Мухор (Малое Море) на глубине 2–12 м. Для вида характерны самые короткие головные щетинки (6–7 мкм) и наибольшее количество супплементов (6–8 шт.) (Цалолихин, 1983).

P. delicatus (Shoshin 1988) найден в литоральной зоне бухты Песчаная и мыса Горевой Утес (глубина 5–20 м). Тело очень стройное ($a = 40-50$ мкм), хвост короткий ($c = 17-20$) (Шошин, 1988).

P. granulosus Gagarin et Naumova 2011 найден в абиссальной зоне в районе Посольской банки и Горевое Утеса, в зонах залежей метановых газогидратов и нефтяных выходов (глубина 335–900 м). Вся полость тела червя заполнена кристаллами, что легко отличает его от других видов рода, наряду с этим у вида имеется длинный нитевидный хвост (самцы $c = 8.2-11.1$) (Gagarin, Naumova, 2011).

P. aquaticus Naumova et Gagarin 2020 найден в районе Посольской банки на глубине 51 м. Головные щетинки занимают 53–58% от ширины головы, спикулы и рулек относительно небольшие (50 и 20 мкм, соответственно).

Ниже приведены рисуночный ключ (рис. 1) для определения видов нематод рода *Paratrilobus* и дихотомический ключ для определения самцов данного рода.

Дихотомический ключ для определения видов рода *Paratrilobus* Micoletzky 1922

- 1 Длина тела в пределах 3.7–5.0 мм 2
- Длина тела в пределах 1.9–3.0 мм 4
- 2 $c > 11$, $c' < 5$ 3
- $c = 8.2-10.4$, $c' = 5.0-7.5$. Самцы имеют преклоакальные супплементы с плечиками, спикулы длиной 90 мкм *expugnator*
- 3 $c = 11.2-13.3$, $c' = 4.1-4.2$. Самцы не найдены *rapis*
- $c = 23.0-38.7$, $c' = 2.3-3.7$. Самцы имеются, преклоакальные супплементы с плечиками, спикулы длиной 70–76 мкм *tankhoensis*
- 4 Преклоакальные супплементы с плечиками ... 5
- Преклоакальные супплементы без плечиков 8
- 5 Длина внешних губных щетинок 9 мкм, $c' = 2.0$ *ponticus*
- Длина внешних губных щетинок более 10 мкм, $c' > 2.0$ 6
- 6 Ширина области губ 30–33 мкм, длина спикул 58–63 мкм *delicatus*
- Ширина области губ более 55 мкм, длина спикул 76–77 мкм 7
- 7 Длина стомы 70–78 мкм, $a = 22$ *brevis*
- Длина стомы 55–69 мкм, $a = 28-34$... *grandipapilloides*
- 8 Длина стомы 21 мкм, $c' = 3.5$ *ultimus*
- Длина стомы более 25 мкм, $c' > 4.0$ 9
- 9 Длина головных щетинок 18 мкм, длина стомы 50 мкм *aquaticus*
- Длина головных щетинок 6.5–8.5 мкм, длина стомы 28–30 мкм *granulosus*

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках тем государственных заданий (121051100109-1 и 121032300180-7).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Верещагин Г.Ю., 1935. Два типа биологических комплексов Байкала // Труды Байкальской лимнологической станции АН СССР. Т. 6. С. 199–212.
- Гагарин В.Г., 1991. Нематоды семейства Tobrilidae (Eporplida) из водоемов Заполярья // Зоологический журнал. Т. 70. Вып. 9. С. 11–21.
- Гагарин В.Г., 1993. Свободноживущие нематоды пресных вод России и сопредельных стран. Санкт-Петербург: Гидрометеиздат. 351 с.
- Цалолихин С.Я., 1976. Новые виды байкальских нематод отряда Eporplida // Зоологический журнал. Т. 55. Вып. 3. С. 346–353.
- Цалолихин С.Я., 1981. К вопросу о роде *Paratrilobus* // Зоологический журнал. Т. 55. Вып. 7. С. 1084–1098.

- Цалолыхин С.Я., 1981а. Ревизия рода *Tobrilus* // Зоологический журнал. Т. 60. Вып. 9. С. 1302–1313.
- Цалолыхин С.Я., 1983. Нематоды семейств Tobrilidae и Tripluridae мировой фауны. Ленинград: Наука. 230 С.
- Цалолыхин С.Я., 2011. К фауне свободноживущих нематод бассейна р. Невы // Сборник “Биологическое разнообразие водных беспозвоночных континентальных водоемов”. ЗИН РАН. С. 86–124.
- Шошин А.В., 1988. Новые виды байкальских нематод семейства Tobrilidae // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 180. С. 43–58.
- Andrássy I., 2007. Free-living nematodes of Hungary (Nematoda Errantia) II // Hungarian Natural History Museum and Systematic Zoology Research Group of the Hungarian Academy of Sciences, Budapest. P. 1–496.
- Gagarin V.G., Naumova T.V., 2011. Two new nematode species of the family Tobrilidae (Enoplida) de Coninck, 1965 from Lake Baikal, Russia // Zootaxa. V. 2815. P. 59–68.
- Gerlach S., Riemann F., 1973. Bremerhaven checklist of aquatic nematodes // Veröffentlichungen des Instituts für Meeresforschung in Bremerhaven. Suppl. 4. P. 1–404.
- Gusakov V.A., Gagarin V.G., 2017. An annotated checklist of the main representatives of meiobenthos from inland water bodies of Central and Southern Vietnam. I. Roundworms (Nematoda) // Zootaxa. V. 4300 (1). P. 1–43. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4300.1.1>
- Micoletzky H., 1922. Freie Nematoden aus dem Grundschlamm norddeutscher Seen // Archiv für Hydrobiologie. Bd. 13. S. 532–560.
- Naumova T.V., Gagarin V.G., 2019. Review of the free-living Nematode (Nematoda) fauna of Lake Baikal // Zootaxa. V. 4608 (1). P. 101–118. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4608.1.5>
- Naumova T.V., Gagarin V.G., 2020. Two new nematode species of the genus *Paratrilobus* Micoletzky, 1922 (Nematoda, Triplonchida) from the water area of Lake Baikal (Russia) // European Journal of Taxonomy. V. 732. P. 159–172. <https://doi.org/10.5852/ejt.2020.723.1151>
- Nemys eds., 2023. Nemys: World Database of Nematodes. Accessed at <https://nemys.ugent.be> on 2023-01-13. <https://doi.org/10.14284/366>
- Zullini A., 2005. Order Triplonchida // Freshwater nematodes: Ecology and taxonomy. Wallingford: CABI Publishing. P. 293–325.

REVIEW OF THE GENUS *PARATRILOBUS* MICOLETZKY 1922 (NEMATODA, TRIPLONCHIDA)

V. G. Gagarin^{1, *}, T. V. Naumova^{2, **}

¹*Papanin Institute for the Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok, Yaroslavl Region, 152742 Russia*

²*Limnological Institute, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Irkutsk, 664033 Russia*

*e-mail: gagarin@ibiw.ru

**e-mail: tvnaum@lin.irk.ru

The world fauna of the nematode genus *Paratrilobus* Micoletzky 1922 is reviewed. At present, 10 valid species of this genus are recognized. A character matrix using the main morphological features of males is compiled. Pictorial and dichotomous keys for species identification are given.

Keywords: free-living nematodes, world fauna, taxonomy, character matrix, key

УДК 595.4

CONTRIBUTION TO THE TAXONOMY OF THE ORIBATID MITE GENUS *GRAPTOPPIA* BALOGH 1983 (ACARI, ORIBATIDA, OPPIIDAE)

© 2023 S. G. Ermilov*

Tyumen State University, Tyumen, 625003 Russia

*e-mail: ermilovacari@yandex.ru

Received March 1, 2023

Revised March 14, 2023

Accepted March 16, 2023

The oribatid mite genus *Graptoppia* (Oribatida, Oppiidae) is recorded from Cuba for the first time. One new species of the subgenus *Graptoppia* (*Graptoppia*) – *G. (G.) trapezoides* sp. n. – is described, based on adults collected from leaf litter in a riparian mixed forest. The generic and subgeneric traits of *Graptoppia* are summarized. An identification key to the known species of *Graptoppia* (*Graptoppia*) is presented.

Keywords: oppiid mites, taxonomy, generic diagnosis, morphology, identification key, Neotropical region

DOI: 10.31857/S0044513423060041, **EDN:** YOXTBE

The oribatid mite genus *Graptoppia* of the family Oppiidae (Acari, Oribatida) comprises three subgenera with 23 species and one subspecies (Subías, 2022; Seniczak et al., 2023), which are distributed in the tropical and the subtropical regions (Subías, 2022). The three subgenera include: *G. (Graptoppia)* Balogh 1983 – 12 species and one subspecies; *G. (Apograptoppia)* Subías et Rodríguez 1985 – one species; *G. (Stenoppia)* Balogh 1983 – 10 species. Representatives of the genus are typical inhabitants of soil-litter in tree plantations and forests; some species are actively phoretic (Ermilov, 2019; Ermilov, Frolov, 2021).

The main goals of our paper are as follows: describe a new species of *Graptoppia* (*Graptoppia*) collected from Cuba; revise the generic and subgeneric diagnoses; provide an identification key to the known species of *Graptoppia* (*Graptoppia*). An identification key to the species of *Graptoppia* (*Stenoppia*) has been presented by Ermilov and Frolov (2021).

Prior to this study, no representatives of *Graptoppia* have been registered in Cuba.

METHODS

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

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

Abbreviations. *Prodorsum:* *r* = ridge; *cos* = costula; *tcos* = transcostula; *ro*, *le*, *in*, *bs*, *ex* = rostral, lamellar, interlamellar, bothridial, and exobothridial seta, respectively. *Notogaster:* *c*, *la*, *lm*, *lp*, *h*, *p* = setae; *ia*, *im*, *ip*, *ih*, *ips* = lyrifissures; *gla* = opisthotal gland opening. *Gnathosoma:* *a*, *m*, *h* = subcapitular setae; *or* = adoral seta; *d*, *l*, *v*, *cm*, *ul*, *su*, *vt*, *sup*, *inf*, *lt* = palp setae; ω = palp solenidion; *cha*, *chb* = cheliceral setae; *Tg* = Trägårdh's organ. *Epimeral and lateral podosomal regions:* *1a–1c*, *2a*, *3a–3c*, *4a–4c* = epimeral setae; *PdI* = pedotectum I; *dis* = discidium. *Anogenital region:* *g*, *ag*, *an*, *ad* = genital, aggenital, anal, and adanal seta, respectively; *iad* = adanal lyrifissure; *p.o.* = preanal organ. *Legs:* *Tr*, *Fe*, *Ge*, *Ti*, *Ta* = trochanter, femur, genu, tibia, tarsus, respectively; ω , ϕ , σ = solenidia; ε = famulus; *d*, *l*, *v*, *bv*, *ev*, *ft*, *tc*, *it*, *p*, *u*, *a*, *s*, *pv*, *pl* = leg setae.

TAXONOMY

Generic diagnosis of *Graptoppia* (adult)

Adult: *Size.* Small, body length: 164–405. *Integument.* Surface smooth or microsculpturing granulate; lateral side of body with or without tubercles; some-

times prodorsum with some rugosities. *Prodorsum*. Rostrum rounded or tripartite, or intended. Transcostula and both costulae usually present, forming trapezoid structure; rarely, either costulae or transcostula absent; in some specimens, both costulae and transcostula are completely reduced. Rostral seta medium-sized, lamellar, interlamellar and exobothridial setae short, all setiform; *ro* inserted dorsolaterally on prodorsum, *le* inserted on transcostula or on prodorsal surface behind transcostula. Bothridial seta medium-sized or long, clavate or disk-like, or unilaterally dilated, pointed apically; head usually ciliated. Interbothridial region with two pairs of muscle sigillae, rarely with one pair; in some species muscle sigillae absent. Interbothridial and postbothridial tubercles present or absent. *Notogaster*. Elongate oval, anterior notogastral margin rounded or narrowed medially. Humeral region without humeral tooth and strong crista. Notogastral seta *c* reduced or represented by alveolus, or minute; the other notogastral setae (nine pairs) short or medium-sized, setiform or branch-shaped. *Gnathosoma*. Subcapitulum diarthric; adoral seta present. Palp setation: 0–2–1–3–9(+1ω); solenidion long, bacilliform, located in mediodistal part of tarsus and pressed to it. Chelicera chelate-dentate. *Epimeral and lateral podosomal regions*. Epimeral border IV present. Epimeral setal formula: 3–1–3–3; all setae short, setiform. Ventrosejugal tubercle absent. Pedotectum I represented by small lamina. Discidium rounded or pointed distally. *Anogenital region*. Four or five pairs of genital, one pair of aggenital, two pairs of anal, and three pairs of adanal setae; short or partially medium-sized. Adanal seta *ad*₁ posterior to, *ad*₂ lateral to, and *ad*₃ anterolateral to anal plate; distance *ad*₃–*ad*₃ usually longer than *ag*–*ag* and *ad*₂–*ad*₂. Adanal lyrifissure located close to anal plate or removed from it, paraanal or direct apoanal. *Legs*. Tarsus II with two solenidia; tibia I with dorsoanterior apophysis.

Subgeneric diagnoses

1. Subgenus *Graptoppia* (*Graptoppia*) Balogh 1983

Type species: *Graptoppia paraanalis* Subías et Rodríguez 1985

Five pairs of genital setae. Adanal lyrifissure located close and parallel to anal plate (paraanal).

2. Subgenus *Graptoppia* (*Apograptoppia*) Subías et Rodríguez 1985

Type species: *Dameosoma foveolatum* Paoli 1908

Five pairs of genital setae. Adanal lyrifissure removed from anal plate, distinctly inverse diagonal (direct apoanal).

3. Subgenus *Graptoppia* (*Stenoppia*) Balogh 1983

Type species: *Oppia italica* Bernini 1973

Four pairs of genital setae. Adanal lyrifissure located close and parallel to anal plate (paraanal).

Graptoppia (*Graptoppia*) *trapezoides* Ermilov sp. n. (Figs 1, 2)

Material. Holotype (♂) and two paratypes (1♂, 1♀): Cuba, 22°6' N, 81°6' W, leaf litter in a riparian (200 m from the Ocean) mixed forest (unknown date and collector; collection of the Tyumen State University Museum of Zoology, Tyumen, Russia).

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

Diagnosis. Body length: 165–180. Rostrum medially indented. Costulae and transcostula forming trapezoid structure, their junctions forming protruding acute angles. Rostral seta medium-sized, setiform, slightly barbed; lamellar, interlamellar and exobothridial setae short, setiform, smooth. Bothridial seta long, with unilaterally dilated and ciliated head. Notogastral seta *c* vestigial, other notogastral setae medium-sized, setiform, slightly roughened; *la* and *lm* slightly removed from each other, *la* located posterolaterally to *lm*. Epimeral, genital, aggenital, and anal setae short, setiform, smooth; adanal setae medium-sized, setiform, slightly roughened; adanal seta *ad*₃ located posteriorly to aggenital seta. Discidium rounded distally.

Description. Measurements. Very small species. Body length: 165 (holotype), 165 (male paratype), 180 (female paratype); body width: 82 (holotype), 82 (male paratype), 90 (female paratype).

Integument. Body color light brown. Body surface microsculpturing granulate. Lateral part of body between bothridium and acetabula I–IV partially densely tuberculate (diameter of tubercle up to 2).

Prodorsum. Rostrum with small medial indentation. Costulae and transcostula lineate, forming trapezoid structure, their junctions forming protruding acute angles. Rostral seta (15) setiform, slightly barbed; lamellar, interlamellar and exobothridial setae (6) setiform, smooth; *le* located behind transcostula; *ex* located on tubercle; transverse ridge located between insertions of *ro*. Bothridial seta (32–34) with long stalk and shorter, unilaterally dilated and ciliated, pointed apically head; number of bothridial ciliae about 13–16. Interbothridial region with two pairs of muscle sigillae. Postbothridial tubercle slightly developed.

Notogaster. Anterior border complete, convex medially. Notogastral seta *c* (1) vestigial, others (15) setiform, slightly roughened; *la* and *lm* slightly removed from each other, *la* located posterolaterally to *lm*. Opisthonotal gland openings and all lyrifissures distinct; *im* located anteromedially to *h*₃; *gla* located close and posteromedially to *im*.

Gnathosoma. Subcapitulum size: 37–41 × 26–30; all subcapitular (7) and adoral (3) setae setiform,

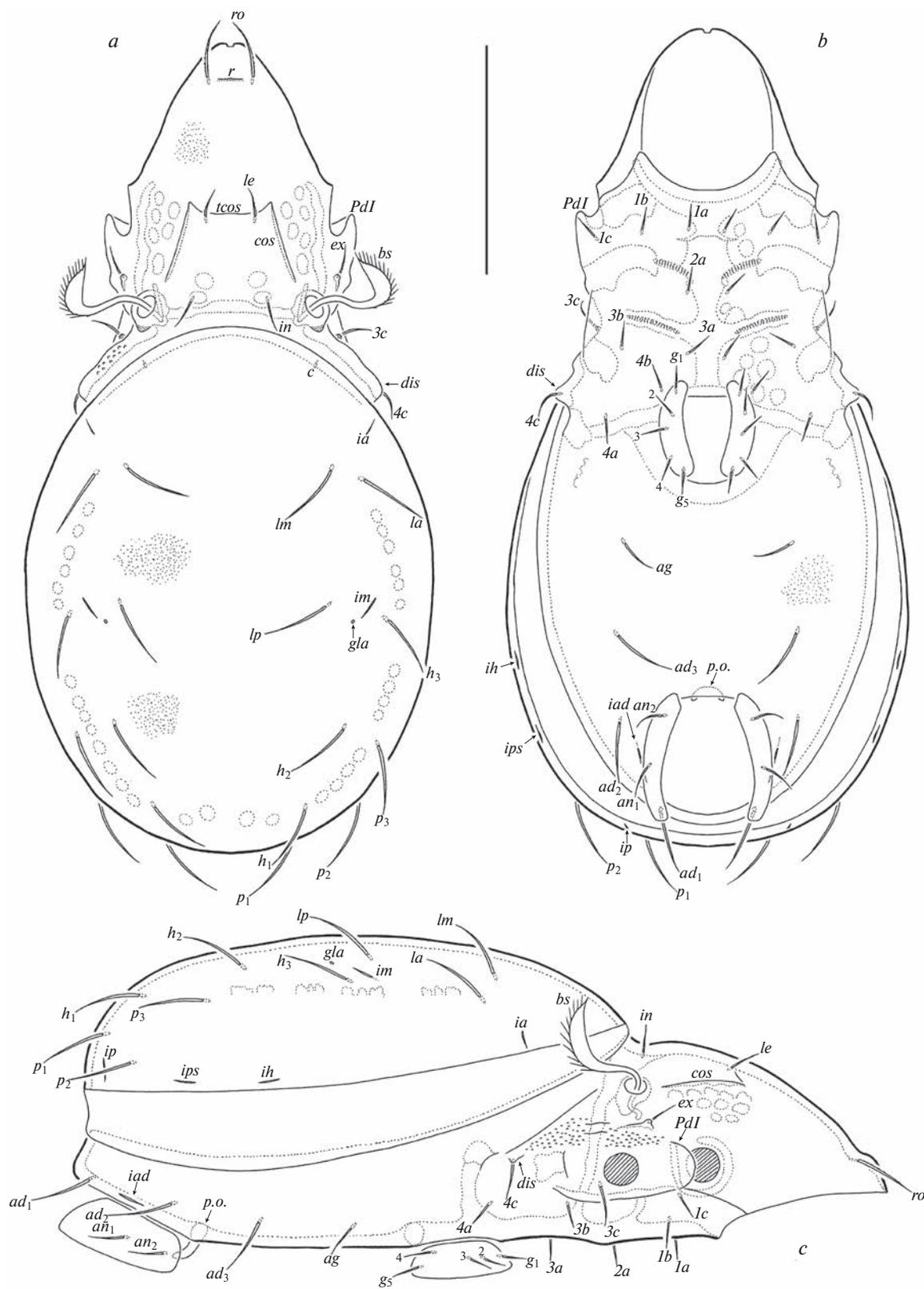


Fig. 1. *Graptoppia (Graptoppia) trapezoides* sp. n., adult (not shown: gnathosoma, legs): *a* – dorsal view, *b* – ventral view, *c* – right lateral view. Scale bar 50 μ m.

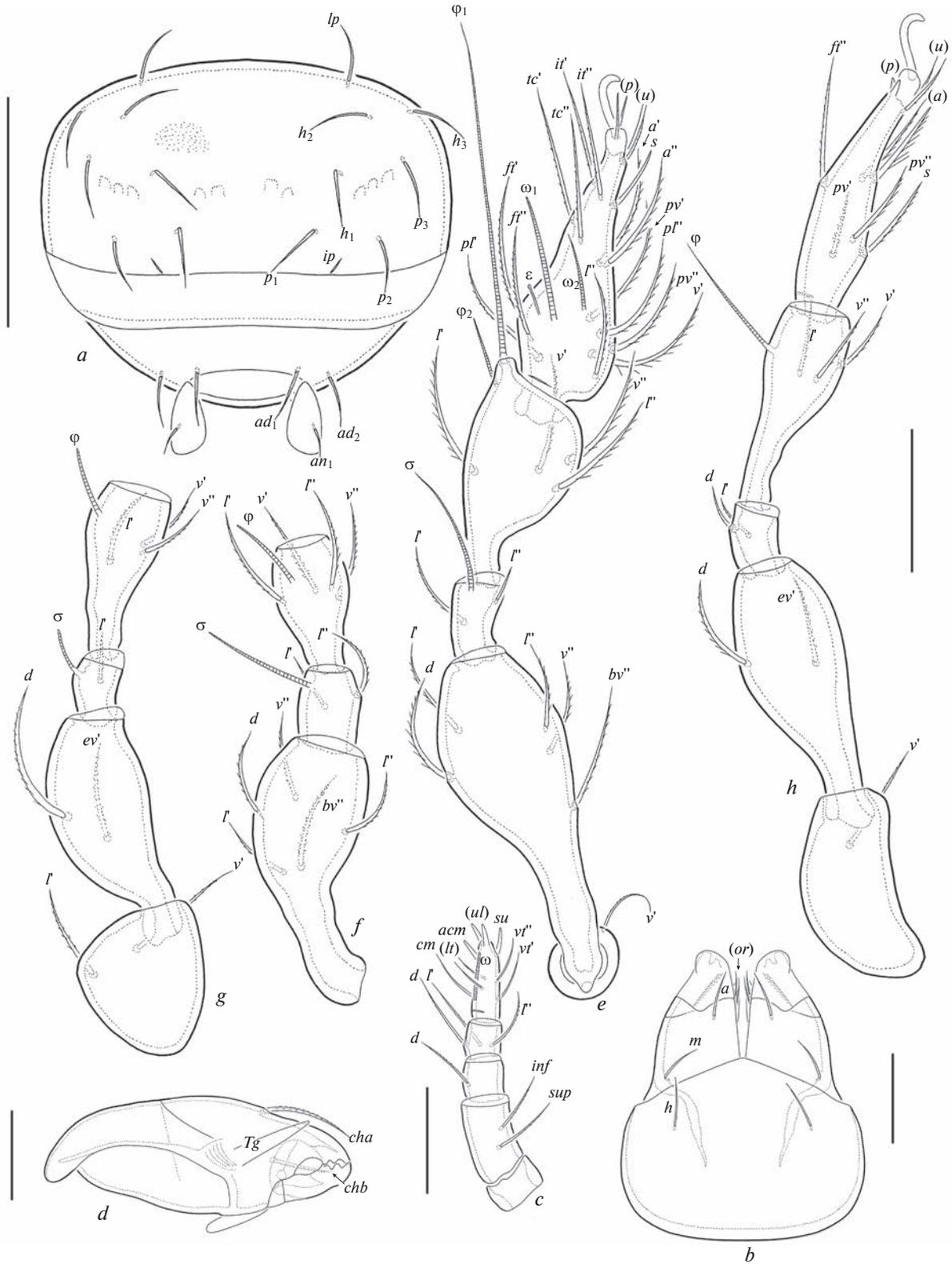


Fig. 2. *Graptoppia (Graptoppia) trapezoides* sp. n., adult: *a* – posterior view; *b* – subcapitulum, ventral view; *c* – palp, right, anti-axial view; *d* – chelicera, left, paraxial view; *e* – leg I, right, anti-axial view; *f* – leg II, without tarsus, right, anti-axial view; *g* – leg III, without tarsus, right, paraxial view; *h* – leg IV, right, paraxial view. Scale bar, μm : *a* – 50; *b*–*d* – 10; *e*–*h* – 50.

Table 1. Leg setation and solenidia of adult *Graptoppia (Graptoppia) trapezoides* sp. n.

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

Note. Roman letters refer to normal setae, Greek letters – to solenidia (except ε = famulus). Single quotation mark (') designates setae on the anterior and double quotation mark (") – setae on the posterior side of a given leg segment; parentheses refer to a pair of setae.

smooth. Palp length: 30–34; setation: 0–2–1–3–9(+1ω); postpalpal seta (2) spiniform. Chelicera length: 37–41; cheliceral setae (*cha*: 13; *chb*: 7) setiform, barbed.

Epimeral and lateral podosomal regions. Epimeral setal formula: 3–1–3–3; setae (*3c*, *4c*: 9; others: 6) setiform, smooth; *3c* located on tubercle; *4c* located on discidium. Discidium distinct, rounded distally.

Anogenital region. Genital (4), aggenital (9) and anal (7–9) setae setiform, smooth; adanal seta (15) setiform, slightly roughened; adanal seta *ad*₃ located posteriorly to aggenital seta (distance *ag*–*ag* similar to *ad*₃–*ad*₃). Adanal lyrifissure located parallel to or indistinctly inversely diagonal to anal plate.

Legs. Claw of each tarsus smooth. Porose area on all femora and on trochanters not observed. Formulas of leg setation and solenidia: I (1–5–2–4–20) [1–2–2], II (1–5–2–4–16) [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 1. Famulus short, erect, slightly swollen distally, inserted medially to solenidion ω₁; seta *p* setiform on tarsi I versus thorn-like on tarsi II–IV; *s* on tarsus I eupathidial, located between paired setae *u* and *a*. Solenidion φ₁ on tibia I subflagellate; ω₁ on tarsus I, ω₁ and ω₂ on tarsus II, φ on tibiae II, III, σ on genu III bacilliform, φ on tibia IV setiform, others rod-like.

Remarks. *Graptoppia (Graptoppia) trapezoides* sp. n. is distinguishable from other species of the subgenus by the presence of the following combination of character states: 1) rostrum indented medially; 2) junction of costula and transcostula forming a protruding acute angle; 3) notogastral seta *c* vestigial, other notogastral setae medium-sized, setiform, slightly roughened; *la* and *lm* slightly removed from each other; 4) adanal setae medium-sized, setiform, slightly roughened; 5) adanal seta *ad*₃ located posteriorly to aggenital seta; 6) discidium rounded distally. Characters which distinguish the new species from other members of *Graptoppia (Graptoppia)* can be found in the identification key below.

Etymology. The species name *trapezoides* refers to the costulae and the transcostula forming a trapezoid structure on the prodorsum.

DISCUSSION

1. *Graptoppia sundensis acuta* was described by Ayyildiz (1989) as a subspecies of *Graptoppia sundensis* (Hammer 1979), which is known from the Oriental region. The former may be distinguished from the latter by: the presence (versus absence) of well-developed transcostula; the presence of protruding acute angles at the junctions of transcostula and costulae; distinctly observed notogastral seta *c* (versus represented by alveolus). In my opinion, these differences are sufficient to support the independence of *G. sundensis acuta* at the species level. Therefore, instead of the existing subspecies status, I propose to assign a species status to this taxon: *Graptoppia acuta* Ayyildiz 1989 **stat. n.**

2. *Graptoppia parva* was described by Kok (1967) based on materials from South Africa. Subías and Rodríguez (1985) redescribed this species based on materials from Spain. However, species in the original description and the redescription differ in the morphology of the costular-transcostular complex. Therefore, I do not use the redescription data in the key below.

3. *Graptoppia mussardi* was described by Mahunka (1992). Subías (2022) included this species in the subgenus *Ramusella (Insculptoppia)* Subías 1980 based on the presence of three pairs of muscle sigillae in the interlamellar region (versus two pairs in the typical *Graptoppia*). Although provisionally I support his opinion, an additional study is needed.

KEY TO KNOWN SPECIES OF GRAPTOPPIA (GRAPTOPPIA)

- 1 Notogastral setae (except *c*) branch-shaped 2
– Notogastral setae (except *c*) setiform 4
2 Adanal seta *ad*₃ located laterally to aggenital seta; head of bothridial seta with 5–8 ciliae; body length: 196–208 *G. (G.) arenaria* Ohkubo 1993
Distribution: Japan.
– Adanal seta *ad*₃ located posterolaterally to aggenital seta; head of bothridial seta with more than 10 ciliae 3
3 Notogastral seta *la* located posterolaterally to *lm*; notogastral seta *c* developed; body length: 202 *G. (G.) exigua* (Mahunka 1983)
Distribution: Neotropical.

- Notogastral seta *la* located laterally to *lm*; notogastral seta *c* not developed; body length: 260 *G. (G.) pentagona* (Alzuet 1981)
Distribution: Argentina.
- 4 Transcostula not observed, costulae developed ... 5
– Transcostula and costulae developed 7
- 5 Notogastral seta *la* located laterally to *lm*; interlamellar region with two tubercles; discidium rounded distally; body length: 245–274 *G. (G.) alzueti* Martínez et Palacios-Vargas 2006
Distribution: Argentina.
- Notogastral seta *la* located posterolaterally to *lm*; interlamellar region without tubercles; discidium pointed distally 6
- 6 Lateral part of transcostula developed; notogastral seta *c* developed; body length: 210 ... *G. (G.) sundensis* (Hammer 1979)
Distribution: Oriental.
- Transcostula absent completely; notogastral seta *c* not developed; body length: 203–208 ... *G. (G.) neomininata* Subías 2004
Distribution: Afrotropical, Mexico.
- 7 All adanal setae medium-sized, about half the anal plate length 8
– All adanal setae *ad*₁ and *ad*₂ short, distinctly shorter than half the anal plate length 9
- 8 All notogastral setae (except *c*) medium-sized, similar to adanal setae in length; rostrum indented; discidium rounded; distance *ag*–*ag* similar to *ad*₃–*ad*₃; body length: 165–180 *G. (G.) trapezoides* sp. n.
Distribution: Cuba.
- All notogastral setae (except *c*) short, shorter than adanal setae; rostrum rounded; discidium pointed; distance *ag*–*ag* distinctly shorter than *ad*₃–*ad*₃; body length: 212 *G. (G.) paradoxa* Ivan et Vasiliu 1997
Distribution: Romania.
- 9 Head of bothridial seta with less than 10 ciliae ... 10
– Head of bothridial seta with more than 10 ciliae 11
- 10 Epimeral border IV straight; anal and adanal setae similar in length; body length: 198–205 ... *G. (G.) nukusia* (Shtanchaeva 1984)
Distribution: central Western Asia.
- Epimeral border IV concave; anal seta shorter than adanal seta; body length: 205–244 ... *G. (G.) granadiensis* S. et A. Seniczak 2023
Distribution: Spain.
- 11 The junction of costulae and transcostula forming protruding acute angles; body length: 240–250 *G. (G.) acuta* Ayyildiz 1989.
Distribution: eastern Mediterranean, Iran.
- The junction of costulae and transcostula not forming protruding acute angles 12
- 12 Adanal seta *ad*₃ located laterally to aggenital seta; apodemal border IV absent; body length: 210–220 *G. (G.) tanaitica* Karppin-

en et Poltavskaya 1990

Distribution: eastern Mediterranean.

– Adanal seta *ad*₃ located posterolaterally to aggenital seta; apodemal border IV present 13

13 Adanal seta *ad*₃ located slightly posterolaterally to aggenital seta; transcostula slightly observed; body length: 209–225 *G. (G.) jyotikanae* Sanyal, Saha et Chakraborty 2006
Distribution: India.

– Adanal seta *ad*₃ located distinctly posterolaterally to aggenital seta; transcostula clearly observed; body length: 232–270 *G. (G.) paraanalis* Subías et Rodríguez 1985
Distribution: western Palaearctic.

ACKNOWLEDGEMENTS

I thank Dr. Denis V. Sharapov (Tyumen State University, Tyumen, Russia) for English language editing. This research was partially supported by the cooperative agreement № FEWZ-2021-0004 from the Russian Ministry of Science and Higher Education.

REFERENCES

- Ayyildiz N., 1989. Mites of the family Oppiidae (Acari, Oribatida) from Turkey // Journal of Natural History. V. 23. № 6. P. 1373–1379.
- Ermilov S.G., 2019. Oribatid mites (Acari: Oribatida) phoretic on passalid beetles (Coleoptera: Passalidae), with description of a new species from Indonesia // Ecologica Montenegrina. V. 22. P. 90–96.
- Ermilov S.G., Frolov A.V., 2021. New data on oribatid mites (Acari, Oribatida) phoretic on passalid beetles (Coleoptera, Passalidae) from the Afrotropical and Oriental regions, with descriptions of three new species from Congo, Gabon and Ghana // Systematic and Applied Acarology. V. 26. № 4. P. 769–787.
- Kok D.J., 1967. Studies on some South African Oppiidae Grandjean, 1953 (Acarina: Oribatei) // Journal of the Entomological Society of Southern Africa. V. 30. № 1. P. 40–74.
- Mahunka S., 1992. New and interesting mites from the Geneva Museum LXIII. A survey of the oribatid fauna of Senegal (Acari: Oribatida) // Revue suisse de Zoologie. V. 99. № 3. P. 673–712.
- Norton R.A., 1977. A review of F. Grandjean's system of leg chaetotaxy in the Oribatei (Acari) and its application to the family Damaeidae // Dindal D.L., ed. Biology of oribatid mites. Syracuse, SUNY College of Environmental Science and Forestry. P. 33–61.
- Norton R.A., Behan-Pelletier V.M., 2009. Oribatida // A Manual of Acarology (TX). Lubbock: Texas Tech University Press. P. 430–564.
- Seniczak S., Seniczak, A., Fernandez Ondoño E., 2023. Morphological ontogeny of *Graptoppia granadaensis* sp. nov. (Acari, Oribatida, Oppiidae), and comments on *Graptoppia* Balogh // Systematic and Applied Acarology. V. 28. № 1. P. 88–104.

Subías L.S., 2022. Listado sistemático, sinonímico y biogeográfico de los Ácaros Oribátidos (Acariformes: Oribatida) del mundo (excepto fósiles) // Monografías Electrónicas S.E.A. № 12. P. 1–538.

Subías L.S., Rodríguez P., 1985. Oppiidae (Acari, Oribatida) de los sabinares (*Juniperus thurifera*) de España III.

Graptoppia s. str. Balogh // Cuadernos de Investigación Biológica. V. 8. P. 69–76.

Travé J., Vachon M., 1975. François Grandjean. 1882–1975 (Notice biographique et bibliographique) // Acarologia. V. 17. № 1. P. 1–19.

ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ ПАНЦИРНЫХ КЛЕЩЕЙ РОДА *GRAPTOPPIA* BALOGH 1983 (ACARI, ORIBATIDA, OPPIIDAE)

С. Г. Ермилов*

Тюменский государственный университет, Тюмень, 625003 Россия

*e-mail: ermilovacari@yandex.ru

Род панцирных клещей *Graptoppia* (Oribatida, Oppiidae) зарегистрирован впервые на Кубе. Описан один новый вид подрода *Graptoppia* (*Graptoppia*) – *G. (G.) trapezoides* sp. n.; описание базируется на имаго, собранных в листовом опаде прибрежного смешанного леса. Суммированы родовой и подродовые признаки *Graptoppia*. Предложен идентификационный ключ для определения известных видов *Graptoppia* (*Graptoppia*).

Ключевые слова: клещи оппиды, таксономия, родовой диагноз, морфология, идентификационный ключ, Неотропическая область

УДК 595.341.5(282.256.341)

ПЕРЕОПИСАНИЕ *MORARIA (BAIKALOMORARIA) LONGICAUDA* BORUTZKY 1952 (COPEPODA, HARPACTICOIDA, CANTHOCAMPTIDAE) ИЗ ОЗЕРА БАЙКАЛ

© 2023 г. Т. М. Алексеева^а, *, Н. Г. Шевелева^а, О. А. Тимошкин^а

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

*e-mail: atm171@mail.ru

Поступила в редакцию 06.12.2022 г.

После доработки 23.01.2023 г.

Принята к публикации 24.01.2023 г.

На основе нового материала приведено иллюстрированное переописание самки и самца *Moraria (Baikalomoraria) longicauda* Borutzky 1952 — эндемичного вида гарпактикоид из литоральной зоны озера Байкал. Приведены сведения о неотипе (типовые серии были утеряны). Впервые с использованием сканирующего электронного микроскопа была подробно изучена морфология данного вида; приводится описание ротовых конечностей и антеннул, значительно дополнено описание плавательных ног, показано строение генитального поля; представлены данные по морфологической изменчивости.

Ключевые слова: пресноводные Harpacticoida, морфология, таксономия, мейофауна, эндемик, Байкал

DOI: 10.31857/S004451342306003X, **EDN:** YXIEKE

В 1931 г. Е.В. Боруцкий обнаружил в оз. Байкал необычных представителей рода *Moraria* Scott T. & Scott A. 1893, которых выделил в отдельный, эндемичный для озера, подрод. По первоописанию, *Baikalomoraria* Borutzky 1931 отличались присутствием на дистальном сегменте эндоподита P1 двух длинных кольцеобразно загнутых на конце щетинок, что было характерно для пяти описанных новых видов (Боруцкий, 1931). В 1949 г. были описаны четыре новых вида, с открытием которых было отмечено, что по строению эндоподитов P2 и P3 самца, подрод можно разделить на две группы. Первая группа имеет округлые хитиновые утолщения на вершине проксимального сегмента эндоподита P2, вторая имеет на указанном месте массивный зуб; кроме того, вторая группа имеет более сильно развитые эндоподиты P3 и отчетливую зазубренность задних сомитов тела (Боруцкий, 1949). К первой группе было отнесено пять ранее описанных видов, а ко второй группе — четыре новых вида. По мере расширения видового разнообразия уточнялись признаки подрода и к 1952 г. диагноз был дополнен зазубренностью края анальной пластинки, что было характерно для пятнадцати видов (Боруцкий, 1952). В 1972 г. было опубликовано несколько работ, связанных с данным подродом: было описано четыре новых вида, два из которых были отнесены к байкаломорариям и два — к подроду *Moraria*, чьи эндемичные представители впервые описаны для озе-

ра Байкал (Боруцкий, Окунева, 1972); так же из озера Хубсугул (северная часть Монголии) был описан вид *M. (B.) tomilovi* Borutzky 1972 (Боруцкий, 1972) с типичным для подрода строением. К 1983 г. видовое разнообразие байкаломорарий пополнилось двумя видами (Окунева, 1981, 1983).

В 1989 г. была опубликована монография Г.Л. Окуневой, обобщившей таксономические открытия 69 видов, кратко приведены морфологические описания (Окунева, 1989). В книге рассмотрены эколого-систематическая характеристика гарпактикоид Байкала, особенности вертикального и горизонтального распределения и происхождения. Особое место уделено онтогенезу и экологии доминирующего в литорали вида *Harpacticella inopinata* Sars 1908. В составленной определительной таблице байкальских видов выделены следующие отличительные признаки байкаломорарий: анальная пластинка четырехугольная или полукруглая с зазубренным наружным краем, дистальный сегмент экзоподита P4 всегда с четырьмя придатками.

Следующая работа по данному подроду, проведенная Т.Д. Евстигнеевой, содержала описание нового вида байкаломорарий (Evstigneeva, 2001). Также в статье указаны общие морфологические признаки черты для видов этого подрода: широкий рострум, закрученность апикальных щетинок эндоподита P1 и наличие дорсального киля на каудальных ветвях.

На данный момент род *Moraria* в оз. Байкал насчитывает 26 видов, имеющих таксономические описания, и по-прежнему делится на два подрода: *Moraria* и *Baikalomoraria*, включающих 4 и 22 вида соответственно (Боруцкий, 1931, 1952; Окунева, 1989). Также к более многочисленному подроду отнесены четыре вида, пока что не имеющих таксономического описания, однако обладающих существенными отличиями от описанных видов (Евстигнеева, Окунева, 2001). Диагноз эндемичного подрода с 1931 г. несколько раз был пересмотрен, но в настоящее время необходима его актуализация с поиском дополнительных отличий, что затруднительно при отсутствии типовых серий и полных описаний видов согласно современным представлениям о систематике отряда Harpacticoida.

Поскольку типовой материал *Moraria (Baikalomoraria) longicauda* утерян, описание строится на вновь полученном материале.

Материал был собран в оз. Байкал в губе Богучанской (Северная котловина) с глубины 63 м, грунт представлен мелким рыжим заиленным песком. Отбор производился при помощи дночерпателя Петерсена с площадью захвата 0.025 м². На палубе корабля грунт взмучивали и промывали отфильтрованной байкальской водой через сачок из мельничного газа с ячейей 60 мкм. Материал фиксировали 40%-ным раствором формалина и затем промывали в лаборатории водопроводной водой. Пробу разбирали под биноклем МБС-10. Гарпактикоид препарировали, части монтировали в жидкости Фора–Берлезе. Исследование препаратов проводилось при помощи микроскопов Nikon Optiphot-2, Olympus CX21 и Биомед-6. Идентификацию на уровне вида осуществляли при помощи табличных ключей (Боруцкий, 1952; Окунева, 1989). Все рисунки изготовлены с помощью микроскопа Nikon Optiphot-2 Drawing Tube (camera lucida). Для проведения измерений в программе “Levenhuk Lite” использовали постоянные препараты и микрофотографии.

Для сканирующей электронной микроскопии образцы подготавливали следующим образом: особей обезжизняли в 96%-ном этаноле в течение 5 мин; далее рачков рассекали в спирте и части переносили на покрытый клеем столик; производили напыление золотом. Фотографии выполнены на сканирующем электронном микроскопе (СЭМ) FEI Company Quanta 200.

Тотальные препараты в жидкости Фора–Берлезе (аббревиатура ПЖФБ – от “препараты в жидкости Фора–Берлезе”) с препарированными особями гарпактикоид имеют нумерацию следующего вида: № Н1/1–01–060618, где Н1 – номер особи на предметном стекле, 1 – номер препарата

(предметного стекла) из пробы, 01 – номер обработанной пробы, 060618 – дата отбора пробы.

Описание внешнего вида дано по фиксированным особям. Описательная терминология (нумерация каудальных щетинок, обозначение плавательных ножек) по: Huys, Boxshall (1991).

Весь типовой материал хранится в лаборатории биологии водных беспозвоночных Лимнологического института СО РАН, Иркутск.

Moraria (Baikalomoraria) longicauda Borutzky 1952 (рис. 1–13)

Материал исследования. **Неотип № 2:** самка: ПЖФБ № Н1/1–01–230921: озеро Байкал, Северная котловина, губа Богучанская (51°31'22.4" N, 104°11'13.4" E), глубина 63 м, грунт мелкий рыжий заиленный песок.

Дополнительный материал: 5 ♀♀: № 1 и 2: 2 ♀♀: ПЖФБ № Н1–2/2–01–230921; № 3: 1 ♀: ПЖФБ № Н1/3–01–230921; № 4: 1 ♀: ПЖФБ № Н1/4–01–230921; № 5: 1 ♀: ПЖФБ № Н1/5–01–230921, все особи собраны там же, где и неотип.

5 ♂♂: № 1: 1 ♂: ПЖФБ № Н1/6–01–230921; № 2 и 3: 2 ♂♂: ПЖФБ № Н1–2/7–01–230921; № 4: 1 ♂: ПЖФБ № Н1/8–01–230921; № 5: 1 ♂: ПЖФБ № Н1/9–01–230921. 3 ♂♂ использованы для СЭМ. Все особи собраны там же, где и неотип.

Кроме половозрелых особей, найдена ювенильная особь самца четвертой копеподитной стадии: ПЖФБ № Н1/10–01–230921, собранной там же, где и неотип.

Описание. Самка (рис. 1–5).

Тело (рис. 1А–1В). Длина от кончика рострума до дистального края каудальных ветвей 707–1086 мкм (среднее 833 мкм, $n = 6$). Цвет белый. Нукальный орган овальный, расположен по центру цефалосомы. Интегумент с сенсиллами и рядами мелких волосков, причем на метасоме ряды слабо выражены, а на уросоме – отчетливо. Задние края сомитов зазубрены.

Рострум (рис. 4А) размером 39–43 мкм (среднее 42 мкм, $n = 6$), треугольный, имеет продольный киль с нижней стороны и одну пару сенсилл.

Генитальный двойной сомит (рис. 5D) одинаков в длину и ширину, с рядом тонких шипиков на вентральной стороне заднего края и шестью рядами тонких волосков, не заходящими на вентральную сторону. Генитальное поле расположено в верхней половине сомита. Копулятивная пора ведет к короткому семенному протоку, семенные сосуды крупные. Рудиментарная Р6 в виде одной перистой щетинки.

Свободные абдоминальные сомиты (рис. 2А–2С) с рядами тонких шипиков на заднем крае вентральной стороны и параллельными рядами тонких волосков, верхний из которых прерывается

на дорсальной стороне, а нижний — переходит в шипики на вентральной. Терминальный сомит с тремя рядами волосков на дорсальной стороне и одним рядом более длинных волосков на вентральной; задний край окаймлен шипиками. Анальная пластинка полукруглая и с мелкими зубчиками. Анальное отверстие расположено терминально между каудальными ветвями.

Каудальные ветви (рис. 2А–2С) длинные и узкие, в два раза длиннее терминального сомита и в три раза длиннее своей наибольшей ширины. Дорсальная сторона с продольным килем, доходящим почти до основания апикальных щетинок и оканчивающимся шиповидным выростом. На дистальном конце ветвей у основания апикальных щетинок имеется ряд шипиков с вентральной стороны. I–II щетинки расположены в конце первой трети, III — в конце второй трети латерального края; IV и V щетинки вооружены шипиками, V — в два раза длиннее IV; VI щетинка короткая и голая; VII на двойном цоколе.

Антеннулы (рис. 4А) 7-сегментные. Первый сегмент самый широкий, с одной щетинкой и тремя рядами шипиков с передней стороны. Второй сегмент с девятью щетинками, одна из них с цоколем. Третий сегмент с шестью щетинками, одна из них с цоколем. Четвертый сегмент с одной свободной щетинкой и сросшимися в основании щетинкой и эстетаском. Пятый сегмент с одной щетинкой. Шестой сегмент с тремя щетинками. Седьмой сегмент с шестью щетинками и акротексом (две щетинки + эстетаск). Формула вооружения: 1 (1), 2 (9), 3 (6), 4 (1+(1+э)), 5 (1), 6 (3), 7 (6 + акротекс). Щетинки, имеющие цоколи в основании, присутствуют на сегментах 2 (1), 3 (1) и 7 (5).

Антенны (рис. 3А). Кокса с рядом шипиков. Аллобазис голый; абексоподальные щетинки унипиннатные. Экзоподит односегментный с тремя мелкооперенными щетинками. Свободный эндоподальный сегмент в средней части имеет два мощных шипа и два ряда шипиков, расположенных фронтально; в апикальной части два шипа, две коленчатые (геникулирующие) щетинки, одна оперенная и одна короткая щетинки.

Ламбрум (рис. 4В–4С) ромбовидный, на дистальном крае внутренней стороны ряд шипиков, на внутренней стороне мелкие зубчики, расположенные как на рисунке.

Мандибулы (рис. 3В). Кокса крепкая, гнатобаза с хорошо развитыми округлыми раздвоенными зубами и щетинкой, *pars incisiva* на фронтальной стороне, на проксимальном конце коксы полукруглый ряд шипиков. Пальпа двучленистая, базис несет ряд шипиков, эндоподит с четырьмя апикальными щетинками.

Максиллулы (рис. 3С–3D). Прекокса с рядом шипиков на дистальном крае. Прекоксальный

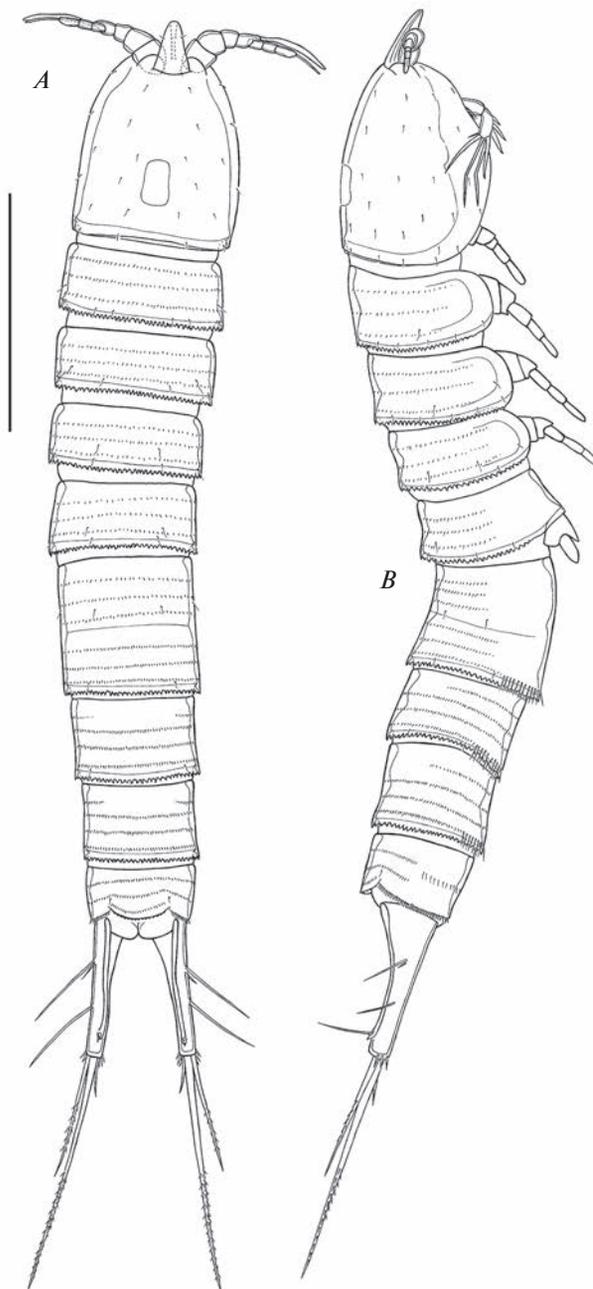


Рис. 1. *Moraria (Baikalomoraria) longicauda*, самка, внешний вид: А — дорсально, В — латерально. Масштаб 200 мкм.

артрит с семью шипами (один из которых оперен) и одной щетинкой. Коксальный эндит с двумя голыми щетинками. Аллобазис с тремя щетинками на дистальном крае и пятью щетинками на внешнем крае.

Максиллы (рис. 3Е). Синкоксы с двумя эндиатами, которые несут по две пиннатные щетинки и по одной голой щетинке; на внешнем крае два ряда шипиков. Аллобазис в виде мощного когтя с

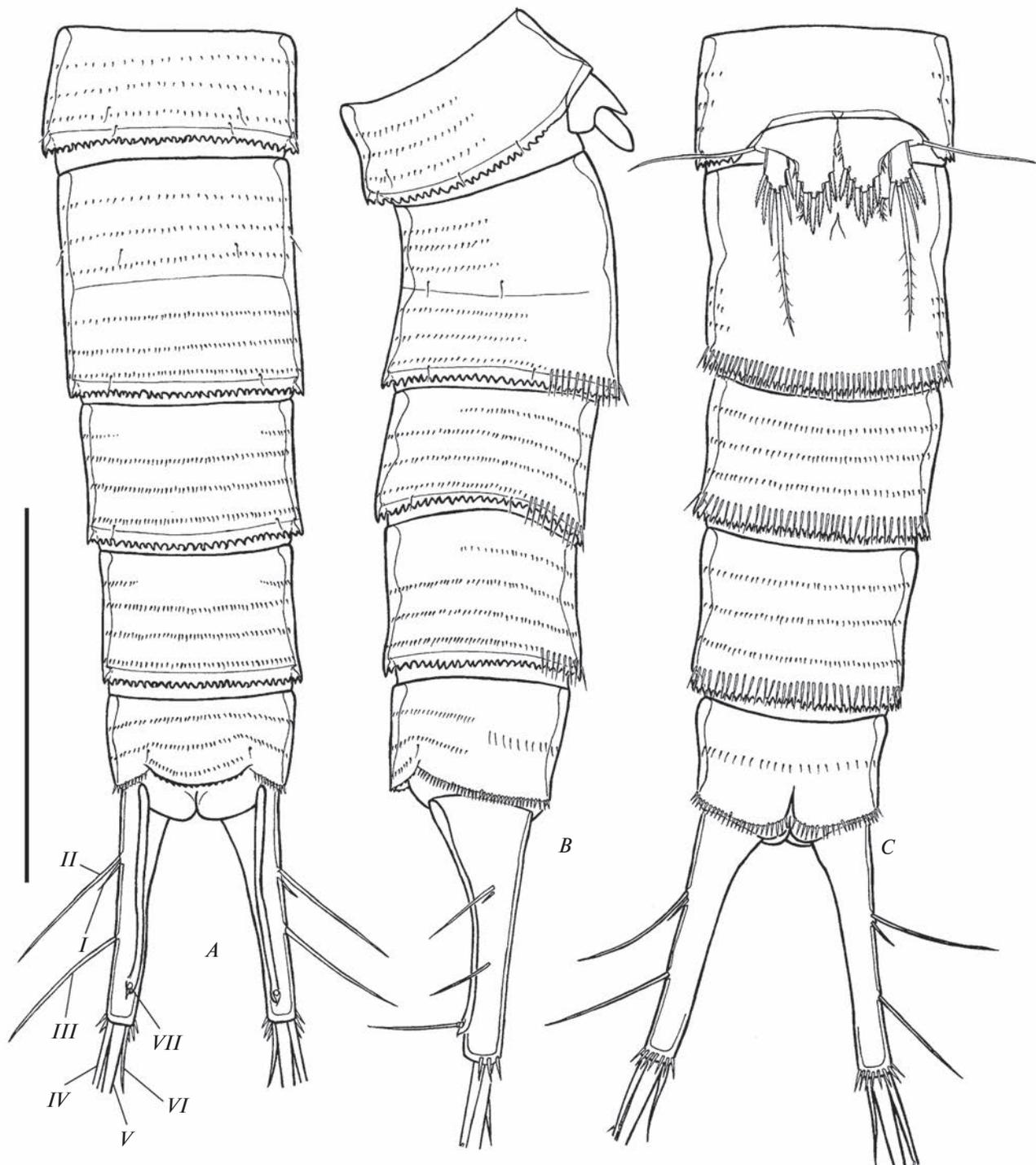


Рис. 2. *Moraria (Baikalomoraria) longicauda*, самка, abdomen: A – дорсально, римскими цифрами обозначены щетинки на каудальных ветвях; B – латерально; C – вентрально. Масштаб 200 мкм.

шипиками, с одной щетинкой на фронтальной стороне и одной – на каудальной. Эндоподит маленький, несет три щетинки.

Максиллипеды (рис. 3F). Синкокса с оперенной щетинкой на дистальном выступе и двумя ря-

дами шипиков. Базис с двумя рядами шипиков на внутреннем и внешнем крае. Эндоподит несет мощный коготь.

P1 (рис. 4D). Интеркоксальный склерит прямоугольный голый. Прекокса с рядом шипиков

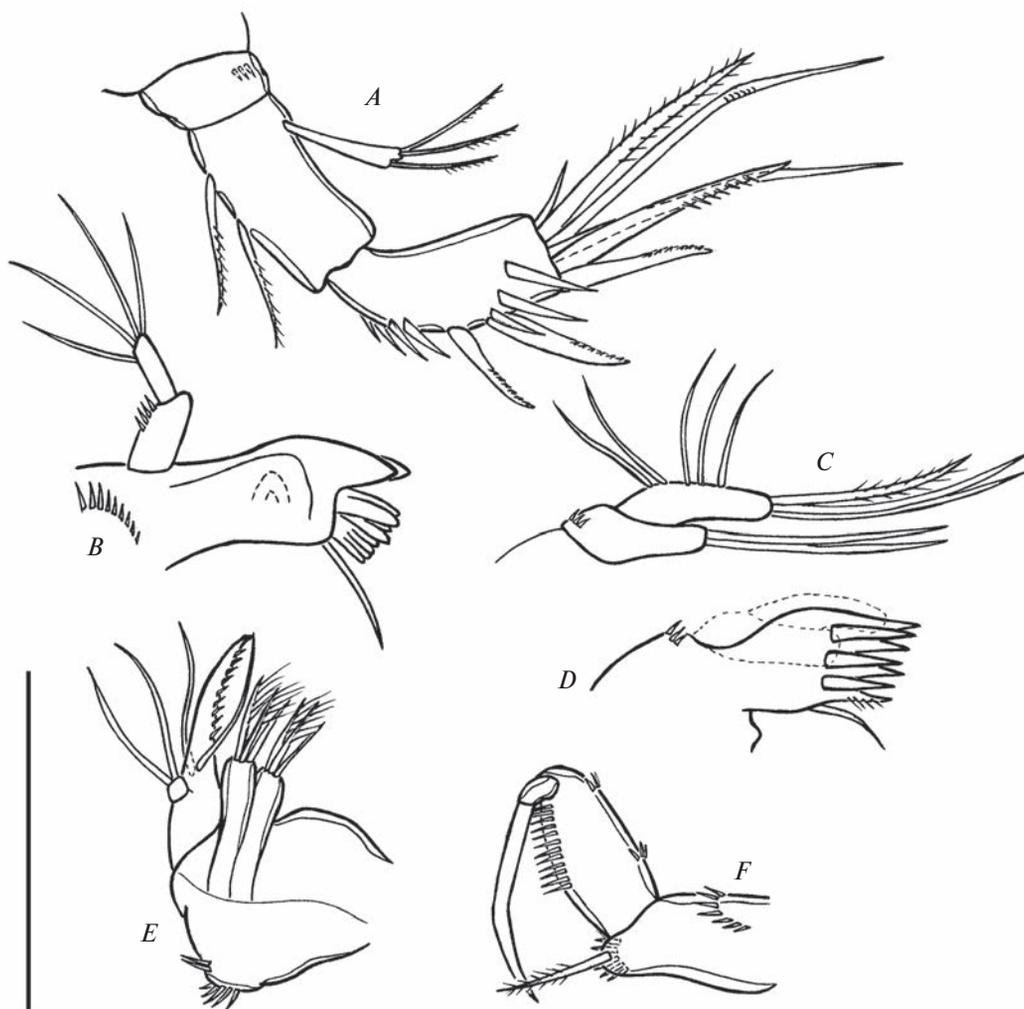


Рис. 3. *Moraria (Baikalomoraria) longicauda*, самка, ротовые конечности: *A* – антенна, фронтально; *B* – мандибула, каудально; *C* – кокса и аллобазис максиллулы; *D* – прекоксальный артрит максиллулы; *E* – максилла, фронтально; *F* – максиллипод, фронтально. Масштаб 50 мкм.

по внешнему краю. Коксоподит прямоугольный, с рядом шипиков по внешнему краю. Базиподит с рядами шипиков у основания двух шипов и рядом шипиков на передней стороне. Экзоподит трехсегментный, каждый сегмент с шипиками по внешнему и дистальному краям; проксимальный и медиальный сегменты с шипом на внешнем дистальном углу; дистальный сегмент с четырьмя элементами (два шипа и две апикальные щетинки, подкрученные на конце). Эндоподит двухсегментный, каждый сегмент с шипиками по внешнему краю; проксимальный сегмент с одной щетинкой; дистальный сегмент с пятью элементами (расположенные апикально шип и подкрученная щетинка и три внутренние короткие щетинки).

Р2 (рис. 4*E*). Интеркоксальный склерит в форме полумесяца. Прекокса голая. Коксоподит прямоугольный, с рядом шипиков на передней сто-

роне. Базиподит с внешним шипом и двумя рядами шипиков у основания шипа и эндоподита. Экзоподит трехсегментный, каждый сегмент с шипиками по внешнему и дистальному краям; проксимальный и медиальный сегменты с шипом на внешнем дистальном углу; дистальный сегмент с четырьмя элементами (два внешних шипа, апикальная и внутренняя щетинки). Эндоподит двухсегментный; проксимальный сегмент со щетинкой и коротким рядом шипиков на внутреннем крае; дистальный сегмент с шипиками по внешнему и дистальному краям и тремя элементами (три апикальные щетинки).

Р3 (рис. 5*A*). Интеркоксальный склерит в форме полумесяца. Прекокса голая. Коксоподит прямоугольный, с рядом шипиков на внешнем крае и на передней стороне. Базиподит с внешней щетинкой и двумя рядами шипиков, расположен-

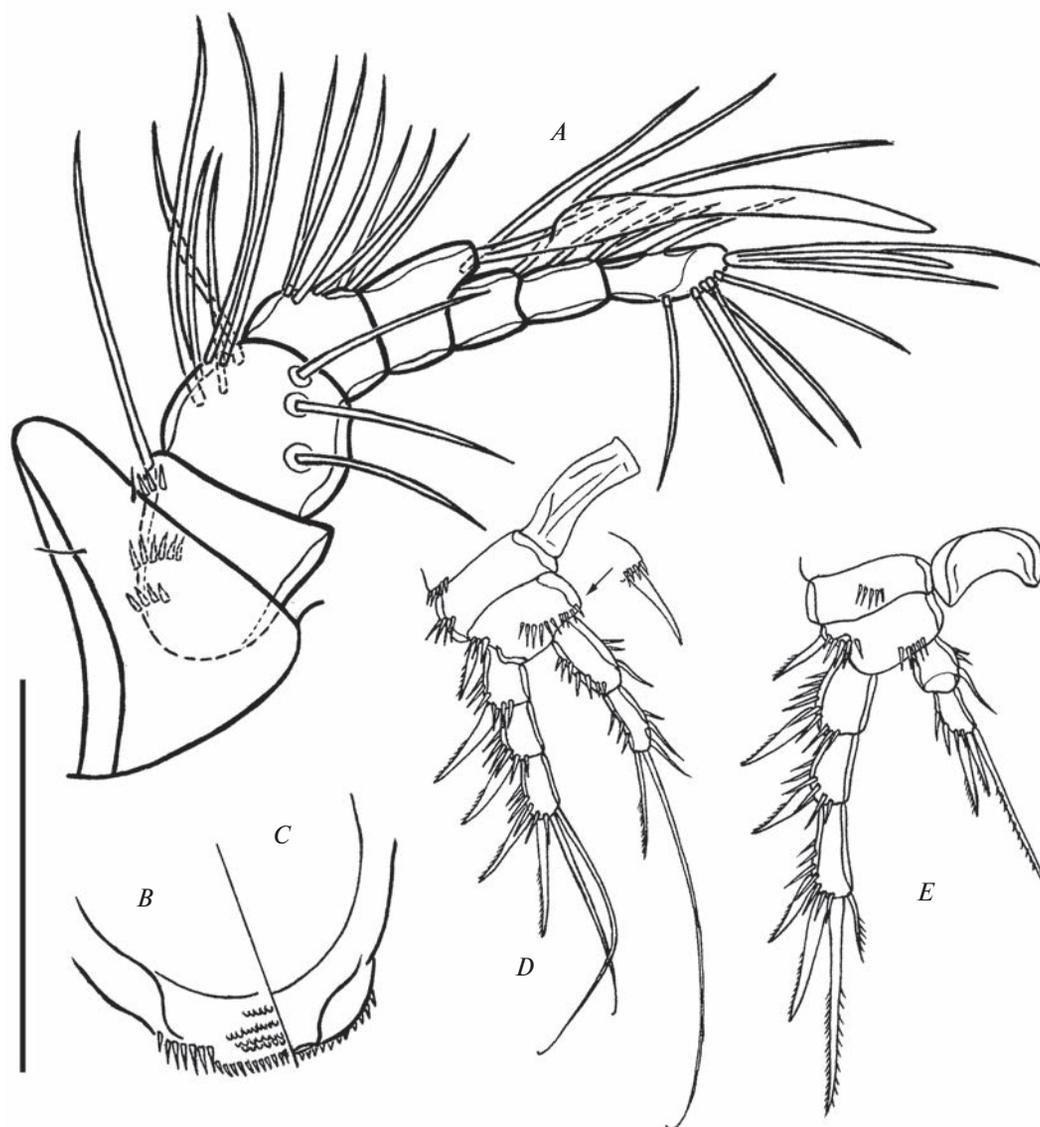


Рис. 4. *Moraria (Baikalomoraria) longicauda*, самка: *A* – антеннула и рostrum; *B* – ламбрум, внутренняя сторона; *C* – ламбрум, внешняя сторона; *D* – P1, передняя сторона; *E* – P2, передняя сторона. Масштаб, мкм: *A–C* – 50, *D–E* – 100.

ных у основания щетинки и эндоподита. Экзоподит трехсегментный, каждый сегмент с шипиками по внешнему и дистальному краям; проксимальный и медиальный сегменты с шипом на внешнем дистальном углу; дистальный сегмент с четырьмя элементами (два внешних шипа, апикальная и внутренняя щетинки). Эндоподит двухсегментный; проксимальный сегмент со щетинкой и коротким рядом шипиков на внутреннем крае и двумя шипиками на внешнем крае; дистальный сегмент с шипиками по внешнему краю и тремя элементами (три апикальные щетинки).

P4 (рис. 5*B*). Интеркоккальный склерит в форме полумесяца. Прекокса голая. Коксоподит прямоугольный, с рядом шипиков на внешнем крае и на передней стороне. Базиподит с внешней ще-

тинкой и рядом шипиков у основания щетинки и эндоподита. Экзоподит трехсегментный, каждый сегмент с шипиками по внешнему и дистальному краям; проксимальный и медиальный сегменты с шипом на внешнем дистальном углу; дистальный сегмент с четырьмя элементами (два внешних шипа, апикальная и внутренняя щетинки). Эндоподит двухсегментный; проксимальный сегмент со щетинкой и коротким рядом шипиков на внутреннем крае и одним шипиком на внешнем крае; дистальный сегмент с шипиком на внутреннем крае, коротким рядом шипиков на внешнем крае и тремя элементами (три апикальные щетинки).

Формула вооружения плавательных ног представлена в табл. 1.

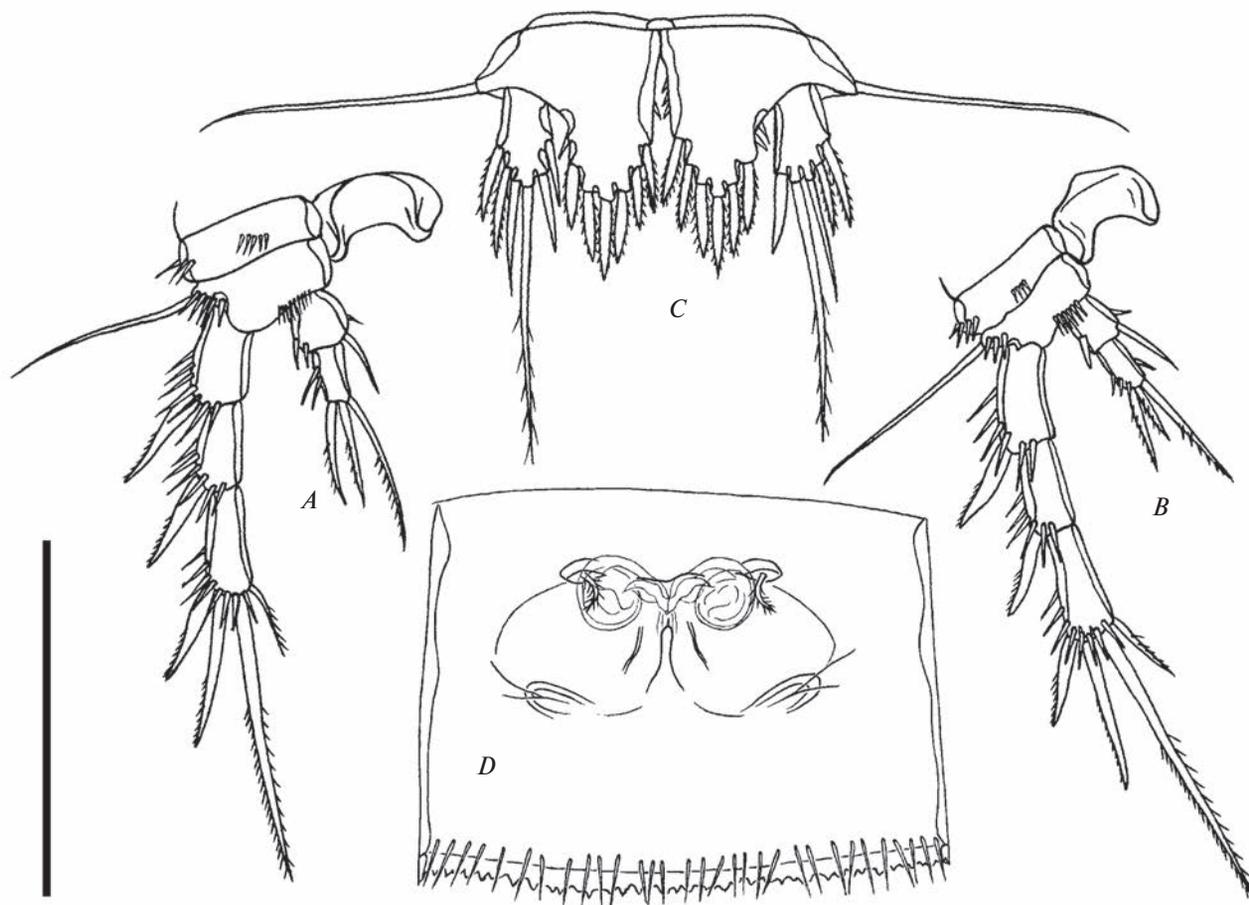


Рис. 5. *Moraria (Baikalomoraria) longicauda*, самка: А – P3, передняя сторона; В – P4, передняя сторона; С – P5, передняя сторона; D – двойной генитальный сомит и генитальное поле, вентрально. Масштаб 100 мкм.

P5 (рис. 5C). Интеркоксальный склерит очень маленький. Базисэндоподит треугольный, с внешней щетинкой и шестью шипами (два внешних, один апикальный и три внутренних); на внутреннем и внешнем краях ряд шипиков. Экзоподит овальный с пятью или шестью элементами (один или два внутренних шипа, две апикальные щетинки, длинная из которых оперена, и два внешних шипа).

С а м е ц (рис. 6–11).

Тело (рис. 6A–6B). Длина от кончика рострума до дистального края каудальных ветвей составляет 639–939 мкм (среднее 815 мкм, $n = 5$). Форма, цвет тела и интегумент как у самки.

Рострум (рис. 11A) размером 40–43 мкм (среднее 41 мкм, $n = 5$), треугольный, имеет продольный киль с нижней стороны и одну пару сенсилл.

Таблица 1. Формула вооружения плавательных ног (по: Sewell, 1949)

Нога	Кокса	Базис	Экзоподит	Эндоподит	
				самка	самец
P1	0–0	I–I	I–0; I–0; I,I,1,1	0–1; I,1,3	0–1; I,1,3
P2	0–0	I–0	I–0; I–0; II,1,1	0–1; 3	1 изм; 1 изм, 2
P3	0–0	0–1	I–0; I–0; II,1,1	0–1; 3	2 изм, 1; 2, апо
P4	0–0	0–1	I–0; I–0; II,1,1	0–1; 3	0–1; 1 изм, III

Примечания. изм – измененный шип, апо – апофиза.

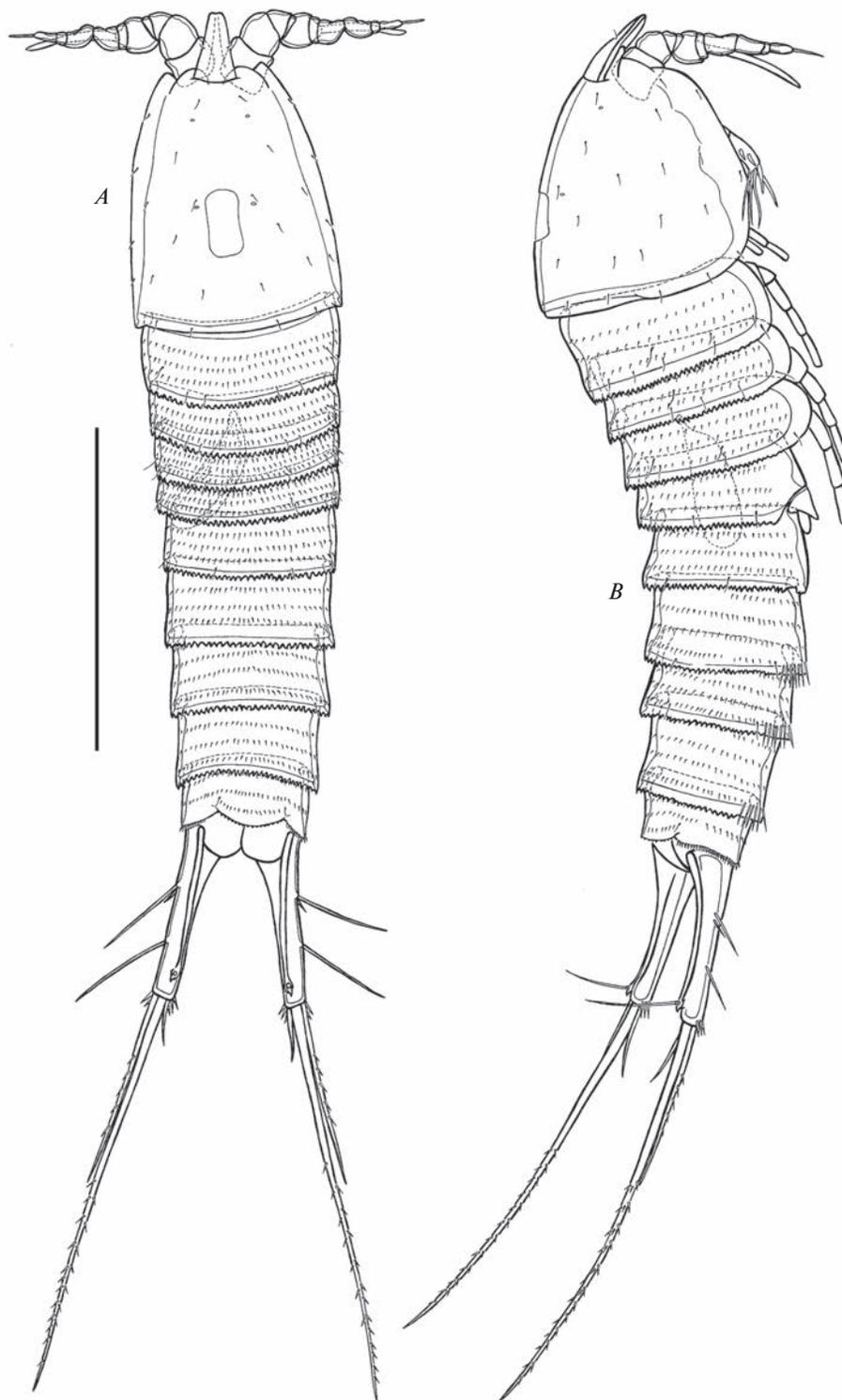


Рис. 6. *Moraria (Baikalomoraria) longicauda*, самец, внешний вид: *A* — дорсально; *B* — латерально. Масштаб 200 мкм.

Абдоминальные сомиты (рис. 7*A–7C*; 8*A*, 8*C–8D*) несут более мощные ряды шипиков на задних краях с вентральной стороны, чем у самки.

Кaudальные ветви (рис. 7*A–7C*; 8*B*) такой же длины и ширины как у самки.

Антеннулы (рис. 9*A–9G*) 10-сегментные, гап-лоцерные с геникуляцией между седьмым и восьмым сегментами. Первый сегмент с одной щетинкой и тремя рядами шипиков. Второй сегмент с девятью щетинками, одна из которых с цоко-

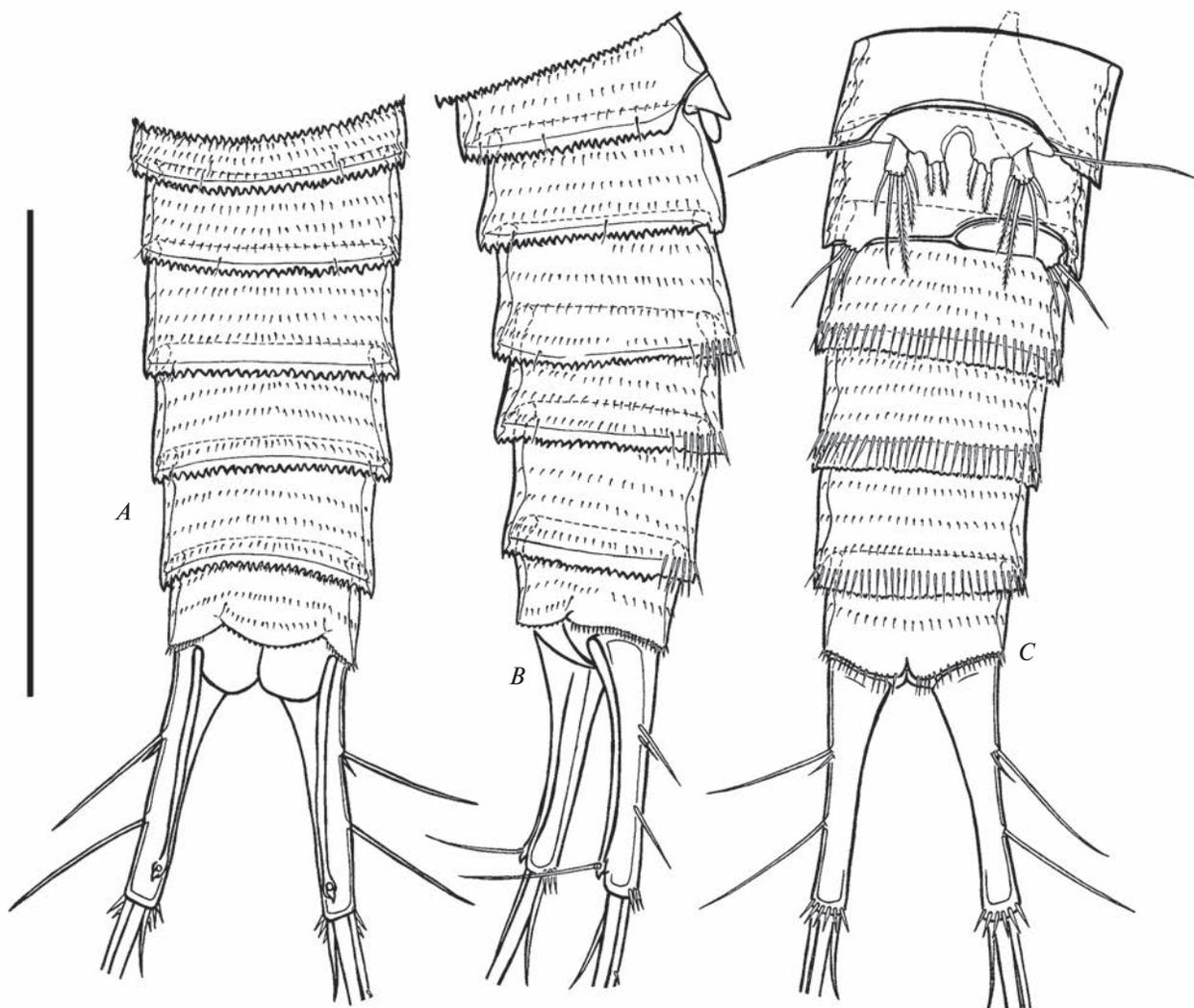


Рис. 7. *Moraria (Baikalomoraria) longicauda*, самец, abdomen: A – дорсально, B – латерально, C – вентрально. Масштаб 200 мкм.

лем. Третий сегмент с семью щетинками. Четвертый сегмент – небольшой, с двумя щетинками. Пятый сегмент немного вздутый, с шестью щетинками, из которых одна унипиннатная, а две сросшены с сегментом (рис. 9B, 9D), и сросшимися в основании щетинкой и эстетаском. Шестой сегмент с одной длинной и одной короткой щетинками (рис. 9C–9D). Седьмой сегмент с одной щетинкой, двумя зубчатыми выростами и мелкозубренным краем (рис. 9C–9E). Восьмой сегмент с тремя зубчатыми элементами в виде дисков (рис. 9C, 9F–9G). Девятый сегмент с одной щетинкой. Десятый сегмент с семью щетинками, из которых шесть с цоколем, и акротеком. Формула вооружения: 1(1), 2(9), 3(7), 4(2), 5(3+1 унипиннатная +2 базально сросщенные + (1+э)), 6(2), 7(1+2 зубчатых отростка), 8(3 зубчатых отростка),

9(1), 10(7+акротек). Щетинки с цоколями присутствуют на сегментах 2(1), 3(1), 10(6).

Антенны, губа, мандибулы, максиллулы, максиллы, максиллипеды и P1 как у самки.

P2 (рис. 10A, 11B). Интеркоксальный склерит в форме полумесяца. Прекокса голая. Коксоподит прямоугольный, с рядом шипиков на передней стороне. Базиподит с внешним шипом и двумя рядами шипиков у основания шипа и эндоподита. Экзоподит трехсегментный, каждый сегмент с шипиками по внешнему и дистальному краям; проксимальный и медиальный сегменты с шипом на внешнем дистальном углу; дистальный сегмент с четырьмя элементами (два внешних шипа, апикальная и внутренняя короткие щетинки). Эндоподит двухсегментный; проксимальный сегмент широкий, с коротким рядом шипиков на внутреннем крае и зубовидным выростом на

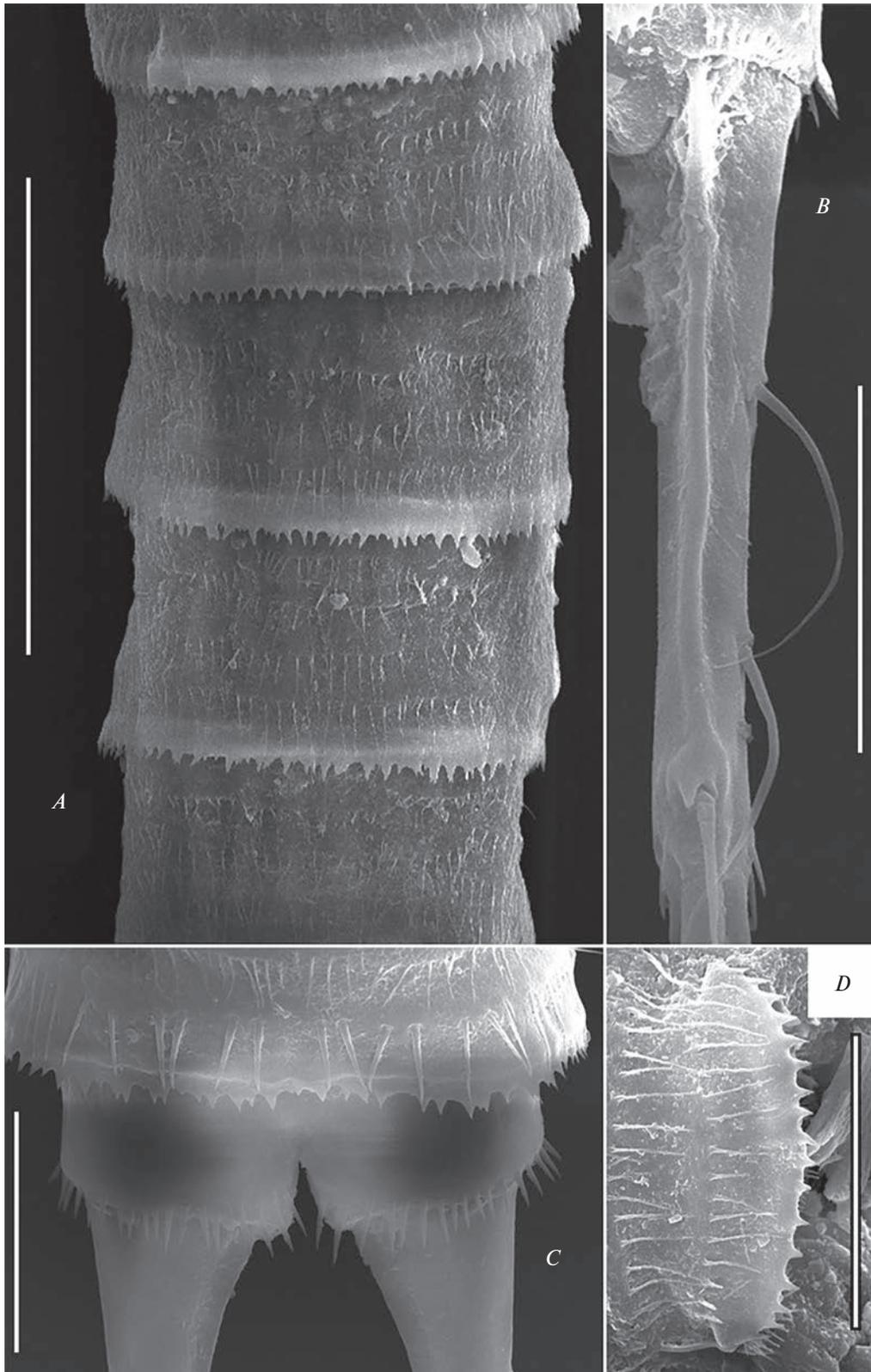


Рис. 8. *Moraria (Baikalomoraria) longicauda*, самец: *A* – абдоминальные сомиты, дорсально; *B* – каудальная ветвь, дорсально; *C* – терминальный сомит, вентрально; *D* – анальная пластинка. Масштаб, мкм: *A* – 100, *B* – 50, *C* – 40, *D* – 30.

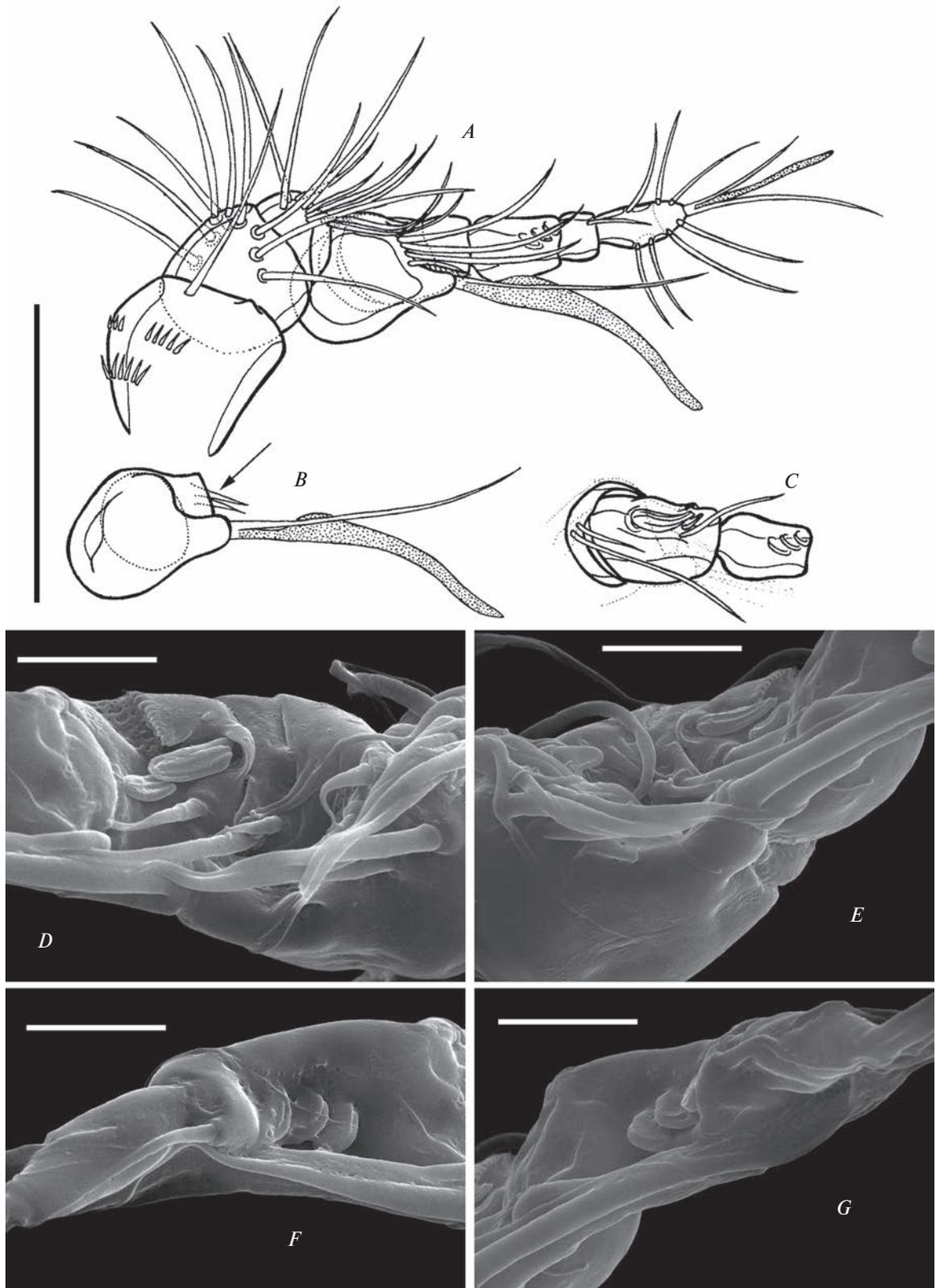


Рис. 9. *Moraria (Baikalomoraria) longicauda*, самец, антеннула: *A* – общий вид, дорсально; *B* – пятый сегмент, дорсально, стрелкой показаны сросшиеся с сегментом щетинки; *C* – шестой–восьмой сегменты, дорсально; *D–E* – пятый–шестой сегменты; *F–G* – восьмой–десятый сегменты. Масштаб, мкм: *A–C* – 25, *D–G* – 10.

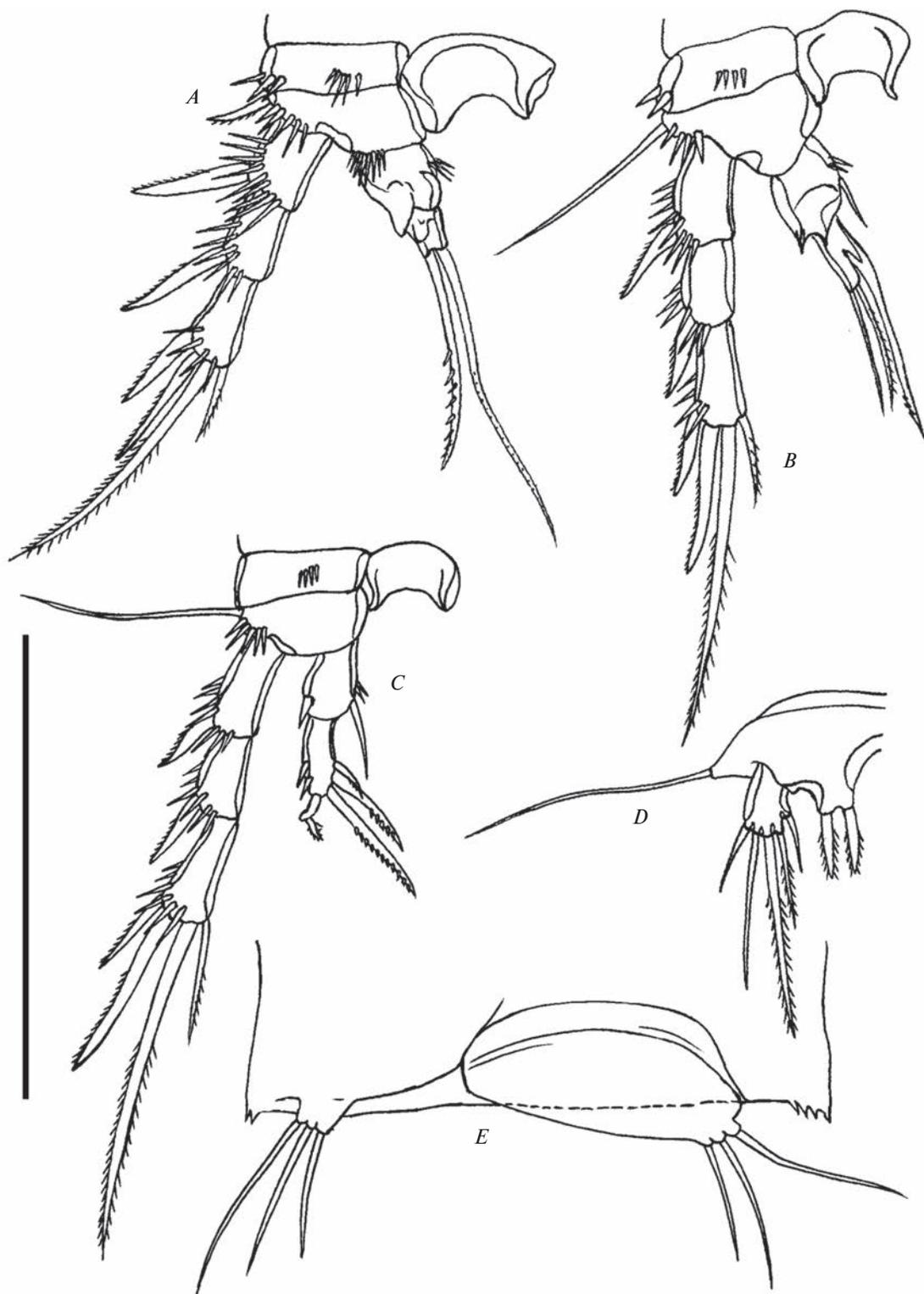


Рис. 10. *Moraria (Baikalomoraria) longicauda*, самец: *A* – P2, передняя сторона; *B* – P3, передняя сторона; *C* – P4, передняя сторона; *D* – P5, передняя сторона; *E* – P6, передняя сторона. Масштаб 100 мкм.

внешнем дистальном углу; дистальный сегмент с небольшим выростом на передней стороне и двумя унипиннатыми апикальными щетинками.

Р3 (рис. 10*B*, 11*C*). Интеркоксальный склерит в форме полумесяца. Прекокса голая. Коксоподит прямоугольный, с рядом шипиков на внешнем

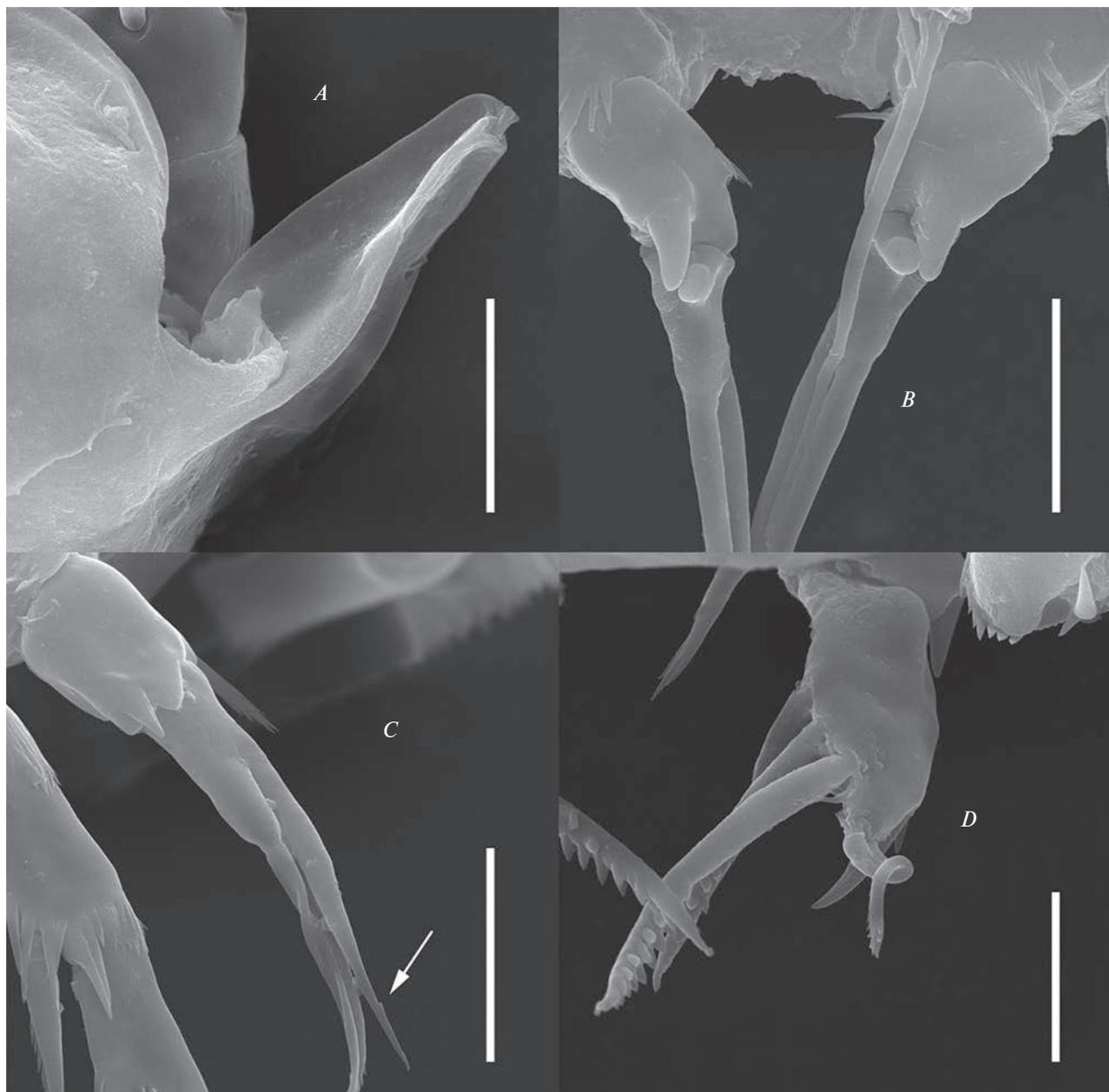


Рис. 11. *Moraria (Baikalomoraria) longicauda*, самец: *A* – рoстрoм, латерально; *B* – эндoпoдиты P2, передняя сторона; *C* – эндoпoдит P3, передняя сторона, стрелкой показана зазубренность апофизы; *D* – эндoпoдит P4, задняя сторона. Масштаб, мкм: *A–C* – 20, *D* – 10.

крае и на передней стороне. Базиподит с внешней щетинкой и двумя рядами шипиков, расположенных у основания щетинки и эндоподита. Экзоподит трехсегментный, каждый сегмент с шипиками по внешнему и дистальному краям; проксимальный и медиальный сегменты с шипом на внешнем дистальном углу; дистальный сегмент с четырьмя элементами (два внешних шипа, апикальная и внутренняя щетинки). Эндоподит двухсегментный; проксимальный сегмент широкий, с коротким рядом шипиков и щетинкой на внут-

реннем крае и двумя короткими шиповидными выростами на внешнем дистальном углу; дистальный сегмент с апофизой, длина которой превышает длину сегмента в три раза, и двумя апикальными щетинками.

P4 (рис. 10C, 11D). Интеркоксальный склерит в форме полумесяца. Прекокса голая. Коксоподит прямоугольный, с рядом шипиков на внешнем крае и на передней стороне. Базиподит с внешней щетинкой и рядом шипиков у основания щетинки

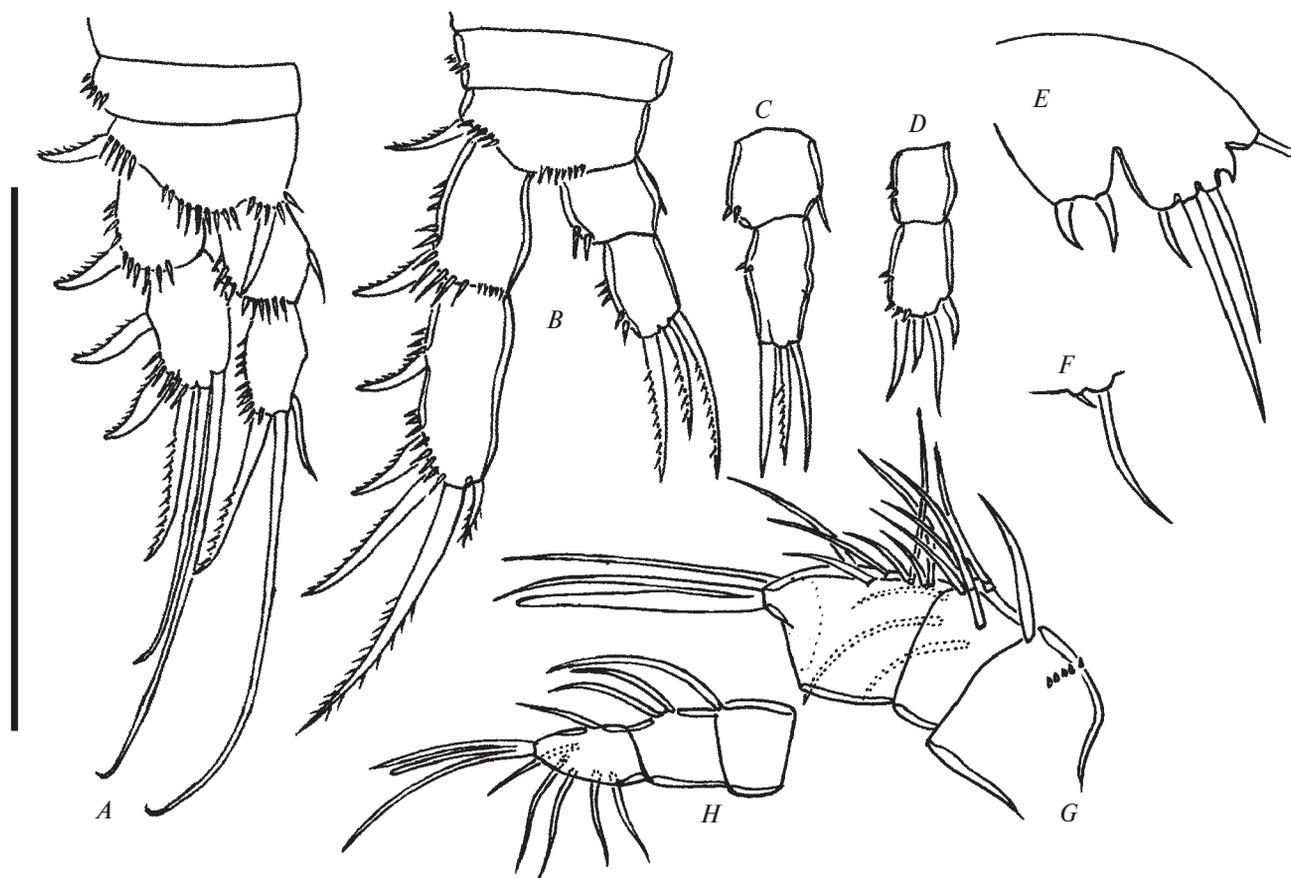


Рис. 12. *Moraria (Baikalomoraria) longicauda*, четвертая копепоидитная стадия, самец: *A* – P1, передняя сторона; *B* – P2, передняя сторона; *C* – эндоподит P3, передняя сторона; *D* – эндоподит P4, передняя сторона; *E* – P5, передняя сторона; *F* – P6; *G* – первый–третий сегменты антеннулы, вентрально; *H* – четвертый–шестой сегменты антеннулы, вентрально. Масштаб 100 мкм.

и эндоподита. Экзоподит трехсегментный, каждый сегмент с шипиками по внешнему и дистальному краям; проксимальный и медиальный сегменты с шипом на внешнем дистальном углу; дистальный сегмент с четырьмя элементами (два внешних шипа, апикальная и внутренняя щетинки). Эндоподит двухсегментный; проксимальный сегмент со щетинкой и коротким рядом шипиков на внутреннем крае и одним шипиком на внешнем крае; дистальный сегмент с двумя шипиками на внешнем крае, тремя шипами на внутреннем крае (два из них длинные и с крупными шипиками) и закрученным отростком на вершине.

P5 (рис. 10*D*) базально сброшены. Базисендоподит с внешней щетинкой и двумя оперенными шипами в апикальной части. Экзоподит овальный, с пятью щетинками, вторая и третья оперены.

P6 (рис. 10*E*) в виде ассиметричных пластинок, сброшенных с сомитом; на каждой ножке три голые щетинки.

Четвертая копепоидитная стадия, самец. Тело состоит из восьми сомитов. Каудальные ветви как у взрослых особей, но немного короче. Антеннулы 6-сегментные (рис. 12*G*–12*H*). Ветви P1–P4 двухсегментные (рис. 12*A*–12*D*); P5 состоит из одного сегмента, несущего на внутренней части два шипа, на внешней короткий шип, две щетинки и шиповидный вырост (рис. 12*E*). P6 несет один короткий шип и одну щетинку (рис. 12*F*).

Изменчивость. В первоописании (Боруцкий, 1952) указано, что на P5 самки имеются три шипика на внутреннем крае базисендоподита. У обнаруженных особей шипики располагаются на внутреннем, внешнем крае или даже между шипами (рис. 13*A*–13*F*). На экзоподите P5 указано пять щетинок; у найденных особей количество щетинок варьирует от пяти до шести (рис. 13*G*–13*H*); одна ветвь самки № 5 имеет anomalous строение (рис. 13*H*).

У самца по первоописанию на базисендоподите P5 у основания наружного шипа расположена

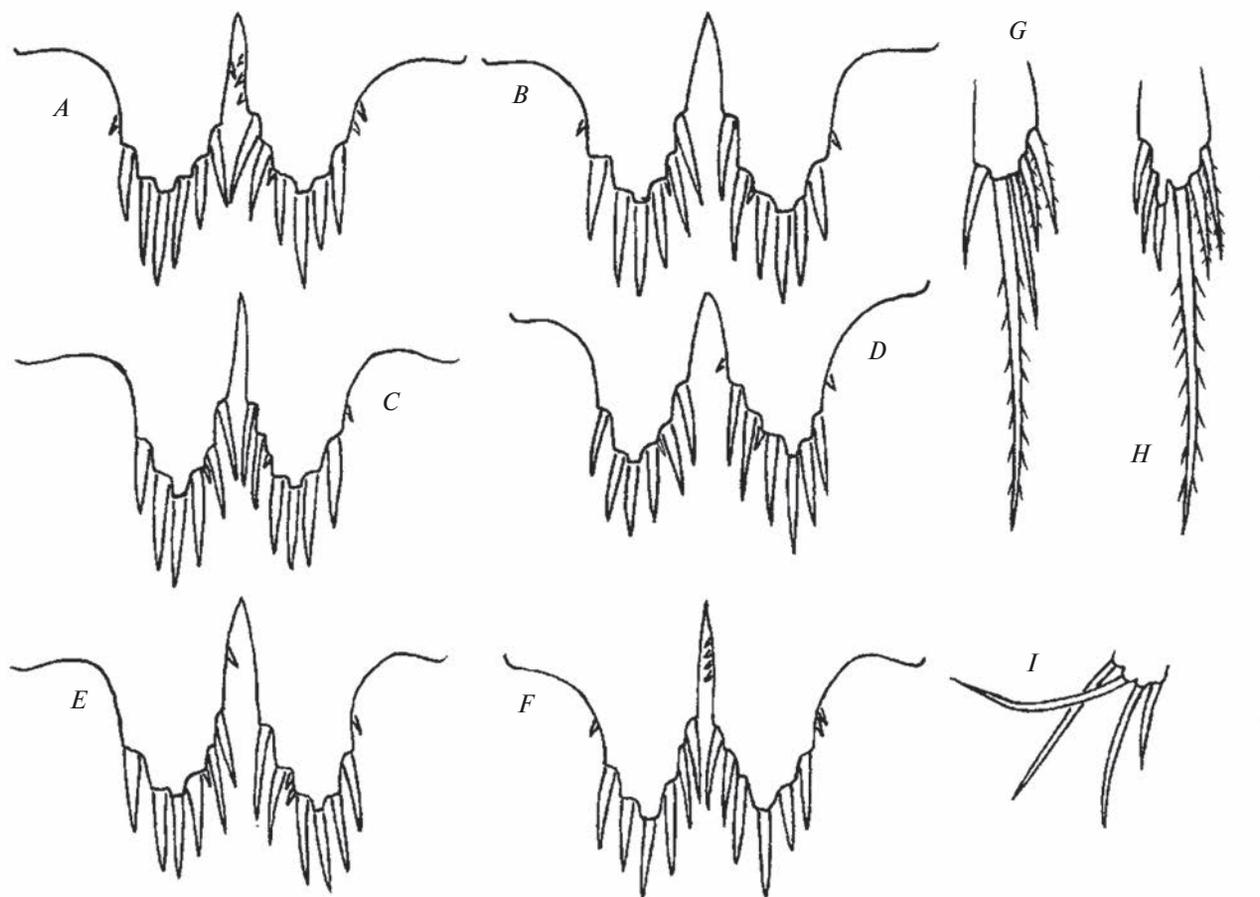


Рис. 13. Изменчивость *Moraria (Baikalomoraria) longicauda*: A–F – базиэндоподиты P5 самки (A – неотип, B – самка № 1, C – самка № 2, D – самка № 3, E – самка № 4, F – самка № 5); G–H – экзоподиты P5 самки (G – одна из ветвей неотипа, H – одна из ветвей самки № 5); I – P6 самца № 5. Масштаб 100 мкм.

щетинка. У найденных особей эта щетинка отсутствует. Самец № 5 на P6 имеет четыре щетинки вместо трех (рис. 13I).

Предполагается, что на глубинах более 100 м длина фуркальных ветвей увеличивается почти в три раза по сравнению с длиной терминального сомита (Окунева, 1989).

С р а в н е н и е. Среди представителей подрода вид сходен с *M. (B.) sinuata* Borutzky 1952. Согласно первоописанию (1952), основным отличием *M. (B.) sinuata* является строение каудальных ветвей – этот вид имеет более длинные членики и менее длинный дорсальный гребень, идущий до конца 2/3 длины ветвей, в то время как у *M. (B.) longicauda* дорсальный гребень оканчивается у основания апикальных щетинок. Различия имеются в строении P5 обоих полов: самки *M. (B.) longicauda* имеют три шипика на внутреннем крае базиэндоподита, чего нет у *M. (B.) sinuata*; на экзоподите P5 самца *M. (B.) longicauda* имеется пять щетинок, а у самца *M. (B.) sinuata* – четыре. Так же различается строение эндоподита P4 сам-

ца – у *M. (B.) sinuata* на проксимальном сегменте присутствует только щетинка на внутреннем крае; на дистальном отсутствуют шипы на внешнем крае, зигзагообразный отросток заметно длиннее, чем у *M. (B.) longicauda*.

Поскольку типовые экземпляры *M. (B.) sinuata* утеряны, сравнение строится исключительно на литературных данных; более подробное сравнение этих сходных видов невозможно без нового материала по *M. (B.) sinuata*.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Эндемик оз. Байкал, согласно данным Окуневой (1989), обитает во всех котловинах озера (конкретные места находок не указаны), в диапазоне глубин от 5 до 300 м. В Южном Байкале часто встречается в районе Больших Котов и Утулик-Мурино (Окунева, 1976). Нами вид обнаружен только в Богучанской губе, Северный Байкал (на момент написания статьи). Обитает на мелком и крупном песке, заиленном песке и иле.

Сокращения, используемые в тексте и обозначениях на рисунках согласно Huys, Boxshall, 1991: P1–P6 – плавательные ножки 1–6, э – эстетаск.

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаем благодарность Е.Б. Фефиловой (Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН, Сыктывкар) и А.А. Новикову (Казанский федеральный университет, Казань) за ценные советы по подготовке рукописи.

Мы искренне благодарны Т.Д. Евстигнеевой за многочисленные консультации и предоставление редкой литературы.

Авторы также благодарят сотрудников Приборного центра “Электронная микроскопия”, входящего в состав Объединенного Центра ультрамикрoанализа ЛИН СО РАН.

Отбор проб, оформление коллекции препаратов и анализ материала, а также написание статьи выполнены в рамках госбюджетного проекта № 0279–2021–0007 “Комплексные исследования прибрежной зоны озера Байкал: многолетняя динамика сообществ под воздействием различных экологических факторов и биоразнообразия; причины и последствия негативных экологических процессов” (2019–2024 гг.).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Боруцкий Е.В.*, 1931. Пресноводная фауна. Пресноводные и солоноватоводные Harpacticoida СССР. Вып. 3. Л.: Печатня. 246 с.
- Боруцкий Е.В.*, 1949. Материалы по фауне Copepoda – Harpacticoida из озера Байкал. Род *Moraria* // Доклады Академии Наук СССР. Т. 64. № 6. 873–876.
- Боруцкий Е.В.*, 1952. Harpacticoida пресных вод. Фауна СССР. Ракообразные. Т. 3. № 4. М.–Л.: Изд-во Академии наук СССР. 426 с.
- Боруцкий Е.В.*, 1972. Байкальские Harpacticoida (Copepoda) в озере Хубсугул (Монголия) // Зоологический журнал. Т. 51. № 4. С. 490–495.
- Боруцкий Е.В.*, *Окунева Г.Л.*, 1972. Новые виды Copepoda Harpacticoida из Южного Байкала // Бюллетень Московского общества испытателей природы, Отдел биологии. Т. 77. Вып. № 2. С. 60–69.
- Евстигнеева Т.Д.*, *Окунева Г.Л.*, 2001. Гарпактициды (Harpacticoida) // Анн. список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Новосибирск: Наука, Сибирское отделение. Т. 1. Водоёмы и водотоки Восточной Сибири и Северной Монголии. Кн. 1. С. 451–467.
- Окунева Г.Л.*, 1976. Гарпактициды Южного Байкала // Новые материалы по фауне и флоре Байкала. Отв. ред. О.М. Кожова. Иркутский государственный университет. Иркутск: Изд-во Иркутского университета. С. 94–116.
- Окунева Г.Л.*, 1981. Новый вид рода *Moraria* (Copepoda, Harpacticoida) из Среднего Байкала // Зоологический журнал. Т. 60. № 6. С. 930–933.
- Окунева Г.Л.*, 1983. Новые виды Copepoda, Harpacticoida в фауне озера Байкал // Зоологический журнал. Т. 62. № 9. С. 1343–1352.
- Окунева Г.Л.*, 1989. Гарпактициды озера Байкал. Иркутск: Изд-во Иркутского университета. 152 с.
- Evstigneeva T.D.*, 2001. Description of *Moraria (Baikalomoraria) utulikensis* sp. n. from Lake Baikal (Harpacticoida: Canthocamptidae) // Zoosystematica Rossica. V. 10. № 1. P. 41–46.
- Huys R.*, *Boxshall G.A.*, 1991. Copepod Evolution. London: The Ray Society Publ. 468 p.
- Sewell R.B.S.*, 1949. The littoral and semi-parasitic Cyclopoida, the Monstrilloidea and Notodelphyoida // Scientific Reports of the John Murray Expedition. Publ. British Museum (Natural History). V. 9. № 2. P. 17–199.

REDESCRIPTION OF *MORARIA (BAIKALOMORARIA) LONGICAUDA* BORUTZKY 1952 (COPEPODA, HARPACTICOIDA, CANTHOCAMPTIDAE) FROM LAKE BAIKAL

T. M. Alekseeva¹*, N. G. Sheveleva¹, O. A. Timoshkin¹

¹*Limnological Institute, Russian Academy of Sciences, Irkutsk, 664033 Russia*

*e-mail: atm171@mail.ru

An illustrated redescription of the female and male of *Moraria (Baikalomoraria) longicauda* Borutzky 1952 is presented, a harpacticoid species endemic to the littoral zone of Lake Baikal, Siberia. A neotype is designated, because the type material is lost. The morphology of this species was studied in detail using scanning electron microscopy for the first time. An illustrated description of the mouthparts and antennules is given; that of the swimming legs being expanded. The structure of the genital field is shown and data on morphological variability are presented.

Keywords: freshwater copepod, morphology, taxonomy, meiofauna, endemic, Baikal

УДК 574.589;591.526;595.36

СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ СИМБИОТИЧЕСКОГО КРАБА *TRAPEZIA SEPTATA* (DECAPODA, TRAPEZIIDAE) НА РАННИХ СТАДИЯХ ФОРМИРОВАНИЯ КОЛОНИЙ КОРАЛЛОВ

© 2023 г. В. А. Меркин^а, *, Т. А. Бритаев^б, **

^аМосковский государственный университет имени М.В. Ломоносова,
Москва, 119991 Россия

^бИнститут проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН,
Москва, 124057 Россия

*e-mail: vmx7@mail.ru

**e-mail: britayev@yandex.ru

Поступила в редакцию 16.03.2023 г.

После доработки 22.03.2023 г.

Принята к публикации 27.03.2023 г.

Исследованы пространственное размещение, экстенсивность и интенсивность заселения, размерная структура, половой состав и плодовитость крабов *Trapezia septata* – симбионтов кораллов *Pocillopora* cf. *verrucosa* на ранних стадиях формирования их колоний. Пробы были собраны в бухте Дамбай, залив Нячанг, Вьетнам с колоний, выращенных на искусственных носителях из небольших фрагментов в течение трехмесячной экспозиции в естественных условиях. Установлено, что уже на этой стадии формирования 57% колоний заселены *T. septata*, причем многие крабы образовали пары и приступили к размножению (42.6% самок под абдоменом имели кладки с эмбрионами). При этом для исследованной популяции *T. septata* характерен ряд черт, не свойственных сформировавшимся популяциям крабов: 1) менее половины особей (49%) входит в состав разнополых пар и около 40% – это одиночные особи, относительная численность особей в парах растет пропорционально объему колоний; 2) в популяции нет особей, достигших дефинитивных размеров, – модальная ширина карапакса самцов 6–6.9 мм, самок 7.0–7.9 мм; 3) соотношение полов смещено в сторону самцов ($m : f = 1.4$), при этом с увеличением размеров колонии относительная численность самок растет и соотношение полов приближается к единице; 4) плодовитость самок невелика (147 ± 118) и увеличивается с увеличением их размеров. Все это свидетельствует о том, что формирование зрелой популяционной структуры не завершено. Высокая численность одиночных особей и смещение в соотношении полов в сторону самцов связаны с конкуренцией за ограниченный ресурс между самцами и самками, при которой колонии в первую очередь занимают более конкурентоспособные самцы. Гипотезу межполовой конкуренции подтверждают выравнивание соотношения полов и рост численности пар с увеличением ресурсной базы – размеров колоний. Альтернативная гипотеза предполагает первичный перекос в соотношении полов в пользу самцов, активную первичную колонизацию колоний самцами с последующей их миграцией от колонии к колонии в поисках самок, сопровождающейся высокой смертностью.

Ключевые слова: кораллы, симбионты, Trapeziidae, конкуренция, соотношение полов, плодовитость

DOI: 10.31857/S0044513423060090, **EDN:** YOJLFT

Представление о биоразнообразии коралловых рифов в основном ассоциируется с самими кораллами, рыбами, крупными моллюсками и иглокожими, хотя подавляющее большинство обитателей кораллов – это мелкие беспозвоночные и рыбы, обитающие в труднодоступных местах и расщелинах, в том числе на поверхности и внутри живых колоний кораллов (Stella et al., 2011). Многие из них являются специализированными обитателями кораллов – симбионтами, которые взаимодействуют с кораллом-хозяином, получая от

него надежное убежище, пищу, место для размножения и выращивания потомства (Knudsen, 1967; Stella et al., 2011). В то же время, некоторые симбионты, в основном десятиногие ракообразные, установили взаимовыгодные (мутуалистические) отношения с кораллами. Они защищают хозяина от нападения хищных морских звезд и моллюсков (Glynn, 1980; Pratchett, 2001; Rouzé et al., 2014; Devantier et al., 1986), обеспечивают питательными веществами, необходимыми для размножения симбиотических водорослей-зоок-

сантелл и ускорения роста кораллов (Liberman et al., 1995; Mokady et al., 1998), удаляют осадок, бактериальные поражения и обрастателей (Stachowicz, Hay, 1999; Stewart et al., 2006).

Особенно богата и разнообразна фауна симбионтов на ветвистых кораллах семейств Асгоридае и Роксиллориде (Stella et al., 2011). Однако фауна симбионтов этих семейств различна: если на акропориде преобладают крабы семейства Тетралииде, то на поциллопориде – крабы семейства Трапезииде (Castro, 2015).

Семейство Трапезииде небольшое, включает 7 родов и 39 видов крабов, большинство которых (22 вида) входит в состав рода *Trapezia* (Türkau et al., 2023). Крабы *Trapezia* (трапеции) – ключевая группа симбионтов кораллов, обеспечивающая нормальное функционирование и защиту хозяина от хищников, поэтому биология трапеций изучена неплохо (см. например, Castro, 1978; MacKeon, Moore, 2014; Stewart et al., 2006). Известно, что они питаются слизью, полипами кораллов (Knudsen, 1967) и, как было показано недавно (Shmuel et al., 2022), планктоном. В свою очередь, трапеции служат источником пищи для разнообразных коралловых рыб и беспозвоночных (см. например, Hiatt, Strasburg, 1960; Garth, 1973), играя существенную роль в функционировании коралловых сообществ (Epochs, 2012; Montano, 2020). Трапеции территориальны – одна пара крабов, самец и самка, как правило, контролируют одну колонию, не допуская вселения конспецифичных особей, но и не препятствуя появлению других видов рода (Preston, 1973; Huber, 1987). Некоторые особенности популяционной структура трапеций рассмотрены в ряде публикаций (см. например, Gotelli et al., 1985; Huber, Coles, 1986; Chang et al., 1987). Однако в этих работах рассматриваются популяционные характеристики трапеций, ассоциированных со сформировавшимися, крупными колониями кораллов, тогда как ранние, переходные стадии формирования популяции трапеций остаются не исследованы. При этом условия существования крабов на маленьких и больших зрелых, сформировавшихся колониях кораллов не одинаковы. На маленьких колониях крабы сталкиваются с недостатком ресурсов (убежища и пищи), что в свою очередь, может препятствовать заселению колоний подросшими мигрирующими особями (Thiel et al., 2003; Mekhova et al., 2015) и благоприятствовать их заселению оседающими личинками из планктона. Кроме того, известно, что у многих симбиотических ракообразных заселение хозяев происходит в первую очередь самцами (Пастернак и др., 2004). Можно предполагать, что эти особенности будут отражаться на структуре популяции симбионтов.

Для проверки предположения о влиянии таких специфических условий на популяционные характеристики симбионтов мы проанализировали размещение по хозяевам, размерную структуру популяции, половой состав и плодовитость крабов *Trapezia septata* (Dana 1852) (рис. 1А) на ранних стадиях формирования колоний кораллов *Pocillopora* cf. *verrucosa* (Ellis et Solander 1786) (рис. 1В).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

На колониях кораллов *P. cf. verrucosa* в заливе Нячанг отмечено 8 видов рода *Trapezia*: *T. tigrina*, *T. cymodoce*, *T. digitalis*, *T. lutea*, *T. bidentata*, *T. serenei*, *T. guttata* и *T. septata*, однако среди них, как по общей численности, так и по частоте встречаемости, доминирует *T. septata* (Бритаев, Михеев, 2013).

Пробы были собраны в бухте Дамбай, о-в Че, залив Нячанг, провинция Кхань Хоа, Вьетнам (координаты 12°11'40" с.ш., 109°17'25" в.д.), на базе биостанции Приморского Отделения Российско-Вьетнамского Тропического научно-исследовательского и технологического центра. В нашем исследовании использованы колонии кораллов с населяющими их симбионтами, собранные в рамках долговременного эксперимента по изучению влияния бличинга на состав фауны симбионтов кораллов. Металлические рамки-носители с закрепленными на них фрагментами колоний кораллов были установлены 29 апреля 2020 г. на глубине 4 м.

Всего было установлено пять рамок, на которых было высажено 200 фрагментов коралла *P. cf. verrucosa*. После трехмесячной экспозиции (21–22 июля 2020 г.) все колонии были сняты с помощью легководолазного снаряжения с рамок, помещены в пластиковые зип-пакеты и доставлены в лабораторию для дальнейшей обработки. Подробное описание эксперимента опубликовано в работе Бритаева с соавторами (Britayev et al., 2023). В лаборатории измеряли размеры колоний, симбионтов смывали с колоний в эмульсии гвоздичного масла в морской воде (1.5 мл/л), затем фиксировали в 70%-ном спирте. Основным фактором, определяющим численность симбионтов, является пространство между ветвями кораллов (Abele, Patton, 1976). Как было показано ранее, объем этого пространства строго коррелирует с объемом колонии, рассчитанным как произведение большого и малого диаметров колонии и ее высоты (Austin et al., 1980). Поэтому в данной работе мы использовали эти три параметра для расчета объема колоний кораллов. Определение размеров, полового состава и плодовитости симбионтов производили при помощи бинокля Olympus SZ51. Размер особей *T. septata* определяли по ширине карапакса с точностью до 0.1 мм. Пол определяли по строению тельсона и наличию гонопод.

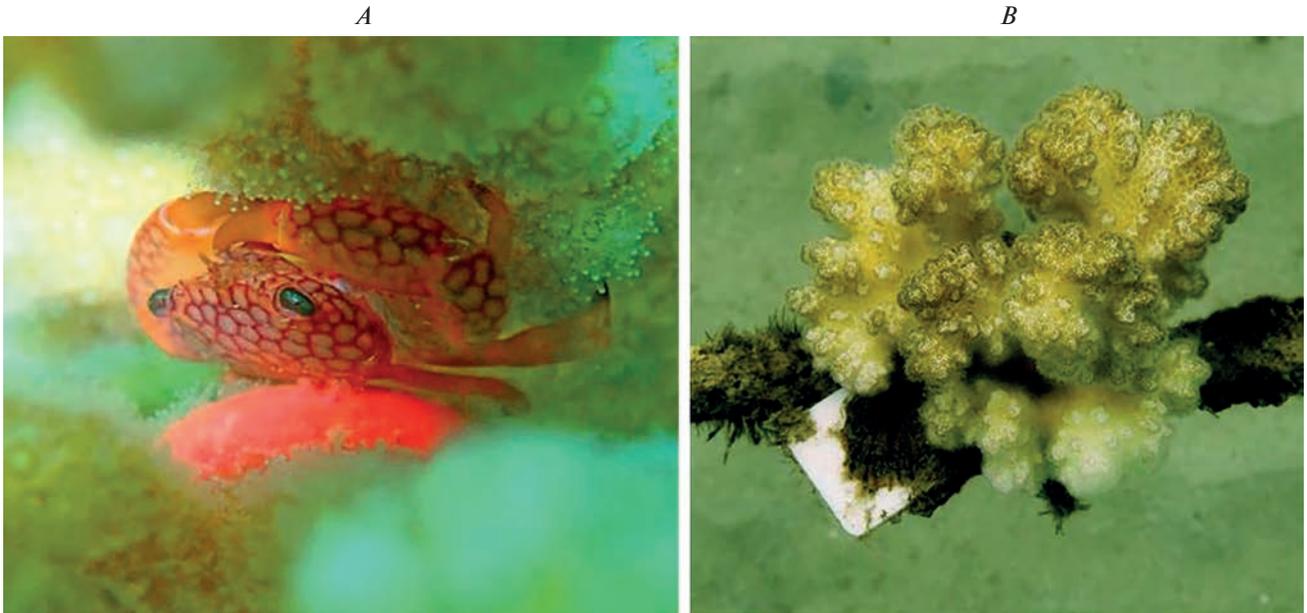


Рис. 1. Симбионт и хозяин: А – *Trapezia septata* на выращенной колонии коралла *Pocillopora* cf. *verrucosa*, В – колония коралла *P.* cf. *verrucosa* после трехмесячной экспозиции (фото Т.А. Бритаева).

Плодовитость определяли по фотографиям эмбрионов в программе Count things from Photos, всего этот показатель был подсчитан для 29 самок. Сравнение средних выполнено с использованием критерия Стьюдента, расчеты индексов и построение графиков выполнены в программе Microsoft Excel 14.0.7194.5000.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Экстенсивность и интенсивность заселения кораллов

Объем кораллов *P.* cf. *verrucosa*, измеренный в ходе эксперимента, варьировал от 43 до 681 см³ (средний объем 244 ± 119 см³). *T. septata* встречаются на 115 из 200 исследованных колоний (экстенсивность заселения 57.5%). Минимальный размер заселенных колоний около 80 см³ (76–81 см³).

Экстенсивность заселения кораллов симбионтами увеличивается с увеличением размеров колоний (рис. 1). Достоверность аппроксимации для самок выше, чем для самцов ($y = 6.9339x + 24.871$, $R^2 = 0.5798$ и $y = 8.0369x + 9.1131$, $R^2 = 0.9681$ соответственно). Экстенсивность заселения самцами выше во всех размерных классах колоний и максимальна на колониях объемом от 201 до 300 см³, где составляет 62%. У самок она максимальна на колониях объемом свыше 400 см³, где составляет 48% (рис. 2).

Соотношение полов

Всего было найдено 170 особей крабов, из которых 98 оказались самцами, 68 – самками и 4 – молодью, т.е. самцов было в 1.4 раза больше, чем самок. Выявлена тенденция изменения соотношения полов с размерами колоний кораллов: на маленьких колониях преобладают самцы, с увеличением размеров кораллов растет численность самок и соотношение полов приближается 1 к 1 (рис. 3). Однако эти корреляции статистически недостоверны (самцы $r = -0.6$, самки $r = 0.6$, $p > 0.05$).

Размещение крабов по хозяевам

Выявлены следующие варианты расселения *T. septata* по колониям кораллов: одна особь (самец или самка), две особи (самец и самка, самец и самец, самка и молодь), три особи (два самца и самка) и четыре особи (пара из самца и самки, самка и молодь) (табл. 1). Таким образом, на этой стадии формирования симбиотического сообщества в его составе преобладали разнополые пары (70 экз.) и одиночные особи (68 экз.).

Если в качестве пар считать крупных разнополых особей при заселении колоний тремя или четырьмя крабами, то общее количество пар будет 42. Первые гетеросексуальные пары появляются при объеме колоний около 100 см³ (94–104 см³). Относительная численность особей в парах растет пропорционально объему колоний, корреляция достоверна ($r = 0.96$, $p < 0.01$, рис. 4). В самых крупных колониях большинство особей крабов образуют пары.

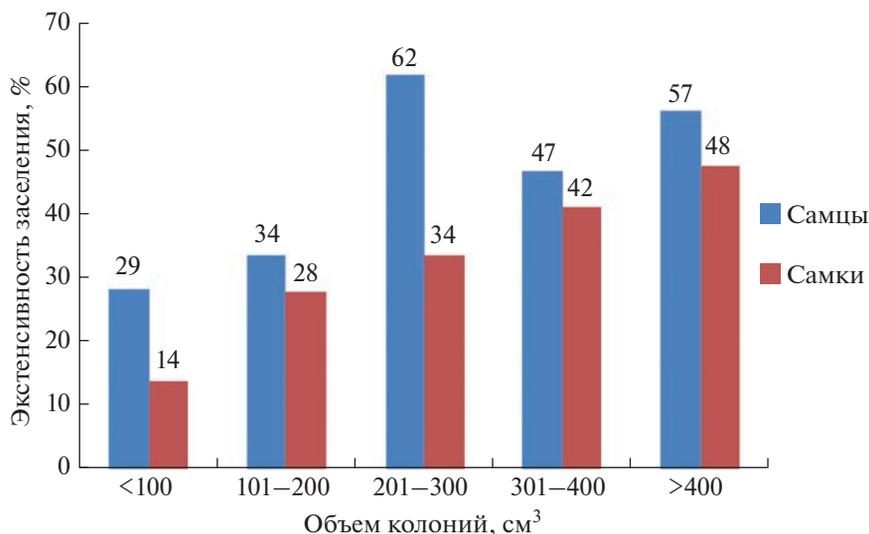


Рис. 2. Изменение экстенсивности заселения колоний коралла *Pocillopora cf. verrucosa* в зависимости от их размера для самцов и самок симбионтов.

Половой диморфизм и размерная структура крабов

Для крабов *T. septata* отмечен выраженный половой диморфизм: самки достоверно крупнее самцов, средний размер самцов 6.0 ± 1.17 (4.0–7.9) мм, самок – 6.7 ± 1.31 (4.0–8.9) мм ($t = 0.057$, $p < 0.05$). Появление вторичных половых признаков характерно для особей с шириной карапакса больше 4.0 мм. Большая часть самцов (92.2%) равномерно распределена между четырьмя размерными классами в интервале от 4 до 8 мм (рис. 5А). Распределение самок по размерным классам неравномерное – более половины особей (57.3%) сосредоточены в двух размерных классах – 6–6.9 и 7–7.9 мм (рис. 5В).

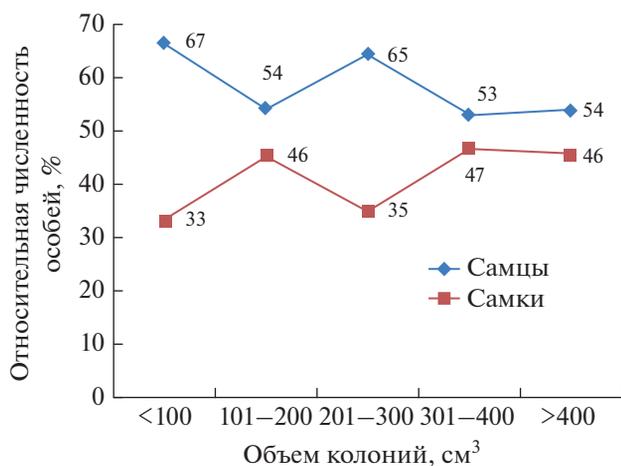


Рис. 3. Соотношение полов у крабов *Trapezia septata* в зависимости от объема колоний кораллов.

Самки были крупнее самцов в 73% пар ($n = 42$). Выявлена положительная, но статистически недостоверная корреляция между размерами самцов и самок в парах ($r = 0.47$, $p > 0.05$, рис. 6).

Выявлена положительная достоверная корреляция между размерами симбионтов (как самцов, так и самок) и объемом колоний ($r = 0.97$ для самцов и $r = 0.89$ для самок, $p < 0.05$, рис. 7). Наиболее крупные самцы и самки обитают на колониях объемом свыше 400 см^3 .

Плодовитость

Кладки под абдоменом были обнаружены у 29 самок, т.е. у 42.6% от их общего количества. Минимальный размер яйценосных самок 4.1 мм, среднее число эмбрионов на самку 147 ± 118 (26–

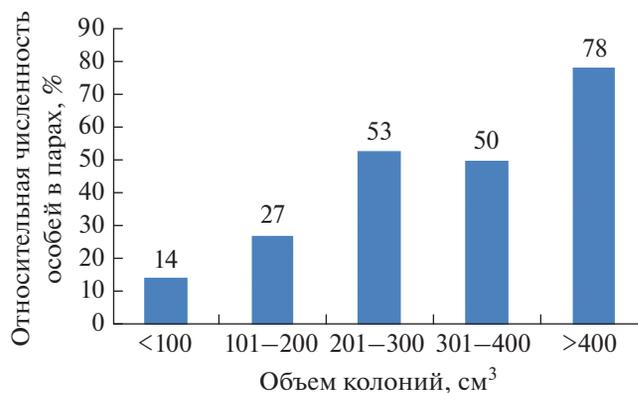


Рис. 4. Соотношение между относительной численностью пар особей крабов *Trapezia septata* и объемом колоний кораллов.

Таблица 1. Характер размещения особей *Trapezia septata* по колониям кораллов

Показатель	Число симбионтов на колонии			
	1	2	3	4
Число колоний	68	40	6	1
Доля колоний с таким размещением, %	59.1	34.8	5.2	0.9
Варианты размещения	$m = 43, f = 23, j = 2$	$m + f = 35, m + m = 3, f + f = 1, f + j = 1$	$m + m + f = 6$	$m + f + f + j = 1$

Примечания. m – самцы, f – самки, j – молодь.

464). Выявлена тенденция повышения плодовитости соответственно с увеличением размера самки, однако эта зависимость статистически не достоверна ($r = 0.58, p > 0.05$, рис. 8).

ОБСУЖДЕНИЕ

Экстенсивность заселения крабами колоний, экспонированных в течение 3 месяцев, (57.5%) оказалась существенно ниже, чем аналогичный показатель для крупных “зрелых” колоний из естественных поселений в той же акватории (100%) (Britayev et al. in prep.), что свидетельствует об

освоении крабами все новых и новых колоний хозяина по мере роста колоний. Экстенсивность заселения кораллов трапециями, как и многими другими симбионтами (см. например, Martin, Britayev, 1998), увеличивается с увеличением размеров колоний. В основе этого лежат разные причины. Крупные хозяева обычно старше и, вероятно, имели больше времени для заселения оседающими личинками или взрослыми симбионтами с других колоний. Однако в данном случае это связано не с увеличением продолжительности экспозиции хозяина, которая для всех колоний одинакова, а с расширением ресурсной базы (убежище, пища), которая у крупных хозяев больше, чем у мелких.

Ранее было установлено, что трапеции территориальны и активно защищают свою колонию от внедрения туда других симбионтов, включая особей того же вида (Castro, 1978; Huber, 1987). Обычно на каждой колонии хозяина поселяется пара крабов трапеций, самец и самка (Patton, 1974; Castro, 1978). На зрелых колониях *Pocillopora* spp. большая часть популяции трапеций представлена особями, образующими разнополые пары, на долю которых у разных видов приходится от 62 до 78% всех особей (Huber, Coles, 1986). Такая же ситуация характерна и для *T. septata* (82% –

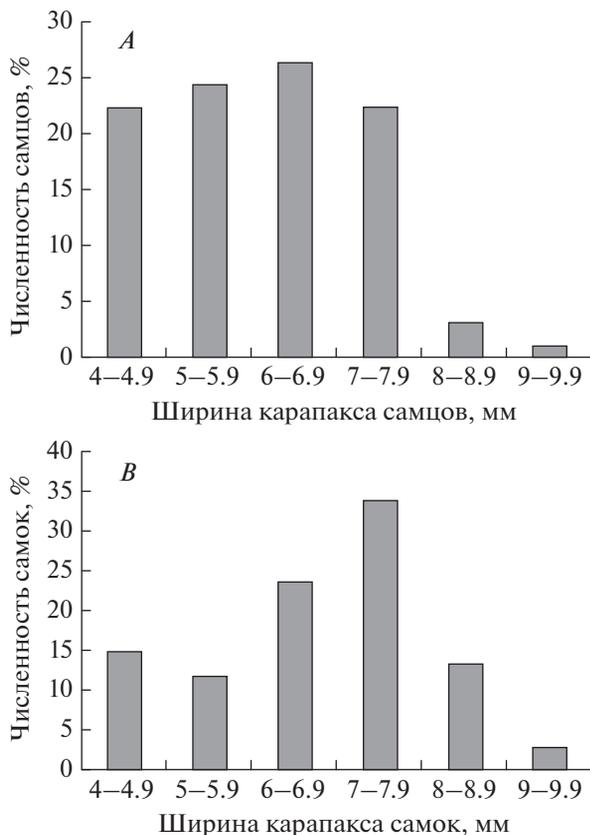


Рис. 5. Распределение самцов (A) и самок (B) *Trapezia septata* по размерам.

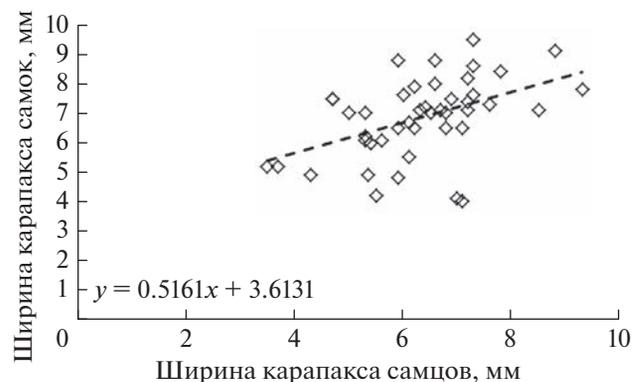


Рис. 6. Соотношение между размерами самцов и самок *Trapezia septata* с линией аппроксимации и уравнением линии аппроксимации.

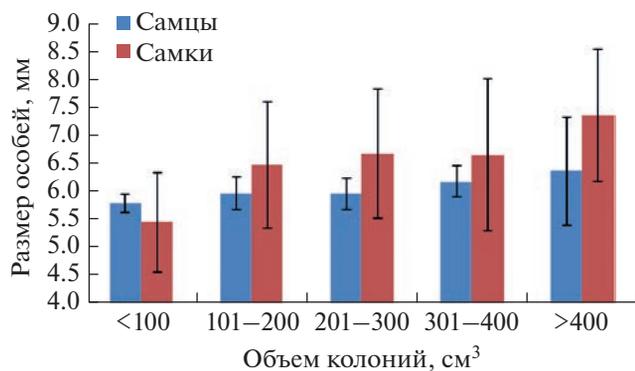


Рис. 7. Соотношение между размерами особей *Trapezia septata* и объемом населенных ими колоний. Приводятся средние значения и стандартное отклонение.

Chang et al., 1987). В наших пробах картина иная — только 49% особей входят в состав разнополых пар и около 40% — это одиночные особи. Учитывая, что трапеции зависят от пищевых ресурсов, предоставляемых хозяином (Knudsen, 1967; Galil, 1987), можно предположить, что на данном этапе формирования колонии ее ресурсов не достаточно для нескольких особей. Недостаток ресурсов, в свою очередь, индуцирует внутривидовую конкуренцию не только между особями одного пола, но и между самцами и самками, препятствуя формированию пар. Это предположение подтверждается выравниванием соотношения полов и ростом численности пар особей с увеличением ресурсной базы — размеров колоний (рис. 3). Таким образом, по крайней мере, на этом этапе, сформировавшиеся пары стабильны, что косвенно подтверждается положительной корреляцией между размерами самцов и самок в парах (рис. 5).

Переко́с в соотношении полов — явление, широко распространенное у крабов (см. например, Johnson, 2003). Соотношение полов может меняться по мере роста колонии хозяина и может быть разным в разных размерно-возрастных классах. У большинства видов трапеций преобладающая часть особей в популяциях представлена разнополыми парами (Patton, 1974; Castro, 1978; Huber, Coles, 1986) и ожидаемое соотношение полов должно быть 1 : 1, но это не часто подтверждается прямыми наблюдениями (Gotelli et al., 1985; Chang et al., 1987). В наших пробах существенно преобладают самцы. Возникает вопрос, с чем может быть связан такой переко́с в соотношении самцов и самок?

Ответ на этот вопрос может дать рассмотренная выше гипотеза о межполовой конкуренции трапеций. Известно, что самцы более конкурентоспособны, чем самки: согласно ранее полученным данным (Stella et al., 2014), при блицинге кораллов самцы трапеций вытесняют с колоний не

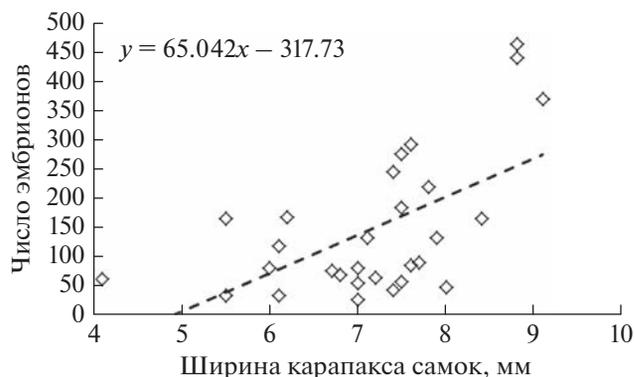


Рис. 8. Соотношение между размерами самок *Trapezia septata* и их плодовитостью с линией аппроксимации и уравнением линии аппроксимации.

только симбионтов других видов, но и конспецифичных самок. Ресурсная база колоний на ранних стадиях их формирования невелика, поэтому колонии в первую очередь занимают более конкурентоспособные самцы, вытесняющие самок, и только по мере роста колоний формируются гертосексуальные пары. Т.е. переко́с в соотношении полов в сторону самцов следует рассматривать как результат межполовой конкуренции.

Альтернативная гипотеза предполагает первичный переко́с в соотношении полов в пользу самцов. Известно, что самцы некоторых симбиотических ракообразных более подвижны и покидают хозяев чаще, чем самки (Пастернак и др., 2004). К активному перемещению между колониями способны и трапеции (Castro, 1978). Поэтому можно предположить, что первичная колонизация колоний осуществляется в первую очередь самцами, которые впоследствии мигрируют от колонии к колонии в поисках самок. Можно также предположить, что при такой стратегии соотношение полов со временем должно выравниваться, так как миграции сопряжены с высоким риском гибели от хищников (Castro, 1978), и смертность самцов должна быть выше, чем самок. Обе гипотезы нуждаются в дальнейшей экспериментальной проверке.

Половой размерный диморфизм, при котором самки крупнее самцов, обычен для трапеций (Chang et al., 1987). Такой диморфизм был отмечен и нами, поэтому при анализе популяционной структуры самцов и самок мы рассматриваем отдельно. Средние размеры особей *T. septata* в нашей выборке (6.7 и 6.0 мм) были существенно ниже, чем указано у других авторов (9.8 и 9.5 мм для самок и самцов соответственно, Chang et al., 1987). С одной стороны, небольшие размеры крабов указывают на формирование их популяции преимущественно оседающими личинками, а не мигрирующими особями, а также на незрелость популяции на маленьких колониях. С другой сто-

роны, наличие в парах самок с эмбрионами показывает, что, несмотря на “незрелость” популяционной структуры, уже на данном этапе некоторые крабы-симбионты достигли половой зрелости и приступили к размножению. Согласно этим данным и с учетом экспозиции колоний половая зрелость у *T. septata* наступает, вероятно, в возрасте не более 3 месяцев, что значительно меньше, чем указано для другого, единственного исследованного в этом отношении вида — *T. corallina* (6–8 месяцев, Gotelli et al., 1985). Ранее наступление половой зрелости можно рассматривать как адаптацию к быстрому освоению свободных биотопов, что в свою очередь позволяет *T. septata* доминировать в данном симбиотическом сообществе.

Выявленная нами корреляция между размерами самок и их плодовитостью характерна и для многих других ракообразных, в т.ч. и симбиотических (см. например, Baeza et al., 2001). В то же время, определенная нами плодовитость самок *T. septata* существенно ниже, чем отмечено для других видов рода (Gotelli et al., 1985). На наш взгляд, низкая плодовитость не отражает особенность вида, а связана с небольшими размерами самок, которые, в свою очередь, обусловлены ранним, переходным этапом формирования популяции.

В наших пробах *T. septata* являлся самым массовым представителем рода *Trapezia* в заливе Нячанг (Бритаев, Михеев, 2013). Однако известно, что в других районах тропической Индо-Пацифики на кораллах рода *Pocillopora* могут доминировать и другие виды рода. Так, *T. bidentata* Forskål 1775 доминирует у берегов Панамы (*P. damnicornis* (Herbst 1801) — Abele, Patton, 1976), в Красном море (*P. verrucosa* — Britayev et al., 2017), на атолле Донгша (*P. verrucosa* — Tkachenko et al., 2022); *T. cymodoce* (Dana 1846) — на Большом Барьерном рифе (*P. damnicornis* — Stella et al., 2014), у берегов Тайваня (*P. damnicornis* и *P. verrucosa* — Chang et al., 1987); *T. intermedia* Miers 1886 — у Гавайских о-вов (Оаху) (*Pocillopora* spp. — Huber, Coles, 1986); *T. serenei* Odinetz 1983 — у о-ва Муреа (*P. cf. verrucosa* — Stier et al., 2012); *T. lutea* Castro 1997 — на внутреннем рифе о-ва Муреа (*Pocillopora* spp. — Pisapia et al., 2020). Однако вопрос о причинах преобладания одного или другого вида трапедий остается открытым.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Нами установлено, что даже небольшой экспозиции коралловых фрагментов (3 месяца) достаточно для того, чтобы на них сформировалась многочисленная и репродуктивно активная популяция симбиотических крабов *T. septata*. Уже на этой стадии формирования 57% колоний заселены, причем многие крабы образовали пары и приступили к размножению (42.6% самок под аб-

доменом имели кладки с эмбрионами). Раннее созревание особей можно рассматривать как адаптивную стратегию, позволяющую *T. septata* осуществлять быстрый захват свободных биотопов, обеспечивающий в дальнейшем доминирование в симбиотическом сообществе над другими видами. При этом, для исследованной популяции *T. septata* характерен ряд черт, не свойственных сформировавшимся популяциям крабов: 1. Меньше половины особей (49%) входит в состав разнополых пар и около 40% — это одиночные особи, относительная численность особей в парах растет пропорционально объему колоний. 2. В популяции нет особей, достигших дефинитивных размеров, — модальная ширина карапакса самцов 6–6.9 мм, самок — 7.0–7.9 мм, что существенно ниже, чем в зрелых популяциях. 3. Соотношение полов смещено в сторону самцов ($m : f = 1.4$), при этом с увеличением размеров колоний относительная численность самок растет и соотношение полов приближается к единице. 4. Плодовитость самок невелика (147 ± 118) и увеличивается с их размерами. Все это свидетельствует о том, что формирование зрелой популяционной структуры не завершено и позволяет охарактеризовать текущее состояние популяции как переходное. Высокая численность одиночных особей и смещение соотношения полов в сторону самцов, связаны, вероятно, с конкуренцией за ограниченный ресурс между самцами и самками, при которой колонии, в первую очередь, занимают более конкурентоспособные самцы. Гипотезу межполовой конкуренции подтверждают данные, согласно которым, с увеличением ресурсной базы — размеров колоний — происходят выравнивание соотношения полов и рост численности пар. Альтернативная гипотеза предполагает первичное смещение в соотношении полов в пользу самцов, активную первичную колонизацию колоний самцами с последующей их миграцией от колонии к колонии в поисках самок, сопровождающуюся высокой смертностью. Однако для проверки этих гипотез необходимы дальнейшие экспериментальные исследования.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в Приморском отделении Российско-Вьетнамского Тропического центра при логистической поддержке его со-директоров Н.Л. Филичева, Н.Н. Хынга и Х.Т. Нгуен. При выращивании кораллов и сборе проб неоценимую помощь нам оказали Ф.В. Лищенко и С.А. Горин, в определении крабов и разборе материала — Р.А. Петроченко. Всем этим коллегам мы выражаем глубокую признательность.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ, грант № 22-24-00836.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бритаев Т.А., Михеев В.Н., 2013. Агрегированное размещение склерактиниевых кораллов влияет на структуру ассоциированных с ними симбиотических сообществ // Доклады Академии наук. Т. 448. № 5. С. 614–617.
- Пастернак А.Ф., Михеев В.Н., Валтонен Э.Т., 2004. Адаптивное значение размерно-полового диморфизма у *Argulus coregoni* (Crustacea: Branchiura), эктопаразита рыб // Доклады. Академии наук, Т. 398. № 3. С. 1–4.
- Abele L.G., Patton W.K., 1976. The size of coral heads and community biology of associated decapod crustaceans // Journal of Biogeography. V. 3. P. 35–47.
- Austin A.D., Austin S.A., Sale P.E., 1980. Community structure of the fauna associated with the coral *Pocillopora damicornis* (L.) on the Great Barrier Reef // Mar. Freshwater Res. V. 31. P. 163–174.
- Baeza J.A., Stotz W., Thiel M., 2001. Life history of *Allopetrolisthes spinifrons* (H.M. Edwards, 1837), a crab associate of the sea anemone *Phymactis clematis* // J. Mar. Biol. Ass. U.K. V. 81. P. 69–76.
- Britayev T.A., Petrochenko R.A., Burmistrova Yu.A., Nguyen H.T., Lishchenko F.V., 2023. Density and bleaching of corals and their relationship to the coral symbiotic community // Diversity. V. 15. 456. <https://doi.org/10.3390/d15030456>
- Britayev T.A., Spiridonov V.A., Deart Y.V., El-Sherbiny M., 2017. Biodiversity of the community associated with *Pocillopora verrucosa* (Scleractinia: Pocilloporidae) in the Red Sea // Marine Biodiversity, Moscow. V. 47. P. 1093–1109.
- Castro P., 1978. Movements between coral colonies in *T. ferruginea* (Crustacea: Brachyura), an obligate symbiont of scleractinian corals // Marine Biology. V. 46. P. 237–245.
- Castro P., 2015. Symbiotic Brachyura // Treatise on Zoology – Anatomy, Taxonomy, Biology. The Crustacea, V. 9, Part C. Leiden, The Netherlands: Brill. P. 543–581. https://doi.org/10.1163/9789004190832_012
- Chang K., Chen Y., Chen C., 1987. Xanthid crabs in the corals, *Pocillopora damicornis* and *P. verrucosa* of Southern Taiwan. Bulletin of Marine Science. V. 41. № 2. P. 214–220.
- Devantier L., Reichelt R., Bradbury R., 1986. Does *Spirobranchus giganteus* protect host Porites from predation by *Acanthaster planci*: Predator pressure as a mechanism of coevolution? // Marine Ecology Progress Series. V. 32. P. 307–310.
- Enochs I.C., 2012. Motile cryptofauna associated with live and dead coral substrates: implications for coral mortality and framework erosion // Marine Biology. V. 159. P. 709–722.
- Galil B., 1987. The adaptive functional structure of mucus-gathering setae in trapezid crabs symbiotic with corals // Symbiosis. V. 4. P. 75–86.
- Garth J.S., 1973. The brachyuran crabs of Easter Island // Proc. California Acad. Sci. V. 4. № 39. P. 311–336.
- Glynn P., 1980. Defense by symbiotic Crustacea of host corals elicited by chemical cues from predator // Oecologia. V. 47. P. 287–290.
- Gotelli N.J., Gilchrist S.L., Abele L.G., 1985. Population biology of *Trapezia* spp. and other coral-associated decapods // Marine Ecology Progress Series. V. 21. P. 89–98.
- Hiatt R.W., Strasburg D.W., 1960. Ecological relationships of the fish fauna on coral reefs of the Marshall Islands // Ecol. Monogr. V. 30. P. 65127.
- Huber M.E., 1987. Aggressive behaviour of *Trapezia intermedia* Miers and *T. digitalis* Latreille (Brachiura: Xanthidae) // Journal of Crustacean Biology. V. 7. P. 238–248.
- Huber M.E., Coles S.L., 1986. Resource utilization and competition among the five Hawaiian species of *Trapezia* (Crustacea, Brachyura) // Marine Ecology Progress Series. V. 30. P. 21–31.
- Johnson P.T. J., 2003. Biased Sex Ratios in Fiddler Crabs (Brachyura, Ocypodidae): A Review and Evaluation of the Influence of Sampling Method, Size Class, and Sex-Specific Mortality // Crustaceana. V. 76. P. 559–580.
- Knudsen J.W., 1967. *Trapezia* and *Tetralia* (Decapoda, Brachyura, Xanthidae) as obligate ectoparasites of the pocilloporid and acroporid corals // Pacific Science. V. 21. P. 50–57.
- Liberman T., Genin A., Loya Y., 1995. Effects on growth and reproduction of the coral *Stylophora pistillata* by the mutualistic damselfish *Dascyllus marginatus* // Marine Biology. № 121 (4). P. 741–746.
- Martin D.S., Britayev T.A., 1998. Symbiotic polychaetes: review of known species // Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. V. 36. P. 217–340.
- McKeon C.S., Moore J.M., 2014. Species and size diversity in protective services offered by coral guard-crabs // Peer J. V. 2. e574. <https://doi.org/10.7717/peerj.574>
- Mekhova E.S., Dgebuadze P.Y., Mikheev V.N., Britayev T.A., 2015. Colonization of depopulated crinoids by symbionts: who comes from the bottom and who from the water column? // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. V. 95. P. 1607–1612.
- Mokady O., Loya Y., Laza B., 1998. Ammonium contribution from boring bivalves to their coral host – a mutualistic symbiosis? // Marine Ecology Progress Series. V. 169. P. 295–301.
- Montano S., 2020. The extraordinary importance of coral associated fauna // Diversity. V. 12. 357. <https://doi.org/10.3390/d12090357>
- Patton W.K., 1974. Community structure among the animals inhabiting the coral *Pocillopora damicornis* at Heron Island Australia // Symbiosis in the sea. Vernberg W.K., Vernberg W.B. (eds). USA: Univ. South Carolina Press. P. 219–243.
- Pisapia C., Stella J., Silbiger N.J., Carpenter R., 2020. Epifaunal invertebrate assemblages associated with branching Pocilloporids in Moorea, French Polynesia // PeerJ. V. 8. e9364. <https://doi.org/10.7717/peerj.9364>
- Pratchett M.S., 2001. Influence of coral symbionts on feeding preferences of crown-of-thorns starfish *Acanthaster planci* in the western Pacific // Marine Ecology Progress Series. V. 214. P. 111–119.
- Preston E.M., 1973. A computer simulation of competition among five sympatric congeneric species of xanthid crabs // Ecology. V. 54. P. 469–483.

- Rouzé H., Lecellier G., Mills S.C., Planes S., Berteaux-Lecellier V., Stewart H., 2014. Juvenile *T. spp.* crabs can increase juvenile host coral survival by protection from predation // Marine Ecology Progress. V. 515. P. 151–159.
- Shmuel Y., Ziv Y., Rinkevich B., 2022. Coral-inhabiting *T. crabs* forage on demersal plankton // Front. Mar. Sci. V. 9: 964725.
<https://doi.org/10.3389/fmars.2022.964725>
- Stachowicz J.J., Hay M.E., 1999. Reducing predation through chemically mediated camouflage: indirect effects of plant defenses on herbivores // Ecology. V. 80. P. 495–509.
- Stella J., Munday P., Walker S., Pratchett M., Jones G., 2014. From cooperation to combat: Adverse effect of thermal stress in a symbiotic coral-crustacean community // Oecologia. V. 174. P. 1187–1195.
- Stella J.S., Pratchett M.S., Hutchings P.A., Jones G.P., 2011. Coral associated invertebrates: diversity, ecological importance and vulnerability of disturbance // Oceanography and Marine Biology. V. 49. P. 43–104.
- Stewart H.L., Holbrook S.J., Schmitt R.J., Brooks A., 2006. Symbiotic crabs maintain coral health by clearing sediments // Coral Reefs. V. 25. P. 609–615.
- Stier A.C., Gil M.A., McKeon C.S., Lemer S., Leray M., Mills S., Ossenberg C., 2012. Housekeeping Mutualisms: Do More Symbionts Facilitate Host Performance? // PLoS ONE. V. 7. e32079.
- Thiel M., Zander A., Baeza J.A., 2003. Movements of the symbiotic crab *Liopetrolisthes mitra* between its host sea urchin *Tetrapygus niger* // Bulletin of Marine Science. V. 72. P. 89–101.
- Tkachenko K.S., Soong K., Deart Y.V., Britayev T.A., 2022. Coral symbiotic communities from different environments of an isolated atoll: reef lagoon versus forereef // Invertebrate Zoology. V. 19. P. 78–90.
- Türkay M., Cuvelier D., Vanden Berghe E., Davie P., Ahyong S., 2023. Trapeziidae Miers, 1886. WoRMS. Accessed at: <https://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=106768> on 2023-03-05

THE POPULATION STRUCTURE OF THE SYMBIOTIC CRAB, *TRAPEZIA SEPTATA* (DECAPODA, TRAPEZIIDAE) AT THE EARLY STAGES OF CORAL COLONY DEVELOPMENT

V. A. Merkin^{1, *}, T. A. Britayev^{2, **}

¹Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119991 Russia

²Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 124057 Russia

*e-mail: vmx7@mail.ru

**e-mail: britayev@yandex.ru

Symbiotic invertebrates play crucial roles in coral reef ecosystems due to their extremely high abundance and biomass, and by maintaining coral fitness and protecting them from predation. Among these invertebrates, symbiotic crabs of the family Trapeziidae are especially important for branching corals of the family Pocilloporidae. In this research, we studied the spatial arrangement and parameters of the populations of the symbiotic crab, *Trapezia septata* at the early stage of *Pocillopora verrucosa* colony formation. The study was conducted based on symbionts sampled from small coral colonies exposed for three months at a coral nursery in the Nha Trang Bay, Vietnam. As much as 59.5% of the study colonies are shown to be inhabited by the *T. septata* crab. The percentage of inhabited colonies grows proportionately to their volume. The male to female ratio is 1.4, being skewed to males. The number of males and females is increased with the volume of inhabited colonies, as is the average size of individuals. Individual colonies are commonly inhabited by a single crab or heterosexual pairs. Sexual dimorphism was found, females being larger than males. A positive relationship between the sizes of males and females in pairs was revealed, as in 73% pairs females were larger than males. The size of the clutch correlated positively to the size of the female. We hypothesize that the predominance of males in the population, as well as the individuals located among the hosts one by one, is the result of intersexual competition

Keywords: corals, symbionts, Trapeziidae, competition, sex ratio, fertility

УДК 595.715.1

НОВЫЕ ВИДЫ ЩЕТИНОХВОСТОК СЕМЕЙСТВА MACHILIDAE (MICROCORYPHIA) ИЗ ТАДЖИКИСТАНА

© 2023 г. В. Г. Каплин*

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

*e-mail: ctenolepisma@mail.ru

Поступила в редакцию 14.12.2022 г.

После доработки 24.01.2023 г.

Принята к публикации 27.01.2023 г.

Из западных районов горного Таджикистана описаны два новых вида щетинохвосток семейства Machilidae, а именно *Allopsontus sogdianus* sp. n. и *Silvestrichilis perfectus* sp. n. *Allopsontus sogdianus* sp. n. относится к подроду *Anisopsontus* и наиболее близок к *A. pulchellus* (Kaplín 1982) из Юго-Восточного Казахстана, поскольку у самцов обоих видов вентральная поверхность 2–7-го члеников нижнечелюстных щупиков покрыта мелкими темными щетинками. *Allopsontus sogdianus* sp. n. отличается от *A. pulchellus* по целому ряду морфологических признаков, включая столь значимые, как число члеников яйцеклада самок и число парамер у самцов. *Silvestrichilis perfectus* sp. n. легко отличим от других видов рода по наличию сенсорных полей не только на передних, но и на средних бедрах самцов.

Ключевые слова: *Allopsontus* (*Anisopsontus*), *Silvestrichilis*, таксономия, морфология, суточная активность

DOI: 10.31857/S0044513423060077, EDN: YXTOKS

При обработке материалов, собранных В.К. Зинченко в июне 2022 г. в Таджикистане, выявлены два новых вида щетинохвосток родов *Allopsontus* Silvestri 1911 и *Silvestrichilis* Wigodinsky 1950 (Machilidae). Их описания приведены ниже. Голотипы новых видов хранятся в коллекции Всероссийского НИИ защиты растений (ВИЗР), С.-Петербург, паратипы – в коллекции Сибирского зоологического музея Института экологии и систематики животных СО РАН, Новосибирск.

Подсемейство Machilinae Grassi 1888

Род *Allopsontus* Silvestri 1911

Allopsontus sogdianus Kaplin sp. n.

(рис. 1, 1–8; 2, 1–5; 3, 1–3)

Материал. Голотип, самец (в препаратах), Таджикистан, Согдийская обл., Айнинский р-н, оз. Искандеркуль, Фанские горы, сев. склон Гиссарского хр., окрестности кишлака Сарытаг, 39°03' с.ш., 68°20' в.д., 2372 м над ур. м., среди камней у дороги через луг, 16.06.2022. Паратипы, 5 ♂♂, 3 ♀♀ (1 ♀ в препаратах), те же место сбора и дата (В.К. Зинченко).

Описание. Длина тела самцов 7.5–8.0 мм, самок 9.2–10.4 мм, ширина тела самцов и самок, соответственно, 2.3–2.5 и 3.0–3.1 мм. Длина церок у самцов 2.3–2.6 мм, у самок 2.9–3.0 мм. Дли-

на сохранившейся части усиков у обоих полов до 6.5–7.2 мм, при этом у самцов и самок усики составляют, соответственно, до 0.9 и 0.6–0.7 длины тела. Отношение длины церок к длине тела самца 0.29–0.33, самки 0.28–0.31. Длина яйцеклада 2.1–2.4 мм, он выступает за вершины кокситов IX сегмента брюшка на 0.8–1.0 мм и немного не доходит до вершин грифельков данного сегмента. Общая окраска тела без учета чешуйчатого покрова беловатая. Затылок, первый–четвертый членики нижнечелюстных щупиков, верхняя челюсть, кардо, галеа и лациния нижних челюстей, тергиты груди, конец брюшка со слабым коричневым пигментом. Лоб самца и самки средне, а жгутики усиков самца сильно пигментированы. Тело практически полностью покрыто чешуйками. Лоб, виски, бока наличника, основной членик и ножка усиков, ноги, тергиты груди и брюшка самца и самки преимущественно с темно-бурыми, а их стерниты и кокситы со светло-бурыми чешуйками. Чешуйчатый покров на тергитах груди и брюшка самца образует рисунок из пяти продольных полос. Центральная продольная полоса, образованная серыми и светло-бурыми чешуйками, на средней и задней груди шириной до 0.3 мм, на третьем–пятом тергитах брюшка более широкая (около 0.5 мм), а на седьмом тергите брюшка сужается до 0.4 мм. По бокам центральной полосы проходят две полосы шириной 0.5–0.6 мм с почти чер-

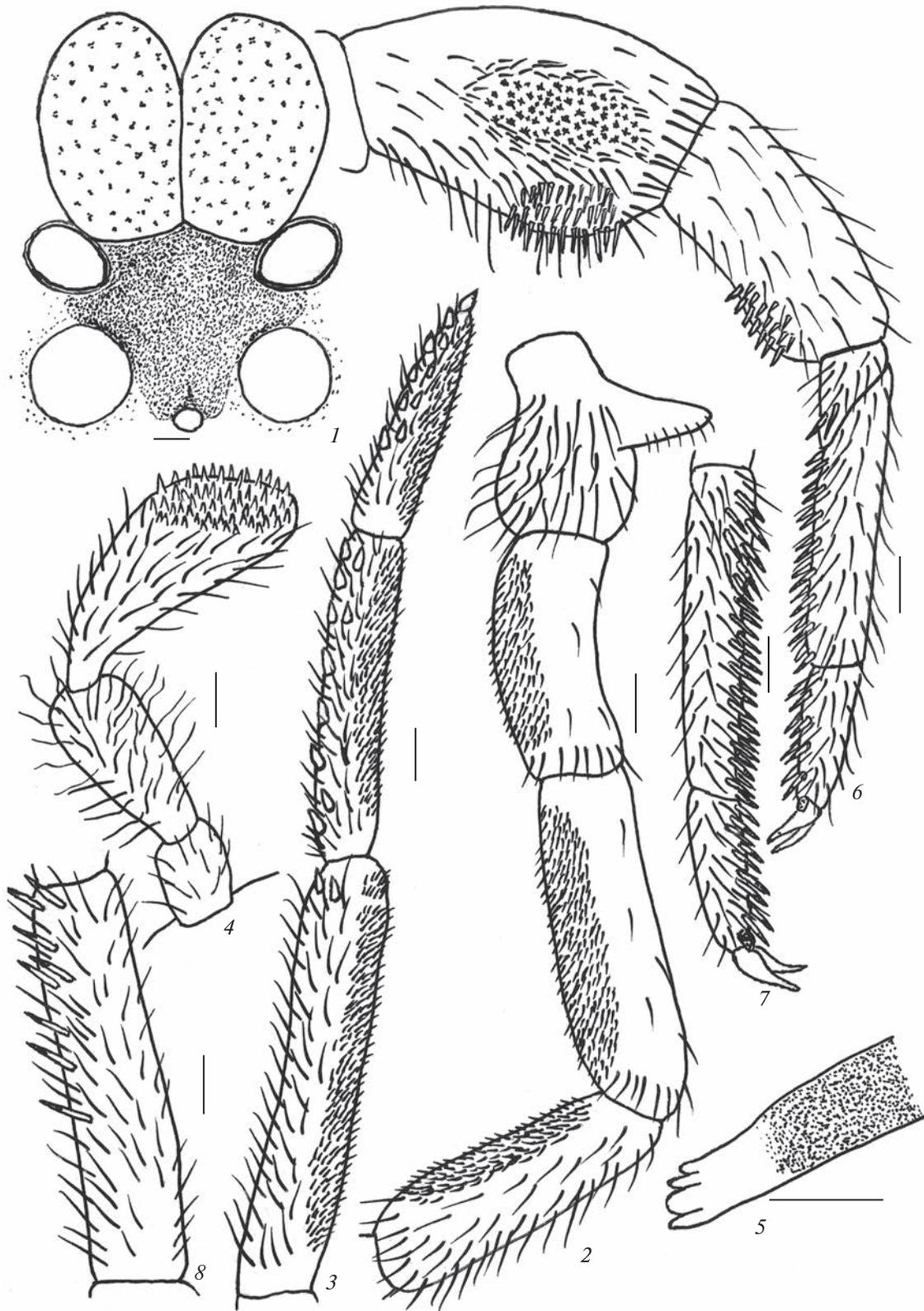


Рис. 1. *Allopsontus sogdianus* sp. n., самец (голотип): 1 – глаза, глазки и основания усиков; 2 – 1–4-й членики нижнечелюстного щупика; 3 – 5–7-й членики нижнечелюстного щупика; 4 – нижнегубной щупик; 5 – дистальная часть верхней челюсти; 6 – лапка, голень и бедро передней ноги; 7 – задняя лапка; 8 – задняя голень. Масштаб 0.1 мм.

Таблица 1. Отношения длины к ширине члеников ног у *Allopsontus sogdianus* sp. n.

Сегмент	Самец, пара ног			Самка, пара ног		
	передняя	средняя	задняя	передняя	средняя	задняя
Лапка	6.39	5.71	7.63	9.05	5.21	6.59
Голень	2.08	2.88	4.00	2.23	2.15	4.04
Бедро	1.77	2.64	2.73	2.00	2.10	2.39

ными и темно-бурыми чешуйками, а две следующие боковые полосы шириной около 0.6 мм образованы более светлыми бурыми чешуйками. Чешуйки на ногах самца и самки по бокам и сверху темно-бурые и бурые. Вершины церок с двумя апикальными шипами — одним сравнительно длинным и другим коротким, легко обламываемым. Членики каудального филамента самца и самки с восьмью рядами чешуек, а членики церок с четырьмя рядами. Церки 10–12-члениковые. Внутренняя боковая сторона члеников церок, за исключением их апикального членика, с двумя—тремя утолщенными опорными щетинками в направлении каудального филамента. Членики каудального филамента с 2 + 2 опорными щетинками по бокам в направлении церок. Цепочки вершинной части жгутиков самцов и самок 5-члениковые. Длина основного членика усика самца в 1.7–1.8, самки в 2.1–2.2 раза больше его ширины. Базальная часть основного членика усика самцов и самок в его основании с множеством темных, коротких и заостренных щетинок.

Глаза в спирте серые, светло-серые с мелким коричневым крапом, свидетельствующим об активности особей в светлое время суток. Общая ширина глаз самца 0.87–0.80 мм, самки 0.94–0.98 мм, длина, соответственно, 0.71–0.73 и 0.67–0.71 мм. Отношение длины одного глаза к ширине у самца 1.58–1.65, у самки 1.39–1.48. Линия контакта глаз составляет у самца 0.53–0.54, у самки 0.55–0.58 их длины. Парные глазки у обоих полов овальные, беловатые, с белым ободком, расположены сублатерально по отношению к глазам. Отношение ширины глазка к его длине у самца 1.38–1.39, у самки 1.34–1.36. Расстояние между внутренними краями глазков у самца составляет 0.51–0.52, у самки 0.52–0.54 общей ширины глаз, а между их наружными краями, соответственно, 1.00–1.01 и 0.96–0.98 общей ширины глаз (рис. 1, 1).

Нижнечелюстные щупики 7-члениковые. Отношение длины седьмого членика к длине шестого у самца 0.71–0.75, у самки 0.58–0.61. Четвертый членик короче пятого у самца в 1.40–1.43, у самки в 1.50–1.52 раза. Вентральная поверхность второго—седьмого члеников щупиков самца с множеством очень коротких, темных и прижатых специализированных щетинок; первый членик с темными, сравнительно длинными и тонкими волосовид-

ными щетинками. На щупиках самок таких щетинок нет. Дорсальная поверхность седьмого членика щупиков самца с 9–11, шестого — с 10, пятого — с 1–2 бесцветными зубовидными щетинками с затемненными вершинами (рис. 1, 2, 3), у самок число подобных щетинок составляет соответственно 10, 13 и 3. Длина последнего членика нижнегубных щупиков у самцов в 2.2–2.4, у самок в 3.1–3.9 раза больше их ширины. Вершины третьего членика нижнегубных щупиков у самцов с 55–58 (рис. 1, 4), у самок с 15–17 апикальными сенсорными конусами. Режущий край мандибул у обоих полов четырехлопастной (рис. 1, 5).

Голени и бедра передних и средних ног самца и самки расширенные (табл. 1). Передние голени самца слабо изогнутые; голени, бедра и тазики с негустым покровом из укороченных, сравнительно тонких волосовидных щетинок, более разреженных на тазаках. Передние бедра самца с хорошо развитыми сенсорными полями, включающими 60–65 разноразмерных сенсилл. Длина сенсорного поля в 2.75 раза больше его ширины, составляет 0.48–0.50 длины бедра, а ширина этого поля составляет у самца 0.28–0.32 его ширины. Сенсорное поле не доходит до вершины бедра на 0.12–0.14, а до его основания — на 0.37–0.38 длины бедра; до дорсальной стороны бедра на 0.28–0.30, до вентральной его стороны — на 0.40–0.42 ширины бедра. Передние бедра самца с вентральным выступом, несущим примерно 34–35 игловидных средне пигментированных щетинок (рис. 1, 6).

Общее число игловидных пигментированных щетинок на члениках ног самцов и самок (рис. 1, 6–8) приведено в табл. 2. Грифельки имеются на тазаках средних и задних ног. Их длина на тазаках средних ног самца 0.6 мм, самки 0.65 мм, на задних ногах, соответственно, 0.5 и 0.6 мм. Отношение длины грифельков к ширине средних и задних тазиков у самца около 1.3–1.4, у самки 1.2–1.3. Опорные шипы на вершинах грифельков ног отсутствуют у обоих полов.

Кокситы I–VII сегментов брюшка самца с 1 + 1 втяжными пузырьками (рис. 2, 2); у самки кокситы I, VI и VII сегментов брюшка также с 1 + 1 (рис. 2, 3), а II–V сегментов с 2 + 2 втяжными пузырьками (рис. 2, 1). Стерниты II–VII сегментов брюшка развитые, тупоугольные. Их вершинный

Таблица 2. Количество игловидных щетинок на ногах *Allopsontus sogdianus* sp. n.

Сегменты		Самец, пара ног			Самка, пара ног		
		передняя	средняя	задняя	передняя	средняя	задняя
Членики лапки	1 ^й	2	5–6	6–7	2	3–4	6
	2 ^й	16–18	14–16	20	10	8–10	14–16
	3 ^й	8	8	8–10	8	7–8	8–10
Голень		14–16	7–8	8	7	6–7	12–14
Бедро		Около 34–35	2–3	0–1	7	6–7	8

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

Сегмент брюшка	Стернит/коксит		Грифелек/коксит		Апикальная игла/грифелек	
	Самец	Самка	Самец	Самка	Самец	Самка
II	0.70	0.65	0.78	0.88	0.14	0.16
III	0.80	0.74	0.84	0.88	0.15	0.16
IV	0.76	0.73	0.90	0.87	0.15	0.17
V	0.76	0.72	0.83	0.83	0.16	0.16
VI	0.64	0.66	0.86	0.81	0.16	0.16
VII	0.58	0.38	0.90	0.80	0.15	0.16
VIII	0.32	–	1.15	1.11	0.15	0.16
IX	–	–	1.56	0.90	0.09	0.11

угол у самца на II–VI сегментах брюшка составляет 92–116, VII – около 120, VIII – 150 градусов; у самки – на II–VI сегментах – 106–124, VII – около 140 градусов. Брюшных грифельков восемь пар на II–IX сегментах брюшка. Отношения длин стернитов и кокситов сегментов брюшка самца и самки, длины грифельков (без апикальных игл) к длине кокситов на II–IX сегментах брюшка самца и самки, а также длины апикальных игл к длине

грифельков приведены в табл. 3. На большинстве тергитов и кокситов брюшка у обоих полов имеются сравнительно длинные сублатеральные макрохеты (см. рис. 2, 1–3). Их число и распределение на тергитах и кокситах брюшка показано в табл. 4.

Кокситы самца и самки также со щетинками преимущественно средних размеров. На кокситах первого и второго сегментов брюшка они распределены сравнительно равномерно, и их количе-

Таблица 4. Количество сублатеральных макрохет на брюшных тергитах и кокситах у *Allopsontus sogdianus* sp. n.

Сегмент брюшка	Тергиты брюшка		Кокситы брюшка	
	Самец	Самка	Самец	Самка
I	0	0	1 + 1	3 + 3
II	0	2 + 2	2 + 2	2 + 2
III	4–5 + 4–5	5 + 5	3 + 3	3 + 3
IV	11–13 + 11–13	5 + 5	3 + 3	3 + 3
V	7–8 + 7–8	5–6 + 5–6	3 + 3	3 + 3
VI	7–8 + 7–8	4–5 + 4–5	3 + 3	3 + 3
VII	6–7 + 6–7	5–6 + 5–6	4 + 4	4–5 + 4–5
VIII	7–8 + 7–8	5 + 5	2 + 2	1 + 1
IX	9–11 + 9–11	6 + 6	0	0
X	2 + 2	1 + 1	–	–

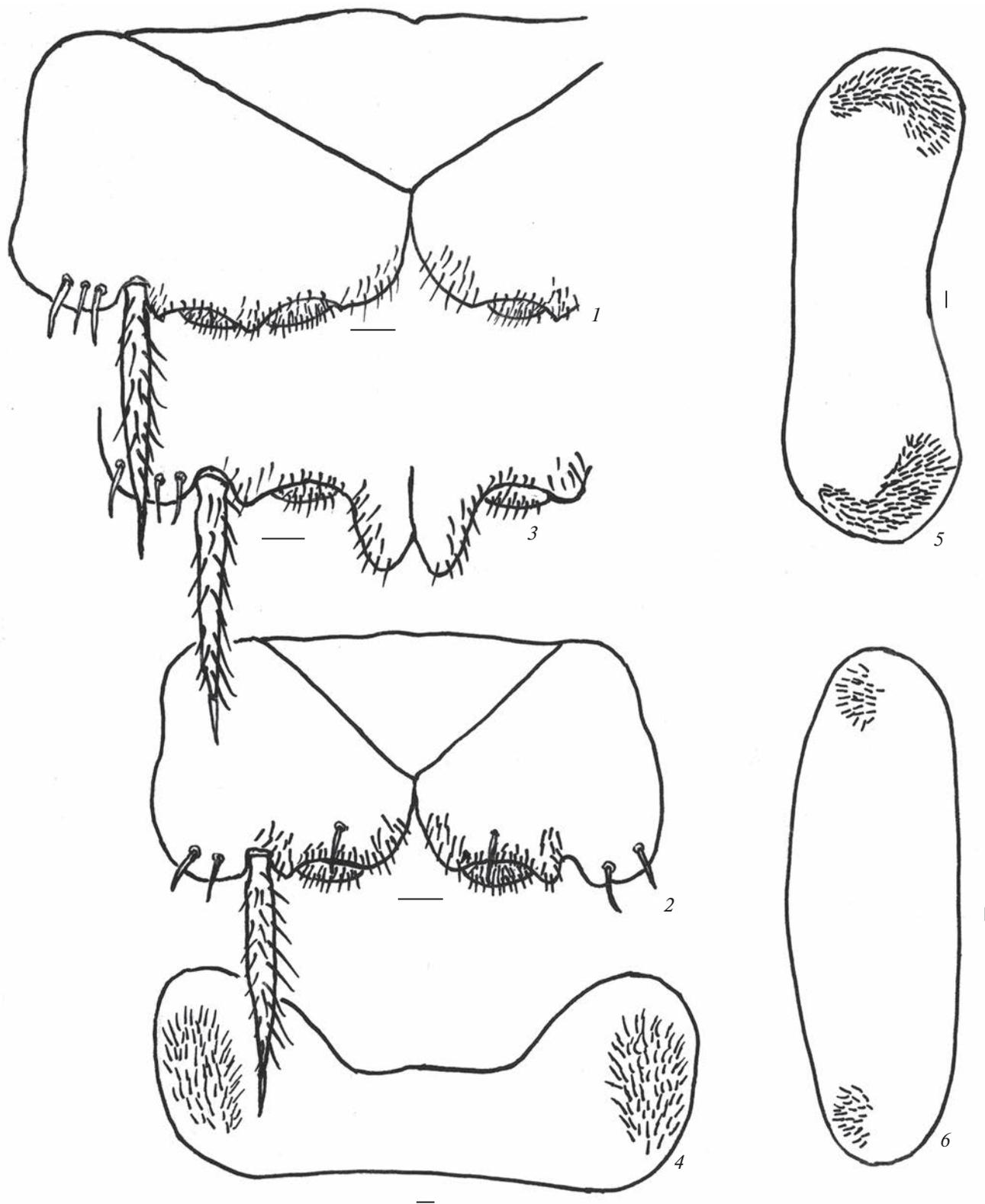


Рис. 2. *Allopsontus sogdianus* sp. n.: 1, 2 – стернит, кокситы с втяжными пузырьками и грифельком IV сегмента брюшка; 3 – передняя часть кокситов с втяжными пузырьками и грифельком VII сегмента брюшка; 4 – пронотум; 5 – мезонотум; 6 – метанотум (1, 3–6 – самка, паратип; 2 – самец, голотип). Масштаб 0.1 мм.

ство составляет у самки 22–24 + 22–24, у самца 12–14 + 12–14. На основной поверхности кокситов третьего–седьмого сегментов брюшка щетинки единичны или отсутствуют и обычны лишь вблизи дистального края кокситов между грифельками, втяжными пузырьками и над ними. У самца и самки снаружи от втяжных пузырьков 6–10, между латеральными и медиальными пузырьками (на втором–пятом сегментах брюшка самки) 6–12, с внутренней стороны медиальной пары пузырьков 6–13, над втяжными пузырьками 6–20 средних щетинок. Щетинки средних размеров на кокситах VIII сегмента брюшка самца и самки отсутствуют. Над их грифельками у самки четыре сравнительно крупные щетинки. Кокситы IX сегмента брюшка самки с 15–16 + 15–16, самца с 9–12 + 9–12 щетинками средних размеров в наружной половине дистальной части кокситов.

Передний и задний края грудных тергитов без макрохет и более мелких щетинок. Пронотум самки с 55–62 + 55–62 щетинками средних размеров, равномерно распределенных в его боковых частях (рис. 2, 4). Мезонотум с 95–125 + 95–125 щетинками преимущественно в передней боковой части вблизи головы (рис. 2, 5). Метанотум самки с 20–25 + 20–25 щетинками в его боковой задней части (рис. 2, 6). Пронотум самца с 30–35 + 30–35 сравнительно тонкими щетинками, равномерно распределенными в его боковых частях. Мезонотум с 25–30 + 25–30 длинными боковыми щетинками, наибольшее количество которых в задней его части. Метанотум с 32–34 + 32–34 длинными тонкими боковыми щетинками с двумя максимумами в его передней и задней части.

Яйцеклад самки утолщенный, с копательными пигментированными шипами. Длина яйцеклада 2.1–2.8 мм. Яйцеклад выступает на 0.8–1.0 мм за вершины кокситов IX сегмента брюшка, не доходит до вершин их грифельков на 0.1–0.2 мм. Число члеников передних гонапофизов яйцеклада 29–30, задних – 31–32. Первый–третий членики передних гонапофизов от вершины с 2 копательными шипами, четвертый–двадцать шестой – с шиповидными щетинками (рис. 3, 1), три–четыре базальных членика без щетинок. Первый членик задних гонапофизов с 3 копательными шипами, второй и третий с 2, четвертый–шестой с 1 копательным шипом (рис. 3, 2), четыре–пять базальных членика без щетинок.

Длина бесцветных конечных игл передних и задних гонапофизов яйцеклада самки одинакова и примерно равна длине, соответственно 2.5 и 1.5 их вершинных члеников, взятых вместе.

Генитальный аппарат самцов с параметрами на IX сегменте брюшка. Параметры 1 + 6-члениковые, немного не доходят до вершин кокситов IX,

слегка короче пениса или достигают его вершины (рис. 3, 3).

Д и ф ф е р е н ц и а л ь н ы й д и а г н о з. *A. sogdianus* sp. n. относится к подроду *Anisopsontus* Mendes 1990, самки которого имеют две пары втяжных пузырьков на II–V брюшных кокситах и укороченный, утолщенный яйцеклад с копательными шипами в дистальной части передних и задних гонапофизов, а самцы – только одну пару пузырьков на I–VII кокситах брюшка. В настоящий момент известно 8 видов, относимых к данному подроду, и среди них *A. sogdianus* sp. n., пожалуй, наиболее близок к *A. pulchellus* (Каплин, 1982) из Юго-Восточного Казахстана (Джунгарский Алатау). У самцов обоих видов вентральная поверхность 2–7-го члеников нижнечелюстных щупиков покрыта мелкими и темными специализированными щетинками, отсутствующими у других видов подрода. Основные диагностические признаки, позволяющие различить данные виды, приведены в табл. 5.

М е с т о о б и т а н и я. *Allopsontus sogdianus* sp. n. обычен в горно-степных условиях в окрестности оз. Искандеркуль среди каменистых осыпей, где активен в светлое время суток.

***Silvestrichilis perfectus* Kaplin sp. n.**
(рис. 4, 1–9; 5, 1–4)

М а т е р и а л. Голотип, самец (в препаратах), Таджикистан, Согдийская обл., Шахристанский р-н, южнее п. Истилкол, ущелье Оксой, охотбаза, 39°38' с.ш., 68°49' в.д., 2220 м над ур. м., на стене здания, на свет, 25–26.06.2022. Паратип, 1 ♂ (в этаноле), там же, 23–24.06.2022 (В.К. Зинченко).

О п и с а н и е. С а м е ц. Длина тела 9.6–9.8 мм, ширина 2.7–2.8 мм; длина церок 7.8 мм; длина сохранившейся части усиков 15–16 мм. Отношение длины церок к длине тела 0.40. Тело покрыто чешуйками. Общая окраска тела без учета чешуек беловатая, практически без пигмента на большей части тела, за исключением головы с участками красновато-коричневого пигмента на затылке, висках, вокруг глаз, глазков, оснований усиков и в передней части лба (рис. 4, 1). Чешуйки дорсальной стороны тела темно-, реже светло-бурые, образуют рисунок из восьми продольных полосок. Чешуйки на основном членике и ножке усиков, ногах, нижнечелюстных и губных щупиках, хвостовых придатках в основном бурые. На жгутиках усиков темно- и светло-бурые чешуйки образуют чередующиеся поперечные полоски. Чешуйки на вентральной стороне тела буроватые, однотонно окрашенные.

Вершины церок закругленные без опорных шипов. Церки 15–16-члениковые с четырьмя рядами чешуек на каждом из члеников (рис. 4, 2). В дистальной части большинства члеников, за

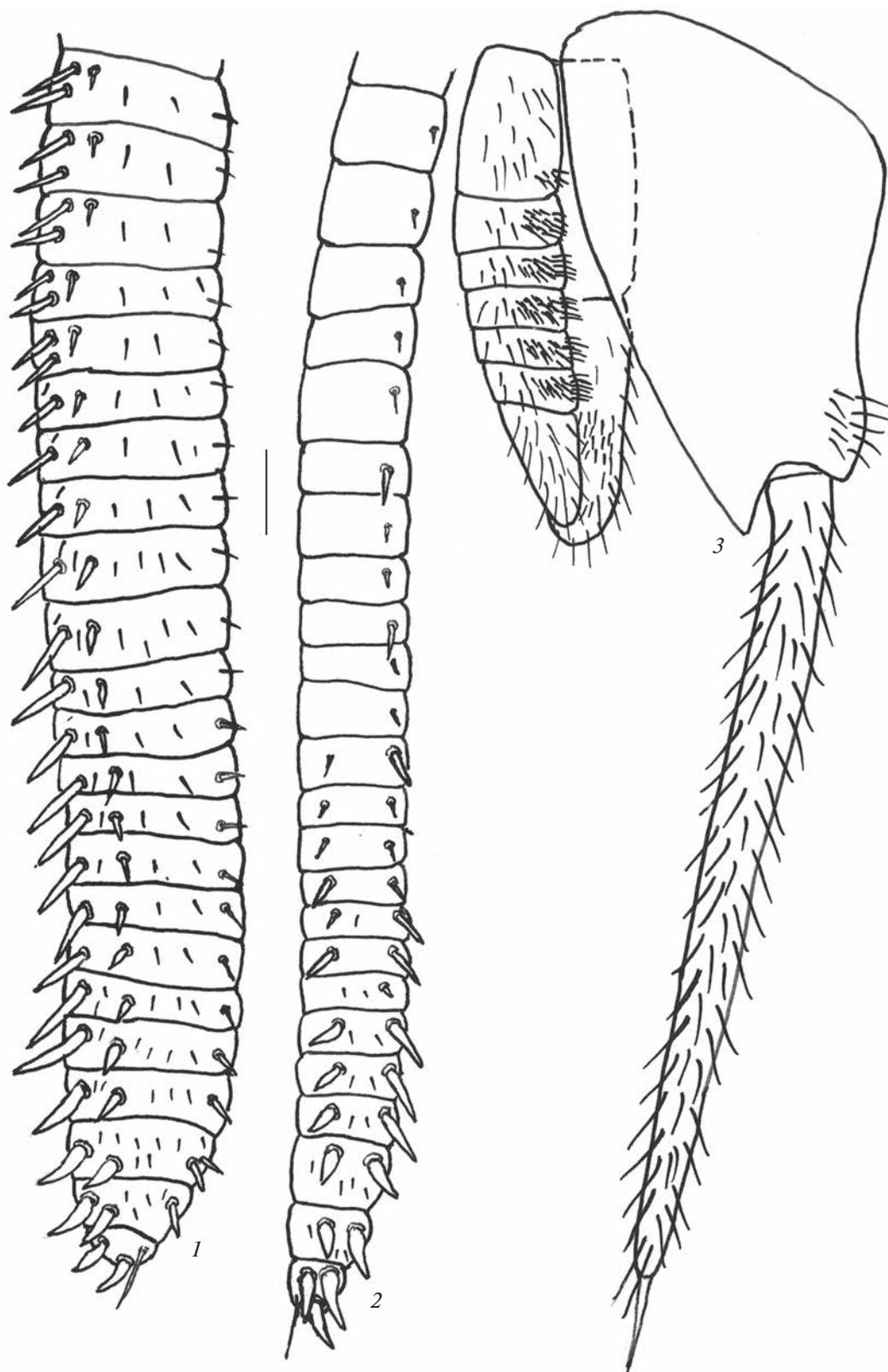


Рис. 3. *Allopsontus sogdianus* sp. n.: 1 – передний гонапофиз яйцеклада; 2 – то же, задний гонапофиз; 3 – парамер, пенис и коксит с грифельком IX сегмента брюшка (1, 2 – самка, паратип; 3 – самец, голотип). Масштаб 0.1 мм.

Таблица 5. Диагностические признаки *Allopsontus sogdianus* sp. n. в сравнении с *A. pulchellus* (Каплин, 1982)

Морфологический признак		<i>A. sogdianus</i> sp. n.	<i>A. pulchellus</i>
Длина тела, мм	самец	7.5–8.0	10.5–11.5
	самка	9.2–10.4	11.6–14.0
Отношение длины усиков к длине тела		0.7–0.9	Более 1.0
Число члеников в дистальных цепочках жгутика усиков		5	9–11
Цвет глаз (в спирте)		Серые, светло-серые с коричневым крапом	Темные с голубым оттенком
Отношение длины глаза к его ширине		1.4–1.6	1.3
Цвет парных глазков (в спирте)		Белые	Красновато-коричневые
Отношение ширины парного глазка к его длине		1.4	1.2–1.3
Отношение длины 5-го членика нижнечелюстных щупиков самца к длине их 4-го членика		1.4–1.5	1.3–1.4
Длинные волосовидные щетинки на нижнечелюстных щупиках самца		Первый членик	Первый–пятый и седьмой членики
Длинные волосовидные щетинки на нижнегубных щупиках самца		Нет	Первый–третий членики
Количество розетковидных сенсилл на передних бедрах самцов		~58–65	~50
Отношение длины сенсорного поля к длине бедра		0.46–0.47	0.25–0.30
Отношение ширины сенсорного поля к ширине бедра		0.28–0.32	0.35–0.40
Отношение длины сенсорного поля к его ширине		2.5	1.75
Отношение длины грифельков (без учета конечных игл) к длине кокситов брюшка	VIII	самец	1.15
		самка	1.11
	IX	самец	1.56
		самка	1.0
Число члеников яйцеклада самки		29–32	36–37
Число члеников в параметрах самца		1 + 6	1 + 7

исключением одного или двух вершинных, имеется по две сравнительно крупные боковые опорные щетинки, направленные в сторону каудального филамента. Вершины верхних челюстей 4-лопастные (рис. 4, 3).

Глаза в спирте почти черные, одноцветные, характерные для щетинохвосток семейств Machilidae и Meinertellidae отряда Microgophria, активных в темное время суток. Общая ширина глаз 1.01–1.08 мм, длина – 0.37–0.38 мм. Отношение длины глаза к его ширине 0.71–0.74. Линия контакта глаз составляет 0.39–0.46 их длины. Парные глазки поперечно-овальные, расположены сублатерально по отношению к глазам, окраска глазков красновато-коричневая с узким белым ободком. Их размеры 0.24–0.26 × 0.10–0.11 мм. Отношение ширины глазка к его длине 2.3–2.6. Расстояние между внутренними краями глазков 0.65–0.67, между наружными краями – 1.00–1.08

общей ширины глаз (см. рис. 4, 1). Лоб широкий, заметно выпуклый, без щетинок, наличник с множеством тонких, сравнительно длинных щетинок.

Длина последнего (7-го) членика нижнечелюстного щупика составляет около 0.95 длины предпоследнего членика, а 5-й членик в 1.1 раза длиннее 4-го. Дорсальная поверхность 7-го членика нижнечелюстного щупика с небольшой апикальной папиллой и более крупной овальной сенсиллой с закругленной вершиной вблизи нее (рис. 4, 7), что не отмечалось ранее у махилид, и тремя зубовидными боковыми хетами (рис. 4, 4). Дорсальная поверхность шестого членика щупика с 4–6, пятого – с двумя небольшими зубовидными хетами с затемненными вершинами (рис. 4, 4–5). Вентральная поверхность второго–седьмого члеников нижнечелюстных щупиков с множеством тонких щетинок, наиболее длинных на

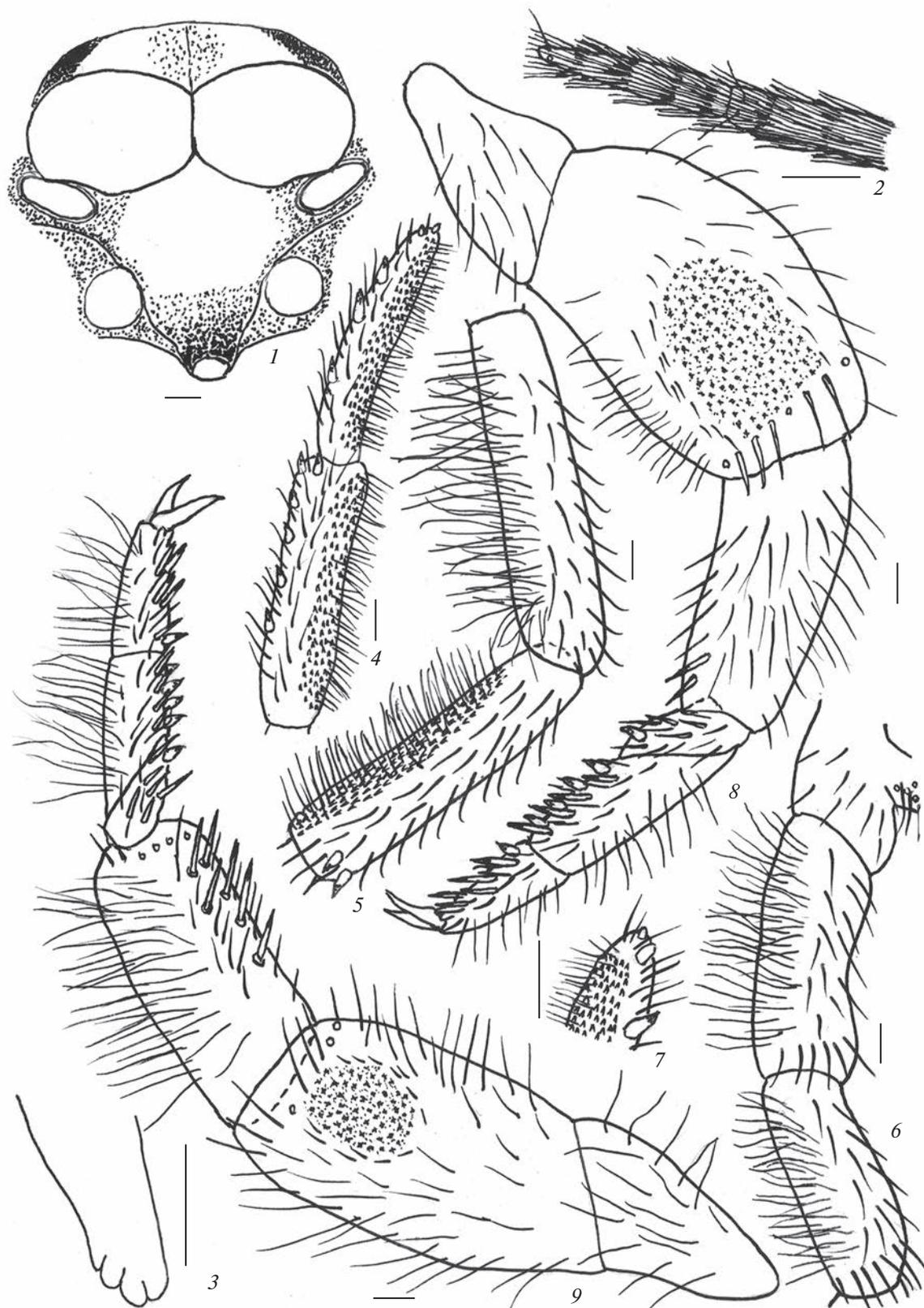


Рис. 4. *Silvestrichilis perfectus* sp. n. (самец, голотип): 1 — глаза, глазки и основания усиков; 2 — вершина церки; 3 — дистальная часть верхней челюсти; 4 — 6—7-й членики нижнечелюстного щупика; 5 — 4—5-й членики нижнечелюстного щупика; 6 — 1—3-й членики нижнечелюстного щупика; 7 — вершина 7-го членика нижнечелюстного щупика; 8 — лапка, голень, бедро и вертлуг передней ноги; 9 — то же, средней ноги. Масштаб 0.1 мм.

Таблица 6. Отношения длины к ширине члеников ног у самца *Silvestrichilis perfectus* sp. n.

Сегмент	Пара ног		
	передняя	средняя	задняя
Лапка	4.60	3.92	6.16
Голень	2.15	2.27	3.50
Бедро	1.97	2.24	2.78

втором—четвертом члениках. Кроме того, на пятом—седьмом члениках этих щупиков имеется большое число очень мелких торчащих щетинок с затемненными вершинами (рис. 4, 4–7), неизвестных у других махилид. Последний членик нижнегубного щупика овально-треугольный, его длина в 1.1–1.3 раза больше ширины, а вершина этого щупика примерно с 40–45 небольшими сенсорными конусами (рис. 5, 1).

Передние и средние голени и бедра немного расширенные (рис. 4, 8, 9). Отношение их длины к ширине, соответственно, 2.0–2.2 и 2.2–2.3 (табл. 6). Наиболее короткие ноги – средние. Отношение длины передней и задней ног к длине средней ноги составляет, соответственно, 1.03 и 1.21. Отношение длины апикального членика задней лапки к ее общей длине около 0.37. Вентральная поверхность лапок и голени с двумя рядами игловидных щетинок, часть из которых на члениках лапок утолщенные, укороченные и вертикально торчащие, что характерно для данного рода. Их распределение приведено в табл. 7. Грифельки имеются на тазаках средних и задних ног, их длина около 0.8 мм. Отношение длины грифелька к ширине тазака средней ноги составляет 1.3–1.4, задней ноги – около 1.8. Опорные шипы на вершинах грифельков отсутствуют. Лапки, голени, бедра и вертлуги средних ног с множеством длинных и тонких щетинок, более коротких на

передних ногах (рис. 4, 8, 9). На бедре длинные, тонкие щетинки расположены преимущественно на дорсальной стороне, противоположной поверхности с сенсорным полем.

Передние и средние бедра с хорошо развитыми сенсорными полями, включающими, соответственно более 100 и 56–62 разноразмерных розетковидных сенсилл. Сенсорные поля открытые, достигают поперечного ряда крупных щетинок в передней части бедер (рис. 4, 8, 9). Количественные показатели размеров и расположения сенсорного поля на бедрах самца *Silvestrichilis perfectus* sp. n. приведены в табл. 8. У всех описанных видов щетинохвосток семейства Machilidae сенсорные поля, если имеются, то лишь на передних бедрах у самцов. Насколько нам известно, сенсорные поля на средних бедрах обнаружены впервые.

Вершинный угол стернитов на I, II, III и VIII сегментах брюшка тупой, на IV–VII сегментах прямой или острый (табл. 9). Брюшные кокситы I–VII сегментов с 1 + 1 выпячивающимися мешочками. Соотношения длин грифельков (без учета их вершинных игл), стернитов и кокситов брюшка, а также вершинных опорных игл и грифельков также приведены в табл. 9.

Грудные тергиты без макрохет. Распределение сублатеральных игловидных макрохет на брюшных тергитах и кокситах приведено в табл. 8 и на рис. 5, 2–4. Кокситы IX сегмента брюшка с наружными (1 + 1) и внутренними (6–7 + 6–7) утолщенными бесцветными игловидными макрохетами (рис. 5, 4).

Генитальный аппарат самцов с двумя парами парамер на VIII и IX сегментах брюшка. Парамеры VIII сегмента – 1 + 5-, IX – 1 + 6-члениковые. Парамеры VIII в 2.76 раза короче парамер IX. Парамеры IX не доходят до вершин кокситов IX сегмента брюшка на 0.56 своей длины. Пенис слегка короче парамер IX, не доходит до их вершин на

Таблица 7. Количество игловидных щетинок на ногах самца *Silvestrichilis perfectus* sp. n.

Сегменты		Число специализированных щетинок, пара ног		
		передняя	средняя	задняя
Членики лапки	1 ^й	5 (1)	4–7 (0–1)	6 (0–2)
	2 ^й	8 (4)	8–10 (4)	12–14 (4–5)
	3 ^й	5–6 (0–1)	6 (1)	5–6 (0)
Голень		1–2 (0)	6–8 (0)	14–16 (0)
Бедро		0	0	0

Примечания. Для каждого сегмента ноги (кроме бедра) указаны общее число щетинок, в скобках в т. ч. указано число более коротких, утолщенных и перпендикулярно торчащих щетинок. На бедре щетинки не обнаружены.

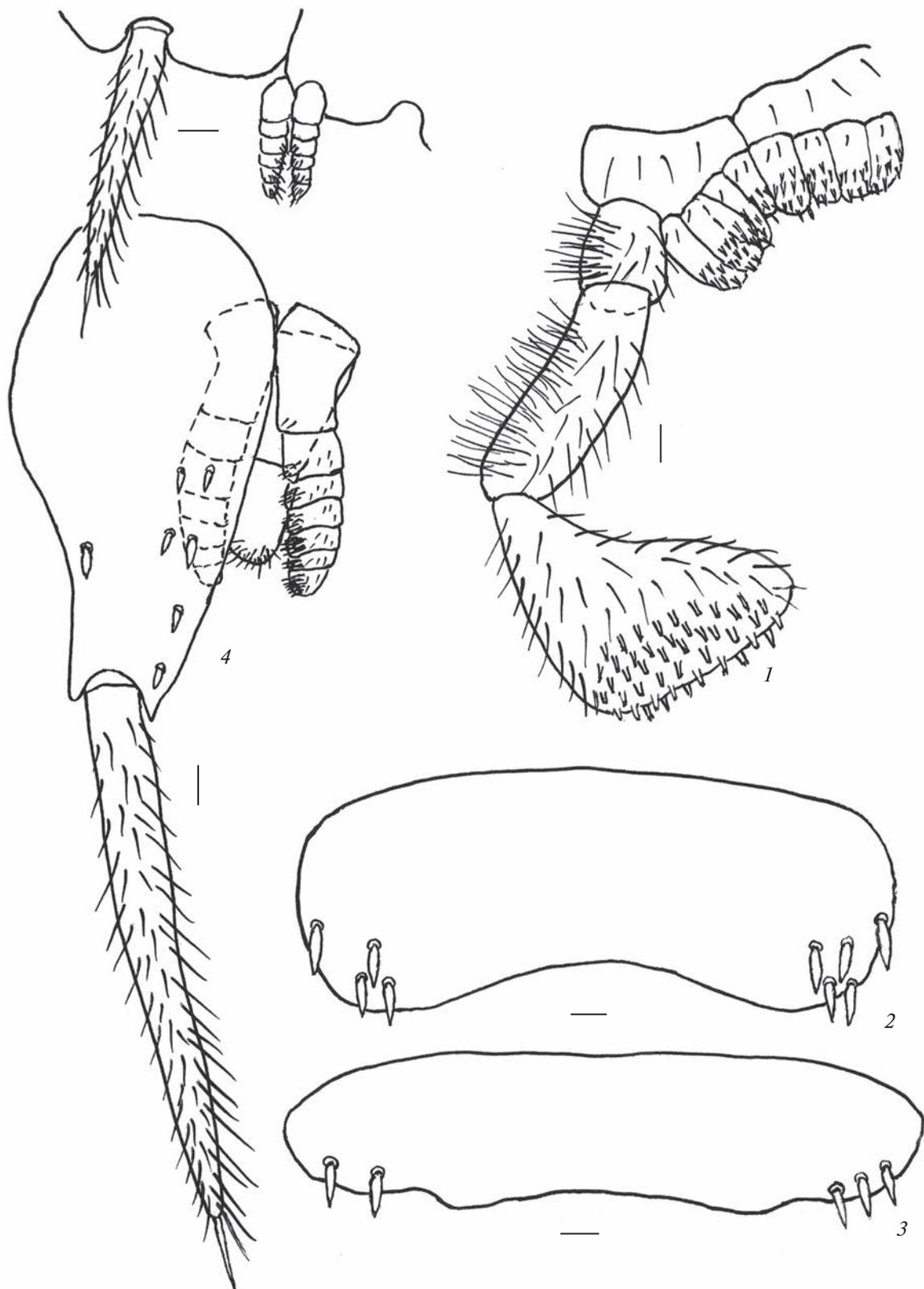


Рис. 5. *Silvestrichilis perfectus* sp. n. (самец, голотип): 1 – нижнегубной щупик и нижняя губа; 2 – тергит IX сегмента брюшка; 3 – тергит X сегмента брюшка; 4 – половой аппарат (парамеры VIII, парамеры IX и пенис), дистальная часть кокситов VIII с грифельком и коксит IX с грифельком. Масштаб 0.1 мм.

Таблица 8. Число розетковидных сенсилл и количественные показатели размеров и расположения сенсорного поля на бедрах самца *Silvestrichilis perfectus* sp. n.

Количественный показатель	Сенсорное поле на бедрах самца	
	переднем	среднем
Число розетковидных сенсилл	Более 100	56–62
Отношение длины сенсорного поля к его ширине	1.8	1.7
Отношение длины сенсорного поля к длине бедра	0.48	0.30
Отношение ширины сенсорного поля к ширине бедра	0.47	0.40
Отношение расстояния от вершины сенсорного поля до вершины бедра к его длине	0.10	0.15
Отношение расстояния от основания сенсорного поля до основания бедра к его длине	0.42	0.55
Отношения расстояния от сенсорного поля до вентральной стороны бедра к его ширине	0.22	0.27
Отношения расстояния от сенсорного поля до дорсальной стороны бедра к его ширине	0.31	0.33

Таблица 9. Соотношение длин брюшных стернитов, кокситов и грифельков (без апикальных игл), вершинный угол стернитов и количество сублатеральных игловидных макрохет на брюшных тергитах и кокситах у самца *Silvestrichilis perfectus* sp. n.

Сегмент брюшка	Стернит/коксит	Грифелек/коксит	Апикальная игла/грифельк	Вершинный угол стернитов, градусы	Количество макрохет на брюшных	
					тергитах	кокситах
II	0.56	0.77	0.24	106	0	0
III	0.67	0.78	0.24	102	0	0
IV	0.67	0.60	0.33	90	0	0
V	0.74	0.58	0.32	78	2 + 2	0
VI	0.65	0.56	0.32	84	4 + 4	0
VII	0.63	0.53	0.30	90	4–5 + 4–5	0
VIII	0.42	0.77	0.25	116	7 + 7	0
IX	–	1.04	0.16	–	4–5 + 4–5	6–7 + 6–7 (внутренние) и 1 + 1 (наружные)
X	–	–	–	–	2–3 + 2–3	–

0.06 длины параметер (рис. 5, 3). Базальный членик пениса длиннее его терминального членика в 1.3 раза. Отношение длины терминального членика пениса к его ширине равно 1.77.

Южнопалеарктический род *Silvestrichilis* Wygodzinsky, 1950 включает 19 описанных видов, распространенных от Испании на западе до Центрального Китая на востоке и от Приазовья на севере до Израиля на юге преимущественно в гор-

но-степных районах (Каплин, 2018). Сравнительно легко отличим от других родов сем. Machilidae сублатеральным расположением овальных парных глазков по отношению к глазам и их небольшими размерами, присутствием лишь одной пары втяжных пузырьков на кокситах II–VII сегментов брюшка у обоих полов, наличием на вентральной поверхности второго членика лапок утолщенных, слегка укороченных и почти вертикально распо-

ложенных игловидных щетинок, наряду с удлиненными, наклонными и менее утолщенными игловидными щетинками у самцов и самок всех известных видов, а также наличием у самок большинства видов этого рода крючковидных боковых щетинок на члениках задних гонапофизов. В Азии (Казахстан, Таджикистан и Узбекистан) встречаются также представители близкого рода *Silvestrichiloides* Mendes 1990, который включает 4 описанных вида, относится к одной группе родов с родом *Silvestrichilis* подсемейства Machilinae и отличается от рода *Silvestrichilis* главным образом строением яйцеклада (Mendes, 1990). Яйцеклад самки рода *Silvestrichilis* длинный, сравнительно тонкий, членистый, как правило, с боковыми крючковидными щетинками на нескольких члениках задних гонапофизов. Яйцеклад самки рода *Silvestrichiloides* укороченный, утолщенный, с копательными шипами на дистальных члениках передних и задних гонапофизов. При описании этих родов указывается также, что у видов рода *Silvestrichilis* глаза поперечно более расширенные, лоб между парными глазами сравнительно выпуклый, игловидные щетинки на ногах менее выпуклые, на вентральной поверхности лапок имеются укороченные и утолщенные, почти перпендикулярно торчащие игловидные щетинки, уростерниты небольшие или средних размеров с прямыми или острыми вершинными углами, сравнительно длинные тонкие многочисленные щетинки на ногах, челюстных и губных щупиках самцов отсутствуют или умеренно развитые. Виды рода *Silvestrichiloides* более крупных размеров, с более округлыми глазами, слабее выпуклым лбом, обычными игловидными щетинками на ногах, как правило, без укороченных утолщенных перпендикулярно торчащих игловидных щетинок на лапках ног, с тупыми вершинными углами уростернитов, многочисленными длинными извилистыми щетинками на ногах и щупиках самцов (Mendes, 1990). К сожалению, самки *S. perfectus* sp. n. пока не известны, что затрудняет его однозначное отнесение к роду *Silvestrichilis*.

Дифференциальный диагноз. *Silvestrichilis perfectus* sp. n. легко отличим от других видов родов *Silvestrichilis* наличием сенсорных полей на передних и средних бедрах самцов, значительно меньшим количеством и меньшими размерами зубовидных щетинок на шестом и седьмом члениках нижнечелюстных щупиков, развитием небольшой сенсорной папиллы на вершине седьмого членика челюстных щупиков; наличием удлиненных тонких щетинок на челюстных и губных щупиках, передних и средних ногах, многочисленными короткими утолщенными бесцветными щетинками на вентральной поверхности пятого-седьмого члеников челюстных щупиков самца.

Этимология. Видовой эпитет – латинское прилагательное *perfectus* (-a, -um), означающее совершенный, что отражает высокое разнообразие в хетотаксии и сенсорных структур, характерных для описываемого вида.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарен В.К. Зинченко за предоставление сборов щетинохвосток из Таджикистана для определения и описания новых видов, а также рецензенту за ценные замечания и предложения, которые способствовали улучшению статьи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

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

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Каплин В.Г., 1982. Новые данные по фауне щетинохвосток (*Thysanura*) Монголии, Казахстана и Средней Азии. Насекомые Монголии. Вып. 8. Л.: Наука. С. 16–61.
- Каплин В.Г., 2018. Обзор распространения и филогенетических отношений группы родов *Silvestrichilis* и видов рода *Silvestrichilis* Wygodz. (*Archaeognatha*, *Machilidae*) с описанием нового вида из Южной Осетии // Энтомологическое обозрение. Т. 97. № 2. С. 258–286. [Каплин В.Г., 2018. A survey of the distribution and phylogenetic relationships of the *Silvestrichilis* group of genera and of the species of the genus *Silvestrichilis* Wygodz. (*Archaeognatha*, *Machilidae*) with description of a new species from South Ossetia // Entomological Review. V. 98. № 3. P. 329–351.]
- Mendes L.F., 1990. An annotated list of generic and specific names of Machilidae (*Microcoryphia*, *Insecta*) with identification keys for the genera and geographical notes. Estudos, Ensaios e Documentos, Instituto de Investigação Científica Tropical, Lisboa. № 155. P. 1–127.

**NEW SPECIES OF BRISTLETAILS OF THE FAMILY MACHILIDAE
(MICROCORYPHIA) FROM TAJIKISTAN****V. G. Kaplin****All-Russia Institute of Plant Protection Saint Petersburg, sh. Podbelskogo, 3, Pushkin, 196608 Russia***e-mail: ctenolepisma@mail.ru*

Two new species from the bristletail family Machilidae are described from Tajikistan, Central Asia: *Allopsontus sogdianus* sp. n. and *Silvestrichilis perfectus* sp. n. *Allopsontus sogdianus* sp. n. seems to be particularly similar to *A. pulchellus* (Kaplin 1982), a species of the subgenus *Anisopsontus* from the Dzhungarsky Alatau Mountains, southeastern Kazakhstan, as their males share many small, dark, specialized bristles on the ventral surface of articles 2–7 of the maxillary palps. *Allopsontus sogdianus* sp. n. differs from *A. pulchellus* by the length of the body, the structure of the antennae, the number of articles in the distal parts of the antennae, the color and structure of the eyes and paired ocelli, the maxillary palps, the sensory field on the femora of the male forelegs, the relative length of the styli on the males and females writes VIII and IX, the number of articles of the ovipositor and male parameres. Males of *Silvestrichilis perfectus* sp. n. are with 4–5 almost vertical, thickened, needle-like bristles on the second articles of the fore, middle and hind tarsi, this being one of the main morphological features of this genus. *Silvestrichilis perfectus* sp. n. differs from other species of the genus first of all by the presence of sensory fields on the fore and middle femora of males.

Keywords: Allopsontus (Anisopsontus), Silvestrichilis, taxonomy, morphology, daily activity

УДК 595.792:595.782

ПАРАЗИТОИДЫ (HYMENOPTERA, EULOPHIDAE, BRACONIDAE) КАК ФАКТОР СМЕРТНОСТИ ЛИПОВОЙ МОЛИ-ПЕСТРЯНКИ (*PHYLLONORYCTER ISSIKII*, LEPIDOPTERA, GRACILLARIIDAE) В ЗАУРАЛЬЕ И ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

© 2023 г. И. В. Ермолаев^{a, *}, З. А. Ефремова^{b, **}, С. А. Белокобыльский^c, Ю. А. Тюлькин^d, Е. Н. Егоренкова^e

^aБотанический сад УрО РАН, Екатеринбург, 620130 Россия

^bСтейнхардт Музей Естественной истории, Тель-Авивский университет, Тель-Авив, 69978 Израиль

^cЗоологический институт РАН, Санкт-Петербург, 199034 Россия

^dТобольская комплексная научная станция УрО РАН, Тобольск, 626152 Россия

^eУльяновский государственный педагогический университет, Ульяновск, 432071 Россия

*e-mail: ermolaev-i@yandex.ru

**e-mail: zuefremova@gmail.com

Поступила в редакцию 13.02.2023 г.

После доработки 16.04.2023 г.

Принята к публикации 21.04.2023 г.

Исследованы комплексы паразитоидов инвазивного вида липовой моли-пестрянки (*Phyllonorycter issikii*, Lepidoptera, Gracillariidae) в Курганской обл. (оз. Медвежье), в городах Тобольске, Омске и Новосибирске. В общей сложности был выявлен двадцать один вид наездников из семейств Pteromalidae, Eulophidae и Braconidae. *Chrysocharis viridis* (Eulophidae) впервые отмечен в качестве паразитоида минера. Смертность гусениц и куколок *Ph. issikii* от паразитоидов была незначительной и варьировала от 1.9 ± 0.4 (Новосибирск) до $23.7 \pm 3.3\%$ (Омск).

Ключевые слова: Chalcidoidea, Ichneumonoidea, *Chrysocharis viridis*, паразитоиды, зараженность паразитоидами

DOI: 10.31857/S0044513423060053, **EDN:** YOQPVN

Данные о видовой структуре комплекса паразитоидов инвазивного вида липовой моли-пестрянки (*Phyllonorycter issikii* (Kumata 1963), Lepidoptera, Gracillariidae) в азиатской части вторичного ареала минера фрагментарны и получены лишь на примере тюменской и новосибирской популяций моли.

Наше исследование, проведенное летом 2017 г. близ г. Тюмени (Ермолаев и др., 2019), позволило выявить 12 видов паразитоидов: *Cirrospilus lynceus* Walker 1838, *C. pictus* Nees 1834, *Hyssopus geniculatus* (Hartig 1838), *Pnigalio pectinicornis* (Linnaeus 1758), *Sympiesis gordius* (Walker 1839), *S. sericeicornis* (Nees 1834), *Achrysocharoides* sp., *Chrysocharis laomedon* Walker 1839, *Ch. nephereus* Walker 1839, *Chrysocharis* sp., *Minotetrastichus frontalis* Nees 1834 (Eulophidae) и *Pholetesor circumscriptus* (Nees 1834) (Braconidae). Доминировали *P. pectinicornis*, *S. gordius* и *Ch. laomedon*. Зараженность паразитоидами гусениц

и куколок *Ph. issikii* составила $15.5 \pm 2.4\%$ ($n = 19$) (Ермолаев и др., 2019).

Первые результаты исследования новосибирской популяции *Ph. issikii* выявили представителей родов *Pnigalio* и *Chrysocharis* (Eulophidae) (Кириченко, 2013). Изучение комплекса паразитоидов минера в 2020–2021 гг. в г. Новосибирске (Kosheleva et al., 2022) показало, что гусениц *Ph. issikii* заражают также 10 видов: *Elachertus fenestratus* Nees 1834, *E. inunctus* Nees 1834, *Pnigalio pectinicornis* (Linnaeus 1758), *P. soemius* (Walker 1839), *Pnigalio* sp., *Sympiesis gordius*, *Chrysocharis laomedon*, *Minotetrastichus frontalis*, *Mischotetrastichus petiolatus* (Erdős 1961) (Eulophidae) и *Colastes braconius* Haliday 1833 (Braconidae). При этом смертность минера от паразитоидов составила лишь 1.2% (Кириченко и др., 2022).

Цель представленной работы – исследование комплекса паразитоидов (Hymenoptera, Eulophi-



Рис. 1. Места проведения исследования. Зеленым показан первичный ареал *Ph. issikii*, синим — ее вторичный ареал, серым — ареал рода *Tilia* с отсутствием данных по *Ph. issikii*. 1 — оз. Медвежье, 2 — г. Тобольск, 3 — г. Омск, 4 — г. Новосибирск.

dae и Braconidae) как фактора смертности популяций липовой моли-пестрянки в некоторых регионах Зауралья и Западной Сибири.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Комплекс паразитоидов *Ph. issikii* исследовали по единой методике на оз. Медвежье (Курганская обл.) (55°22' с.ш., 68°01' в.д.), а также в городах Тобольск (58°21' с.ш., 68°39' в.д.), Омск (55°02' с.ш., 73°31' в.д.) и Новосибирск (54°83' с.ш., 88°10' в.д.) (рис. 1). Работу на оз. Медвежье провели 20 июня 2019 г., в г. Омске, Тобольске и Новосибирске — 22 июня 2019 г., 30 июня 2018 и 24 июня 2019 г., 28 июня 2018 г. соответственно. Во всех случаях сборы листьев осуществляли с модельных деревьев липы мелколистной (*Tilia cordata* Mill.). Выбор модельных деревьев на оз. Медвежье (29 экз.) и в г. Тобольске (20 экз.) был осуществлен в естественном липняке, в Омске и Новосибирске — в парках Агроакадемии (14 экз.) и Академгородка (30 экз.) соответственно.

В период окукливания молей первой генерации на ветвях первого порядка нижнего яруса северной экспозиции каждого дерева собирали по 60–70 листьев с минами. Мины были вырезаны ножницами и помещены в пластиковые боксы в соответствии с номером модельного дерева. Собранный материал в течение суток был доставлен в г. Ижевск. Выход молей и паразитоидов фиксировали ежедневно в условиях полевой лаборато-

рии на биостанции Удмуртского государственного университета “Сива”. В общей сложности в четырех областях Западной Сибири было исследовано 93 модельных дерева липы, вырезано 8477 мин и выведено 5952 экз. *Ph. issikii* и 690 экз. паразитоидов. Выведенные паразитоиды были определены З.А. Ефремовой (Eulophidae) и С.А. Белокобыльским (Braconidae).

Рассчитывали следующие показатели:

$R = M/L$, где R — плотность заселения индивидуального модельного дерева первым поколением моли, M — общее число мин на трех модельных ветвях одной экспозиции нижнего яруса кроны, L — общее число листьев на этих ветвях.

$V = B/N \times 100$, где V — выживаемость куколок, B — число вышедших из мин бабочек, N — общее число собранных мин.

$P = W/N \times 100$, где P — зараженность паразитоидами, W — общее число экземпляров паразитоидов, N — общее число собранных мин.

Во всех случаях рассчитывали среднее арифметическое значение и его ошибку. Статистическую обработку материала проводили стандартными методами (Ивантер, Коросов, 2011).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В условиях полевой лаборатории выход молей курганской популяции из куколок происходил с 24 июня по 14 июля 2019 г. (с максимумом 4 июля), паразитоидов — с 25 июня по 13 июля

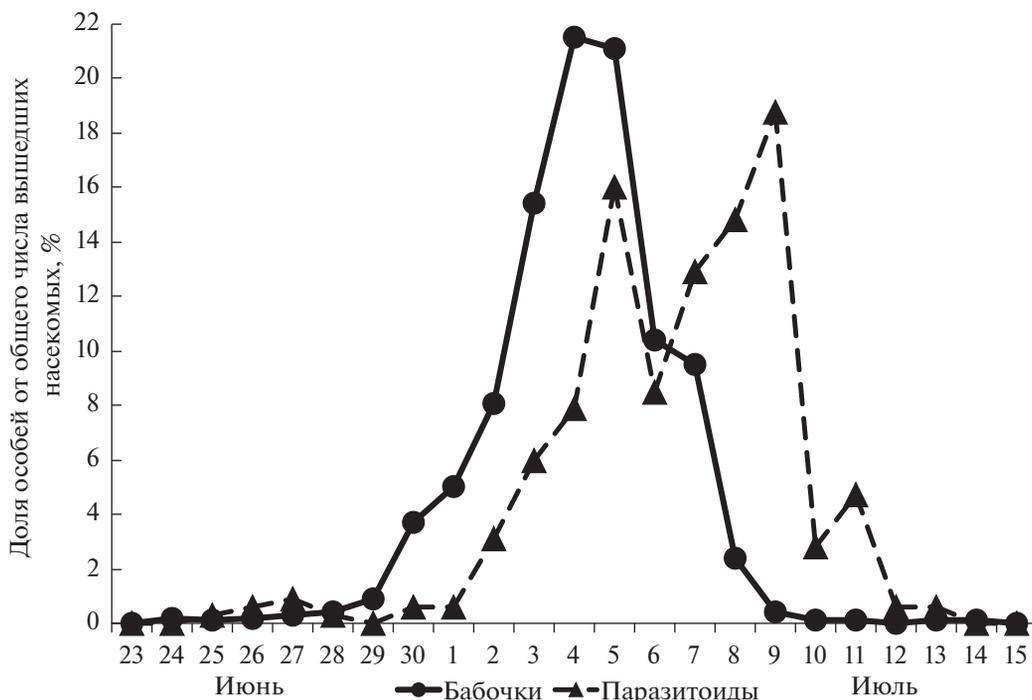


Рис. 2. Динамика выхода из куколок моли *Ph. issikii* и ее паразитоидов в условиях полевой лаборатории (оз. Медвежье, Курганская обл., 2019 г.).

(с максимумами 5 и 9 июля) (рис. 2). Выживаемость гусениц и куколок не зависела от средней плотности популяции моли (табл. 2) и составила $57.5 \pm 1.9\%$ (табл. 1). Общая смертность составила $42.5 \pm 1.9\%$ и не была связана со средней плотностью заселения ($r = -0.19$, $n = 29$, $P > 0.05$). Смертность от неизвестных причин $30.7 \pm 1.8\%$, а от паразитоидов $11.8 \pm 1.2\%$ (табл. 1). В обоих случаях показатели смертности не имели корреляции с плотностью заселения минером деревьев (табл. 2).

Выход из куколок молей тобольской популяции наблюдали с 30 июня по 16 июля 2019 г. (с максимумом 6 июля), паразитоидов — с 3 по 14 июля (с максимумом 8 июля) (рис. 3). Выжива-

емость гусениц и куколок не коррелировала со средней плотностью популяции моли (табл. 2) и составила $83.6 \pm 2.4\%$ (табл. 1). Общая смертность была $16.5 \pm 2.4\%$ и не зависела от средней плотности заселения ($r = 0.11$, $n = 20$, $P > 0.05$). При этом смертность от неизвестных причин составила 11.5 ± 2.3 , а от паразитоидов $5.0 \pm 0.6\%$ (табл. 1). В двух последних случаях смертность не была связана с плотностью заселения деревьев (табл. 2).

Выход из куколок молей омской популяции наблюдали с 25 июня по 15 июля 2019 г. (с максимумом 8 июля), паразитоидов — с 24 июня по 14 июля (с максимумом 6 июля) (рис. 4). Выживаемость гусениц и куколок не коррелировала со

Таблица 1. Выживаемость и смертность гусениц и куколок липовой моли-пестрянки *Ph. issikii* в Зауралье и Западной Сибири

Место	Плотность заселения модельного дерева, мин на лист	Выживаемость молей, %	Смертность молей, %	
			от паразитоидов	по неизвестной причине
Оз. Медвежье, Курганская обл.	0.43 ± 0.04	57.5 ± 1.9	11.8 ± 1.2	30.7 ± 1.8
г. Тобольск	0.12 ± 0.02	83.6 ± 2.4	5.0 ± 0.6	11.5 ± 2.3
г. Омск	0.06 ± 0.01	33.7 ± 4.9	23.7 ± 3.3	42.6 ± 4.0
г. Новосибирск*	4.62 ± 0.49	84.3 ± 2.1	1.9 ± 0.4	13.7 ± 2.1

Примечания. * — материалы 2018 г., в остальных случаях — 2019 г.

Таблица 2. Значения коэффициентов корреляции (r) между показателями плотности заселения липы *Ph. issikii* и характеристиками выживаемости и смертности гусениц и куколок в Зауралье и Западной Сибири

Место	Выживаемость молей	Смертность молей	
		от паразитоидов	по неизвестной причине
Оз. Медвежье, Курганская обл.	$r = 0.19, n = 29$	$r = -0.26, n = 29$	$r = -0.02, n = 29$
г. Тобольск	$r = -0.11, n = 20$	$r = 0.13, n = 20$	$r = 0.08, n = 20$
г. Омск	$r = -0.19, n = 14$	$r = 0.08, n = 14$	$r = 0.17, n = 14$
г. Новосибирск	$r = 0.41^*, n = 30$	$r = -0.02, n = 30$	$r = -0.41^*, n = 30$

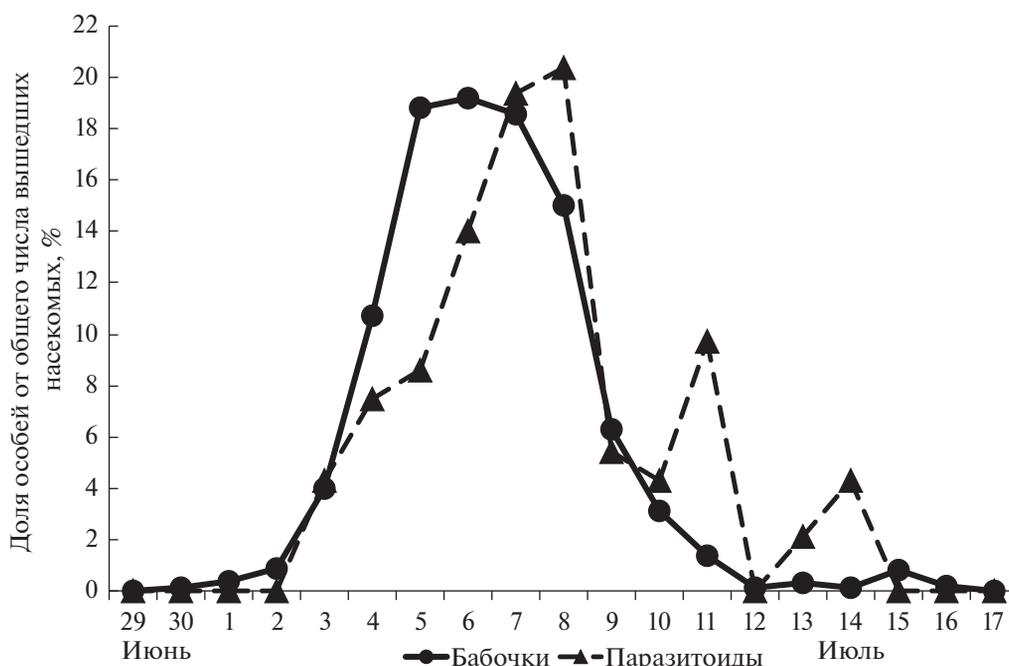
* – корреляция достоверна при $P < 0.05$.

средней плотностью популяции моли (табл. 2) и составила $33.7 \pm 4.9\%$ (табл. 1). Общая смертность составила рекордные $66.3 \pm 4.9\%$ и не зависела от средней плотности заселения ($r = 0.19, n = 14, P > 0.05$). При этом смертность от неизвестных причин составила 42.6 ± 4.0 , а от паразитоидов $23.7 \pm 3.3\%$ (табл. 1). В двух последних случаях смертность не была связана с плотностью заселения деревьев (табл. 2).

Появление молей новосибирской популяции наблюдали с 1 по 17 июля 2018 г. (с максимумом 4 июля), появление паразитоидов – с 4 по 16 июля (с максимумом 10 июля) (рис. 5). Выживаемость гусениц и куколок положительно и достоверно коррелировала со средней плотностью популяции моли (табл. 2) и составила $84.3 \pm 2.1\%$ (табл. 1).

Общая смертность была $15.6 \pm 2.1\%$ и достоверно снижалась с ростом средней плотности заселения ($r = -0.41, n = 30, P < 0.05$). При этом смертность от неизвестных причин составила 13.7 ± 2.1 , а от паразитоидов $1.9 \pm 0.4\%$ (табл. 1). Из двух последних случаев только смертность от неизвестных причин была отрицательно и достоверно связана с плотностью заселения деревьев (табл. 2).

Липовый лес на оз. Медвежье расположен на острове в середине водоема. Это насаждение находится в 180 км от южной границы сплошного ареала *Tilia cordata* (Науменко, 2009). Несмотря на такую территориальную удаленность, паразитокомплекс *Ph. issikii* здесь был сформирован обычными паразитоидами полифагами (табл. 3). Доминировали *M. frontalis*, *Ch. laomedon* и *S. gordi-*

**Рис. 3.** Динамика выхода из куколок моли *Ph. issikii* и ее паразитоидов в условиях полевой лаборатории (г. Тобольск, 2019 г.).

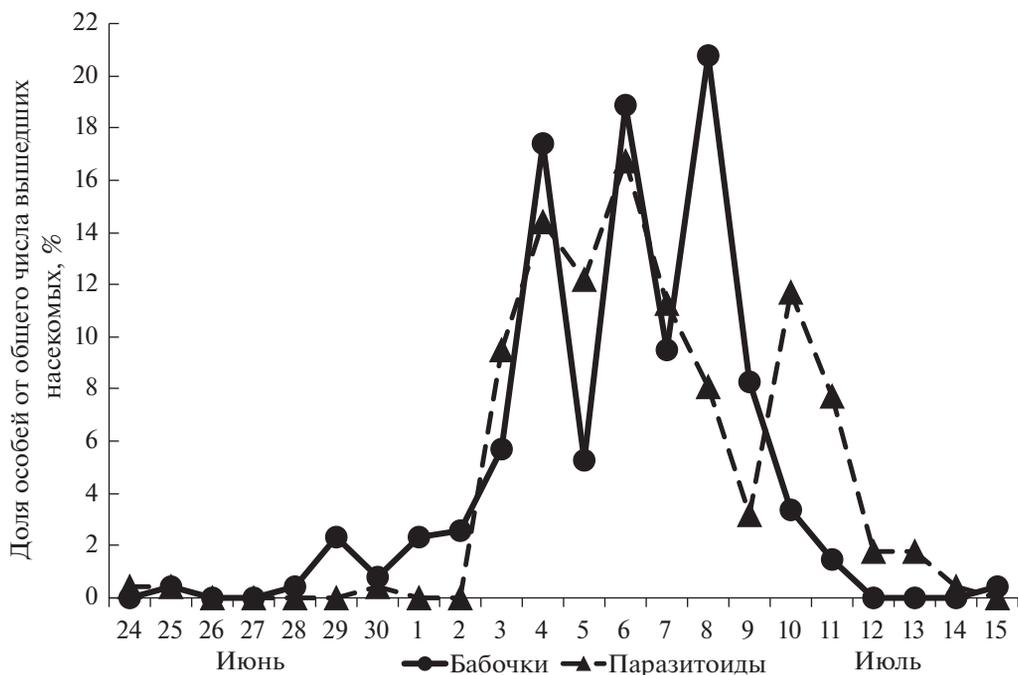


Рис. 4. Динамика выхода из куколок моли *Ph. isskii* и ее паразитойдов в условиях полевой лаборатории (г. Омск, 2019 г.).

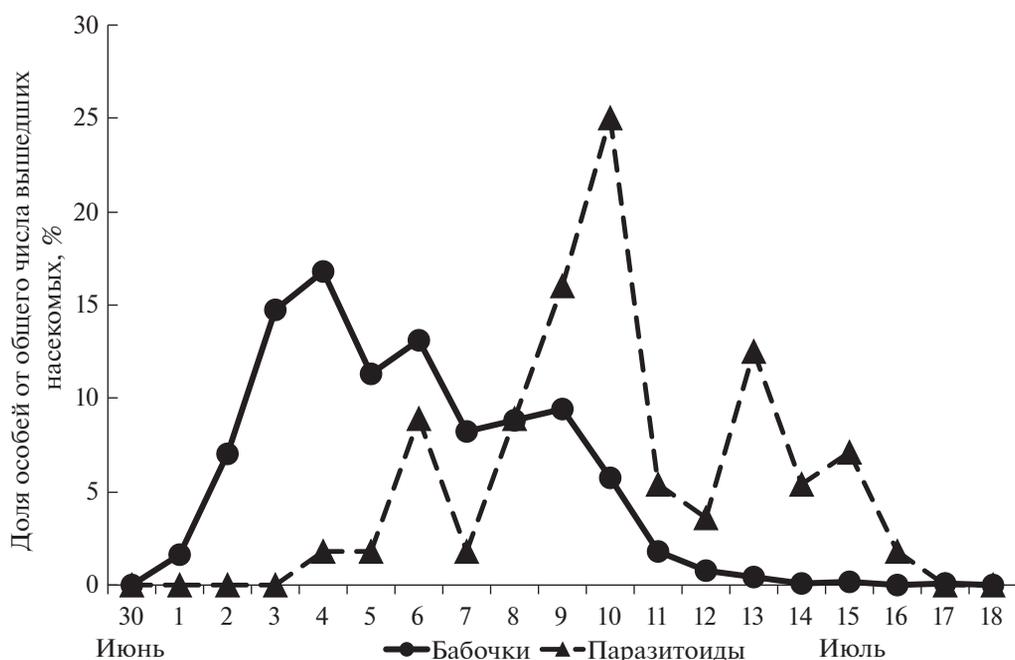


Рис. 5. Динамика выхода из куколок моли *Ph. isskii* и ее паразитойдов в условиях полевой лаборатории (г. Новосибирск, 2018 г.).

us, причем ни у одного из них зараженность хозяина не коррелировала с плотностью заселения минером липы: $r = 0.13$, $n = 29$, $P > 0.05$, $r = -0.05$, $n = 29$, $P > 0.05$ и $r = -0.27$, $n = 29$, $P > 0.05$ соответственно.

Исследование тобольской популяции в 2018–2019 гг. позволило выявить 10 видов паразитойдов (табл. 3). Полученные результаты увеличивают известный список паразитойдов *Ph. isskii* Тюменской обл. (Ермолаев и др., 2019) на 4 вида

Таблица 3. Видовая структура комплекса паразитоидов (Hymenoptera, Eulophidae, Braconidae) липовой моли-пестрянки (*Ph. issikii*) в Зауралье и Западной Сибири

Вид	Оз. Медвежье Курганская обл.	г. Тобольск Тюменская обл.		г. Омск	г. Новосибирск
	2019	2018	2019	2019	2018
Pteromalidae					
<i>Pteromalus</i> sp.				+	
Eulophidae					
<i>Cirrospilus diallus</i> Walker 1838*				+	
<i>Elachertus</i> sp.					+
<i>Hyssopus geniculatus</i> (Hartig 1838)*		+			+
<i>H. nigrutilus</i> (Zetterstedt 1838)*					+ ²
<i>Pnigalio mediterraneus</i> Ferrière et Delucchi 1957*	+		+	+	
<i>Pnigalio</i> sp.				+	
<i>Sympiesis dolichogaster</i> Ashmead 1888*		+	+		+
<i>S. gordius</i> (Walker 1839)*	+ ³	+	+ ¹	+ ³	+
<i>S. sericeicornis</i> (Nees 1834)*	+	+	+	+	+
<i>Chrysocharis laomedon</i> Walker 1839	+ ²	+		+ ¹	+ ¹
<i>Ch. pentheus</i> (Walker 1839)	+			+	
<i>Ch. pubicornis</i> Zetterstedt 1838					+ ³
<i>Ch. viridis</i> (Nees 1834) ▲					+
<i>Chrysocharis</i> sp.			+	+	
<i>Neochrysocharis formosus</i> (Westwood 1833)					+
<i>Minotetrastichus frontalis</i> Nees 1834*	+ ¹		+ ³	+ ²	+
Braconidae					
<i>Colastes braconius</i> Haliday 1833*			+ ²		
<i>Apanteles</i> sp.			+		
<i>Pholetesor circumscriptus</i> (Nees 1834)	+				
<i>Cotesia</i> sp.				+	
Всего:	7	10		11	11

Примечания. * – эктопаразитоид. ▲ – вид впервые выявлен как паразитоид *Ph. issikii*. +¹, +², +³ – место среди доминирующих видов.

(*H. nigrutilus*, *P. mediterraneus*, *S. dolichogaster* и *C. braconius*). В 2019 г. зараженность паразитоидами *Ph. issikii* доминирующими видами *S. gordius*, *C. braconius* и *M. frontalis* не была связана с плотностью заселения минером дерева-хозяина: $r = -0.23$, $n = 20$, $P > 0.05$, $r = 0.21$, $n = 20$, $P > 0.05$ и $r = 0.25$, $n = 20$, $P > 0.05$ соответственно.

Из омской популяции моли было выведено 11 видов паразитоидов (табл. 3). Здесь доминировали *Ch. laomedon*, *M. frontalis* и *S. gordius*: во всех этих случаях зараженность паразитоидами *Ph. issikii* не имела корреляции с плотностью заселения минером липы: $r = -0.16$, $n = 14$, $P > 0.05$, $r = 0.19$,

$n = 14$, $P > 0.05$ и $r = -0.01$, $n = 14$, $P > 0.05$ соответственно.

Исследование новосибирской популяции позволило выявить 11 видов паразитоидов (табл. 3). При этом зараженность паразитоидами *Ph. issikii* доминирующими видами *Ch. laomedon*, *H. nigrutilus* и *Ch. pubicornis* не была связана с плотностью заселения минером дерева-хозяина: $r = 0.08$, $n = 30$, $P > 0.05$, $r = 0.06$, $n = 30$, $P > 0.05$ и $r = 0.08$, $n = 30$, $P > 0.05$ соответственно. Результаты нашего исследования дополняют комплекс паразитоидов *Ph. issikii* г. Новосибирска (Kosheleva et al., 2022) семью видами: *Hyssopus geniculatus*, *H. nigrutilus*,

Sympiesis dolichogaster, *S. sericeicornis*, *Chrysocharis pubicornis*, *Ch. viridis* и *Neochrysocharis formosus*. При этом одиночный эндопаразитоид *Ch. viridis* был впервые отмечен здесь в качестве паразитоида *Ph. issikii*.

Комплекс паразитоидов *Ph. issikii* Зауралья и Западной Сибири представлен полифагами, перешедшими на питание липовой молью-пестрянкой, по-видимому, с других видов минирующих насекомых, среди которых доминируют эктопаразитоиды. Соотношение экто- и эндопаразитоидов в наших сборах составляет 9 : 6 (табл. 3). Для Зауралья этот показатель выглядит как 4 : 3, а для городов Западной Сибири: Тобольска – как 7 : 1, Омска – как 5 : 2, Новосибирска по нашим данным – как 6 : 4, а с учетом статьи Кошелевой с соавторами (Kosheleva et al., 2022) – как 12 : 4. Интересно, но в первичном ареале *Ph. issikii* доминируют эндопаразитоиды, например, для популяции моли в Приморье это соотношение выглядит как 5 : 7 (Kosheleva et al., 2022). Роль специализированных первичных паразитоидов и прежде всего койнобионтов в регуляции численности в популяциях минера была показана нами на примере каштановой минирующей моли (*Cameraria ohridella* Deschka et Dimić 1986, Gracillariidae) (Ермолаев, 2022). Среди паразитоидов в азиатской части вторичного ареала *Ph. issikii* наибольшее значение имели три вида: *Chrysocharis laomedon*, *Minotetrastichus frontalis* и *Sympiesis gordius*.

Ch. laomedon – первичный одиночный эндопаразитоид многих видов молей-пестрянок (Bouček, Askew, 1968). Вид доминировал в комплексе паразитоидов *Ph. issikii* в Омске и Новосибирске и был субдоминантом в Зауралье: в Курганской обл. (табл. 3) и наших сборах в Тюмени (Ермолаев и др., 2019). В европейской части России вид был обычен в Ульяновской обл. (Ефремова, Мищенко, 2008) и в ранних (2001–2005 гг.) сборах из Удмуртии (Ермолаев и др., 2011).

M. frontalis – гregarный личиночно-куколочный эктопаразитоид. Вид доминировал на оз. Медвежем, был субдоминантом в тобольской и омской популяциях минера (табл. 3). Самка *M. frontalis* откладывает яйцо в мину *Ph. issikii* на гусеницу или рядом с ней (Ефремова, Mishchenko, 2012). При этом специфической локализации на теле гусеницы паразитоид не имеет. На одной гусенице *Ph. issikii* может проходить развитие от двух до пяти личинок *M. frontalis* (Ефремова, Mishchenko, 2012). Исследования, проведенные на территории всей Удмуртской республики, показали, что *M. frontalis* приурочен исключительно к неморальной зоне и отсутствовал в районах севернее 57° с.ш. (Ермолаев и др., 2018).

S. gordius – одиночный эктопаразитоид личинок и куколок насекомых-минеров. Вид чаще выступает в роли первичного паразита и заражает личинок и куколок представителей ряда семейств отрядов Hymenoptera и Lepidoptera, предпочитает гусениц представителей рода *Phyllonorycter* (Gracillariidae) (Bouček, Askew, 1968). Паразитоид доминировал в тобольской и был субдоминантом в курганской, омской (табл. 3) и тюменской (Ермолаев и др., 2019) популяциях *Ph. issikii*.

Общая зараженность паразитоидами в зауральской и западносибирской частях вторичного ареала *Ph. issikii* была низка. Сравнительно высокий показатель ($23.7 \pm 3.3\%$) (табл. 1) был выявлен нами в 2019 г. в Омске в парке Агроакадемии. По-видимому, это связано с тем, что здесь в течение 2015–2018 гг. функционировал очаг дубовой широкоминирующей моли (*Acrocercops brongniardella* (Fabricius 1798), Gracillariidae) (Гайвас и др., 2019). В 2019 г. плотность *A. brongniardella* была снижена до нуля. Нет сомнения, что полифагичные виды паразитоидов, заражавшие *A. brongniardella*, могли оказывать влияние и на местную популяцию *Ph. issikii*. Общими для этих двух молей являются хальциды *Sympiesis gordius*, *S. sericeicornis*, *Chrysocharis pentheus* и *Minotetrastichus frontalis* (Дубова..., 2001). В результате плотность липовой моли-пестрянки в парке Агроакадемии была минимальной: 0.06 ± 0.01 мин на лист (табл. 1).

Результаты исследования в Зауралье и Западной Сибири полностью согласуются с выводами, полученными нами ранее по европейской части РФ (Ермолаев и др., 2019) и свидетельствуют об общих закономерностях, связанных с формированием комплекса аборигенных видов паразитоидов инвазивного фитофага. Во-первых, комплекс представлен преимущественно полифагами. Во-вторых, в большинстве случаев в комплексе преобладают эктопаразитоиды. В-третьих, структурного и функционального развития комплекса во времени выявить не удалось. Наше стационарное исследование, проведенное в 2001–2005 гг. на модельных деревьях трех пробных площадей в г. Ижевске, показало отсутствие увеличения во времени числа видов паразитоидов *Ph. issikii*, показателя зараженности паразитоидами, а также смены доминирующих видов паразитоидов (Ермолаев и др., 2011). Для сравнения укажем, что наше исследование очага аборигенного вида осинной моли-пестрянки (*Phyllonorycter apparella* (Herrich-Schäffer 1855), Gracillariidae), проведенное в течение 2014–2017 гг. близ г. Ижевска, показало, что развитие комплекса паразитоидов минера было связано с ежегодным увеличением количества входящих в него видов (6, 9, 16, 19, соответственно) и сменой доминантных видов (*Pholetesor circumscriptus*) – (*Closterocerus trifasciatus* +

+ *Minotetrastichus frontalis*) – (*Cirrospilus pictus* + *C. trifasciatus* + *M. frontalis*) – (*Chrysocharis pentheus*), соответственно). Ежегодный рост показателя зараженности паразитоидами (до 70%) привел к затуханию очага *Ph. apparella* в 2018 г. (Ермолаев и др., 2022). Наконец, в-четвертых, показатели зараженности паразитоидами в период наблюдений оставались на низком уровне.

Таким образом, комплексы паразитоидов инвазивного вида липовой моли-пестрянки в Зауралье и Западной Сибири включают 21 вид наездников из семейств Pteromalidae, Eulophidae и Braconidae. *Chrysocharis viridis* (Eulophidae) впервые отмечен в качестве паразитоида минера. Роль паразитоидов как фактора смертности гусениц и куколок *Ph. issikii* в этих регионах была незначительной и варьировала в диапазоне от 1.9 ± 0.4 (Новосибирск) до $23.7 \pm 3.3\%$ (Омск).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность С.Ю. Синеву (Зоологический институт РАН) и А.В. Селиховкину (Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет) за поддержку работы на разных этапах ее реализации. Авторы благодарны В.В. Курбатову за помощь в сборе материала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гайвас А.А., Шевченко Н.Ю., Христич В.В., Лещина М.М., 2019. Моль дубовая широкоминирующая, вредитель дубовых насаждений ФГБОУ ВО Омский ГАУ // Сборник материалов Всерос. науч.-практ. конференции, посвященной 100-летию со дня рождения С.И. Леонтьева. Омск: Омский государственный аграрный университет. С. 443–447.
- Дубова широкомініуюча міль та інші мініуючі лускокрилі на дубі (біологія, ентомофаги та заходи боротьби), 2001. Ред. Зерова М.Д. Київ: Наука-Сервіс. 70 с.
- Ермолаев И.В., Ефремова З.А., Ижболдина Н.В., 2011. Паразитоиды как фактор смертности липовой моли-пестрянки (*Phyllonorycter issikii*, Lepidoptera, Gracillariidae) // Зоологический журнал. Т. 90. № 1. С. 24–32.
- Ермолаев И.В., Ефремова З.А., Домрачев Т.Б., 2018. О влиянии паразитоидов (Hymenoptera, Eulophidae) на выживаемость липовой моли-пестрянки (*Phyllonorycter issikii*, Lepidoptera, Gracillariidae) в Удмуртии // Зоологический журнал. Т. 97. № 2. С. 401–407.
- Ермолаев И.В., Ефремова З.А., Герасимова Н.А., Королёва Е.А., Лушников Н.Н., Петров А.И., Пчельников А.А., 2019. Паразитоиды (Hymenoptera) липовой моли-пестрянки (*Phyllonorycter issikii*, Lepidoptera, Gracillariidae) разных городов Российской Федерации и роль этих паразитоидов в смертности инвазивного вида // Зоологический журнал. Т. 98. № 4. С. 407–414.
- Ермолаев И.В., 2022. Паразитоиды (Hymenoptera) как фактор смертности *Cameraria ohridella* Deschka & Dimić, 1986 (Lepidoptera, Gracillariidae) // Российский журнал биологических инвазий. № 2. С. 18–37.
- Ермолаев И.В., Ефремова З.А., Куропаткина Ю.С., Егоренкова Н.Н., 2022. Изменение структуры комплекса паразитоидов (Hymenoptera, Eulophidae, Braconidae) в очаге осинового моли-пестрянки (*Phyllonorycter apparella*, Lepidoptera, Gracillariidae) / И.В. Ермолаев, З.А. Ефремова, Ю.С. Куропаткина, Е.Н. Егоренкова // Зоологический журнал. Т. 101. № 4. С. 409–416.
- Ефремова З.А., Мищенко А.В., 2008. Комплекс наездников-паразитоидов (Hymenoptera, Eulophidae) липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* (Lepidoptera, Gracillariidae) в Среднем Поволжье // Зоологический журнал. Т. 87. № 2. С. 189–196.
- Ивантер Э.В., Коросов А.В., 2011. Введение в количественную биологию. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ. 302 с.
- Кириченко Н.И., 2013. Липовая моль-пестрянка *Phyllonorycter issikii* в Западной Сибири: некоторые экологические характеристики популяции недавнего инвайдера // Сибирский экологический журнал. № 6. С. 813–822.
- Кириченко Н.И., Белокобыльский С.А., Кошелева О.В., 2022. Комплекс паразитоидов и их эффективность в контроле численности популяций липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* (Kumata) (Lepidoptera: Gracillariidae) в азиатской части России // Тезисы докладов XVI съезда Русского энтомологического общества. М.: МГУ. С. 132.
- Науменко Н.И., 2009. Островное местонахождение *Tilia cordata* Mill. в лесостепи Тобол-Ишимского междуречья: к 45-летию работы П.Л. Горчаковского о западносибирском крыле ареала липы мелколистной // Вестник Удмуртского университета. Биология. Науки о Земле. Вып. 2. С. 49–60.
- Bouček Z., Askew R.R., 1968. Index of Palaearctic Eulophidae (excl. Tetrastichinae). Index of Entomophagous Insects. Paris. 260 p.
- Kosheleva O.V., Belokobylskij S.A., Kirichenko N.I., 2022. The hymenopterous parasitoids of the lime leaf miner *Phyllonorycter issikii* (Kumata) (Lepidoptera: Gracillariidae) from its native and invaded regions in Asian Russia // Diversity. V. 14. № 9. 707. <https://doi.org/10.3390/d14090707>
- Yefremova Z., Mishchenko A., 2012. The preimaginal stages of *Minotetrastichus frontalis* (Nees) and *Chrysocharis laomedon* (Walker) (Hymenoptera: Eulophidae), parasitoids associated with *Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963) (Lepidoptera: Gracillariidae) // Journal of Natural History. V. 46. P. 1283–1305.

**PARASITIODS (HYMENOPTERA, EULOPHIDAE, BRACONIDAE)
AS A MORTALITY FACTOR FOR THE LIME LEAF MINER
(*PHYLLONORYCTER ISSIKII*, LEPIDOPTERA, GRACILLARIIDAE)
IN TRANS-URALIA AND WESTERN SIBERIA**

I. V. Ermolaev¹*, Z. A. Yefremova² , S. A. Belokobylskij³, Yu. A. Tyul'kin⁴, E. N. Yegorenkova⁵**

¹Botanic Garden Institute, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Ekaterinburg, 620130 Russia

²The Steinhardt Museum of Natural History, Tel Aviv University, Tel Aviv, 69978 Israel

³Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St.-Petersburg, 199034 Russia

⁴Tobolsk Complex Research Station, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Tobolsk, 626152 Russia

⁵Ulyanovsk State Pedagogical University, Ulyanovsk, 432071 Russia

*e-mail: ermolaev-i@yandex.ru

**e-mail: zyefremova@gmail.com

The assemblage of hymenopteran parasitoids associated with the invasive lime leaf miner, *Phyllonorycter issikii* (Lepidoptera, Gracillariidae) developing on the lime (*Tilia cordata*) was studied in the Kurgan Province (Madvezh'ye Lake), and in the cities of Tobolsk, Omsk, and Novosibirsk during 2018–2019. Twenty-one species of parasitoids of *Ph. issikii* were recognized: *Pteromalus* sp. (Pteromalidae), *Cirrospilus diallus*, *Ela-chertus* sp., *Hyssopus geniculatus*, *H. nigrifulus*, *Pnigalio mediterraneus*, *Pnigalio* sp., *Sympiesis dolichogaster*, *S. gordius*, *S. sericeicornis*, *Chrysocharis laomedon*, *Ch. pentheus*, *Ch. pubicornis*, *Ch. viridis*, *Chrysocharis* sp., *Neochrysocharis formosus*, *Minotetrastichus frontalis* (Eulophidae), *Colastes braconius*, *Apanteles* sp., *Pholete-sor circumscriptus* and *Cotesia* sp., (Braconidae). *Chrysocharis viridis* has been reported as a parasitoid of lime leaf miner for the first time. The role of the complex of parasitoids in the mortality of the miner is negligible, the mortality rate ranging from 1.9 ± 0.4 (Novosibirsk) to $23.7 \pm 3.3\%$ (Omsk).

Keywords: Chalcidoidea, Ichneumonoidea, *Chrysocharis viridis*, parasitoids, rate of parasitism

УДК 598.243.8;591.35;591.554

ПОЛОВАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ АГРЕССИВНОГО ПОВЕДЕНИЯ У ПТЕНЦОВ ОЗЕРНОЙ ЧАЙКИ (*LARUS RIDIBUNDUS*, *LARIDAE*, *CHARADRIIFORMES*) В ЕСТЕСТВЕННОЙ СРЕДЕ

© 2023 г. М. А. Минина^{а, *}, Е. Ю. Агафонова^б, А. В. Друзяка^{а, б}

^аИнститут систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск, 630091 Россия

^бНовосибирский государственный университет, Новосибирск, 630090 Россия

*e-mail: maff14@yandex.ru

Поступила в редакцию 22.02.2023 г.

После доработки 01.04.2023 г.

Принята к публикации 04.04.2023 г.

Проявления и механизмы половой дифференциации социального поведения чаек на птенцовой стадии онтогенеза остаются неизученными. Мы описали развитие агрессивного территориального поведения у самцов и самок озерной чайки в возрасте 1–4 недель, моделируя вторжение птенца-ровесника на гнездовую территорию. Мы также предположили, что половая дифференциация агрессивного поведения может быть результатом эскалации небольших ранних различий в поведенческой реакции на стресс между братьями и сестрами. Для проверки этого предположения исследовали связь между очередностью, с которой sibсы вступали в агрессивный контакт с нарушителем территории, и уровнем стресс-реактивности птенца относительно sibсов. Птенцов изолировали от социального окружения, индивидуально помещая в огороженную акваторию с островом посередине. Более продолжительные попытки выплыть за пределы акватории расценивали как более активную реакцию на стрессирующую ситуацию. В возрасте до 3 недель различия в агрессивности самцов и самок не проявлялись, однако реакция самцов на стресс была активнее, чем у их сестер, и тот птенец выводка, который показывал наиболее активную реакцию на стресс, первым нападал на нарушителя территории. На четвертой неделе жизни агрессивность самцов существенно возросла, и в разнополых выводках братья стали играть ведущую роль в защите гнездовой территории в отсутствие родителей, чаще атакуя нарушителя и производя больше агрессивных вокализаций. Таким образом, половая дифференциация территориального поведения у нелетных птенцов чайковых птиц показана нами впервые. Судя по нашим результатам, самцы, будучи более активными, успевают напасть на нарушителя раньше, чем их сестры. В естественных условиях птица-нарушитель территории не упорствует в пребывании на чужом гнезде, а уходит сразу, как только встретит отпор. Поэтому, вероятно, именно самцы, но не самки, в результате каждого такого конфликта накапливают опыт агрессивных взаимодействий и развивают свою способность реагировать агрессией на социальные вызовы.

Ключевые слова: чайковые птицы, онтогенез, половая дифференциация, агрессия, поведение, полевые исследования, поведенческий тип, индивидуальные особенности поведения

DOI: 10.31857/S0044513423060107, **EDN:** YOIMEY

Знания о поведенческих половых различиях и механизмах половой дифференциации поведения животных необходимы при изучении самых разных вопросов поведенческой экологии: от фенотипических последствий переноса материнских гормонов (Groothuis et al., 2019; Tschirren, 2015; Podmokła et al., 2018) до адаптивного значения индивидуальных особенностей поведения на разных стадиях онтогенеза (Groothuis, Trillmich, 2011). Колониальные чайковые птицы — ценный объект для решения этих вопросов: по продолжительности жизни, уровню гнездового консерватизма, доступности колоний для исследователя

большинство чайковых отвечает критериям т.н. “модельных видов” (Раттисте, 1981; Харитонов, 2011). Однако механизмы и проявления половой дифференциации социального поведения птенцов чаек, в период от момента вылупления до подъема на крыло, изучены недостаточно.

У чайковых птиц половой диморфизм, в т.ч. поведенческий, выражен в сравнительно небольшой степени (Van Rhijn, 1985). Для взрослых птиц ряда видов чаек (*Larus occidentalis* — Pierotti, Annett, 1994; *L. delawarensis* — Southern, 1981; *L. atricilla* — Burger, Beer, 1975; *L. argentatus*; *L. ridibundus* — Tinbergen, 1956; *L. marinus* — Butler, Janes-Butler, 1983)

в период размножения описаны количественные половые различия в проявлениях территориальной агрессивности. Введение тестостерона и эстрогена неполовозрелым особям ацтекской чайки (*L. atricilla*) привело к более значительному повышению частоты агрессивных вокализаций у самцов по сравнению с самками (Terkel et al., 1976). Этот эксперимент показывает, что различия в концентрациях половых гормонов, циркулирующих в плазме крови в момент проявления агрессии, — не единственный фактор, ответственный за половую дифференциацию агрессивного поведения у чаек. Следовательно, нельзя полностью исключить проявления половых различий агрессивного поведения у чаек вне сезона размножения, в т.ч. у нелетных птенцов. В естественной среде птенцы озерной чайки проявляют территориальную агрессию уже с двухнедельного возраста (Groothuis, 1989a). Однако нам не известно ни одно исследование, описывающее относительные вклады птенцов-самцов и птенцов-самок в защиту гнездовой территории. Ряд работ демонстрирует отсутствие значимых половых различий в поведении птенцов озерной чайки, выращенных в неволе (Groothuis, 1992; Eising et al., 2006). Однако при содержании в авиарии неизбежно нарушается естественный порядок социальных взаимодействий птенцов с родителями, сибсами и соседями по колонии. В то же время, социальные факторы не только участвуют в процессе формирования агрессивных демонстраций у чайковых птиц (Groothuis, 1992; Groothuis, Van Mulekom, 1991; Ros et al., 2002), но могут способствовать половой дифференциации агрессивного поведения у некоторых социальных позвоночных (Sabbi et al., 2021).

Мы предполагаем, что в естественных условиях половые различия в агрессивности птенцов колониальных чайковых птиц могут проявляться еще до того, как птенцы покинут гнездовую колонию, и их формированию способствует эскалация изначально небольших поведенческих различий между братьями и сестрами. Эта работа посвящена экспериментальной проверке наших предположений на примере свободноживущих птенцов озерной чайки.

Для фиксации различий между индивидуальными поведенческими характеристиками братьев и сестер мы выбрали “Закрытое поле” — тест, разработанный для оценки реакции на стресс у птенцов чайковых птиц. Мы описали возрастную динамику реакции на стресс у самцов и самок в возрасте от 1 до 4 недель, исследовали индивидуальную устойчивость этой характеристики, а также половые различия на уровнях колонии и выводка. Для того чтобы описать возрастную динамику и половые различия территориального поведения, для каждого из выводков моделировали ситуацию

нарушения гнездовой территории птенцом-ровесником. Наконец, мы проверили, существует ли связь между очередностью, с которой сибсы вступали в агрессивный контакт с нарушителем территории, и внутривыводковыми различиями стресс-реактивности, и исследовали зависимость этой связи от возраста птенцов.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Место сбора материала и объекты исследования

Исследования проводились в 2019 г. в колонии озерных чаек, в пойме р. Карасук (53.717° с.ш., 77.917° в.д.), в Карасукском р-не Новосибирской обл. Из центральной части колонии, насчитывавшей около 300 гнездовых пар, выбрали участок, включавший 100 гнезд. На стадии насиживания гнезда пронумеровали и огородили плавучими загородками из древесноволокнистой плиты и пенопласта, группами по 10–15 гнезд, что позволило регулярно отлавливать птенцов. Каждого птенца в день вылупления метили алюминиевым кольцом с индивидуальным номером (Chick). Для каждого птенца фиксировали номер родного гнезда (Nest) и дату вылупления, для погибших — дату смерти. В возрасте 28 дней производили забор крови для определения пола.

Определение пола

Пол птенцов (Sex) определяли методом амплификации интронов генов CHD1 половых хромосом (Griffiths et al., 1998). Геномную ДНК экстрагировали из 100 мкл образца крови с помощью набора реагентов AmpliPrime DNA-sorb-B по протоколу изготовителя. ПЦР проводили в объеме 25 мкл, с помощью праймеров 2550 F и 2718 R (Fridolfsson, Ellegren, 1999), набора реагентов BioMaster HS-Taq PCR-Color (2×) и амплификатора Surecycler 8800. Температурный профиль включал начальную денатурацию при 94°C в течение 2 мин. Отжиг проводился по схеме “touchdown” со снижением температуры на 1°C за цикл, от 60 до 50°C, и 25–35 дополнительными циклами при 50°C. Продолжительность денатурации при 94°C составляла 30 с, отжига — 30 с, продолжительность элонгации при 72°C — 30–40 с.

Тест “Закрытое поле”

В тесте “Закрытое поле” оценивали поведенческие реакции птенцов на стресс, вызванный изоляцией от родного гнезда и привычного социального окружения. Установка для проведения теста, расположенная за пределами колонии, представляет собой огороженную акваторию 2 × 2 м с участком суши посередине. Попав в “За-

крытое поле”, птенцы сначала пытаются выбраться из него, плавая вдоль стенок, затем выходят на сушу и, как правило, остаются там до конца эксперимента. В качестве параметра реакции на стресс вычисляется десятичный логарифм времени от начала эксперимента до выхода на сушу (“задержка выхода на сушу”, Landing) в секундах. Чем продолжительнее задержка выхода на сушу, тем активнее реакция на стресс. Изначально тест был разработан для тестирования выводков птенцов (Минина и др., 2018) и в настоящей работе впервые применялся индивидуально. Тест проводили трижды с каждым птенцом: в возрасте (Age) 1, 2 и 3 недель (9-, 15- и 21-й день соответственно). Поведение птенцов фиксировалось с помощью видеокамеры Panasonic HC-V260, установленной на штативе на расстоянии 1 м от огороженной акватории. После включения видеокамеры экспериментатор помещал птенца в центр установки, на воду, рядом с участком суши, и немедленно уходил на 20 мин. За это время 95% птенцов успевали выбраться на сушу. Для оставшихся 5% продолжительность задержки выхода на сушу считали равной 1200 с.

Индекс массы

Чтобы исключить влияние физической кондиции птенцов на поведение в тесте “Закрытое поле”, вычисляли индекс массы (BC) как процентное отклонение наблюдаемой массы птенца от ожидаемой. Ожидаемую массу рассчитывали на основе линейной регрессии по длине цевки, отдельно для каждого возраста. Измерения проводили в возрасте 9, 15 дней и 21 дня, после теста “Закрытое поле”. Длину цевки измеряли линейкой с точностью 0.5 мм. Взвешивали на электронных весах с точностью 0.1 г.

Тест “Нарушитель”

В этом тесте оценивали реакцию выводка на нарушение гнездовой территории. За сутки до эксперимента вокруг целевого гнезда огораживали участок диаметром 150 см. Для индивидуального распознавания птенцов на их головы и крылья спиртовым раствором бриллиантового зеленого наносили уникальные в пределах выводка комбинации цветowych меток (Харитонов, 1983). После привыкания, в загородку на 10 мин подсаживали птенца-нарушителя — ровесника хозяев. Нарушители жили в другой части колонии, не участвовали в других экспериментах и ранее не встречались с подопытными. Для каждого птенца-хозяина учитывали количество прямых атак (клевок) нарушителя и агрессивных криков, а также время задержки первого проявления агрес-

сии (включая прямые атаки, агрессивные крики и преследование) в секундах. Для приведения времени задержки агрессии к нормальному распределению вычисляли десятичный логарифм этого показателя. Тест проводили с выводками трех возрастных групп: 1 неделя (10–12 дней), 2 недели (16–18 дней) и 3 недели (23–27 дней), через 1–6 дней после соответствующих тестов “Закрытое поле”. Поведение птенцов фиксировалось с помощью видеокамеры Panasonic HC-V260, установленной на штативе, в 1.0–1.5 м от целевого гнезда. После включения видеокамеры экспериментатор помещал птенца-нарушителя на огороженный для эксперимента участок и отходил на расстояние 10–20 м от загородки так, чтобы птенцы не могли его видеть.

Анализ данных

Статистические анализы проводились в программе Statistica 6.0 и среде R. Проверяемые гипотезы считали принятыми при вероятности обратной гипотезы $p < 0.05$. При необходимости устранения эффекта множественных сравнений использовали поправку Беньямини–Хохберга.

Для птенцов в возрасте 1–2 недель распределения параметров агрессивного поведения отличались от нормальных и содержали много нулевых значений. Поэтому для анализа этих данных мы использовали методы непараметрической статистики. Параметры агрессивного поведения трехнедельных птенцов были распределены нормально, для их анализа мы использовали методы параметрической статистики.

Возрастную динамику поведения птенцов в тесте “Закрытое поле” описали с помощью ANOVA повторных измерений. Индивидуальные и половые различия продолжительности задержки выхода на сушу исследовали с помощью смешанных линейных моделей (General Linear Models, GLM).

Индивидуальную устойчивость продолжительности задержки выхода на сушу исследовали на двух временных промежутках (1–2 недели и 2–3 недели) с помощью модели “Landing ~ Age + Sex + Age × Sex + BC + (1|Chick)”. В качестве оценки устойчивости использовали внутриклассовый коэффициент корреляции (Intra-class Correlation Coefficient, ICC), который рассчитывали с помощью пакета R rptR (Schielzeth et al., 2019). Для исследования половых различий поведенческой реакции на стресс и ее связи с агрессивностью использовали возрастной интервал 2–3 недели, на котором воспроизводимость продолжительности задержки выхода на сушу была статистически значимой. Описание половых различий на уровне средних по колонии значений проводили с помощью модели “Landing ~ Age + Sex + Age × Sex +

Таблица 1. Объем материала

Показатель	Тест “Нарушитель”			Тесты 1–3 “Закрытое поле”
	1 неделя	2 недели	3 недели	
Выводки из 2 птенцов	2/0	6/0	2/2	18/18
Выводки из 3 птенцов	9/3	12/6	18/3	36/15
Самцы	4	10	9	38
Самки	9	13	18	47

Примечания. Для теста “Нарушитель” представлены количественный состав выводков и половой состав каждой из возрастных групп. Половой состав учтен на момент, когда старшему птенцу выводка было 9 дней. Состав выводков отражен в виде количества птенцов в смешанных/однополых выводках.

Таблица 2. Возрастная динамика параметров реакции птенцов озерной чайки на нарушителя гнездовой территории

Показатель агрессивности		10–12 дней	16–18 дней	23–27 дней	<i>p</i>
Продолжительность задержки агрессии, с	Самки	600 [376, 600]	567 [92, 600]	244 [100, 600]	0.436
	Самцы	227 [72, 600]	464 [157, 600]	61 [48, 213]	0.070
Количество прямых атак, акт	Самки	0 [0, 1]	0.3 [0, 2.5]	1 [0, 3]	0.589
	Самцы	0.5 [0, 2.5]	0.5 [0, 1]	3 [2.5, 3.5]	0.060
Количество агрессивных криков, акт	Самки	0 [0, 0]	0 [0, 0]	0.2 [0, 0.7]	0.161
	Самцы	0 [0, 0]	0.3 [0, 0.5]	3 [1.3, 3.7]	<0.001

Примечания. Для каждого показателя и каждой половозрастной группы приведены медиана [нижний квартиль, верхний квартиль]. *p* – статистическая значимость возрастных различий по тесту Краскела–Уоллиса.

+ BC”, на уровне выводков – “Landing ~ Age + Sex + Age × Sex + + BC + (1|Nest)”.

Для исследования связи между агрессивностью и поведенческой реакцией на стресс на уровне выводков, птенцов разделили на 2 группы: реагировавших на нарушителя первыми и реагировавших на нарушителя после sibсов, и для каждого птенца рассчитали отклонение активности (десятичного логарифма времени задержки выхода на сушу) от среднего по выводку значения. Для выявления связи использовали ANOVA, где отклонение активности было откликом, а возрастная группа и очередность проявления агрессии были объясняющими переменными.

Объем материала

Количество птенцов из выводков с известным половым составом и количество птенцов определенного пола, участвовавших в экспериментах “Закрытое поле” и “Нарушитель”, представлено в табл. 1.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Возрастная динамика агрессивности у самцов и самок

У самок не было выявлено возрастных различий по параметрам агрессивного поведения (табл. 2). У самцов уменьшение продолжительности задержки агрессии и рост количества прямых атак не были статистически значимыми (табл. 2). Трехнедельные самцы издавали больше агрессивных криков, чем двухнедельные (табл. 2, *p* = 0.002).

Половые различия в проявлениях агрессивности

В возрасте одной недели размер выборки был недостаточен для корректного сравнения агрессивности братьев и сестер. В двухнедельном возрасте наиболее агрессивные самки каждого выводка не отличались от братьев по реакции на нарушителя (Критерий Вилкоксона, *N* = 7, задержка агрессии, с, *T* = 10.0, *p* = 0.499; количество прямых атак, *T* = 11.5, *p* = 0.673; количество агрессивных криков, *T* = 9.5, *p* = 0.834). В возрасте трех

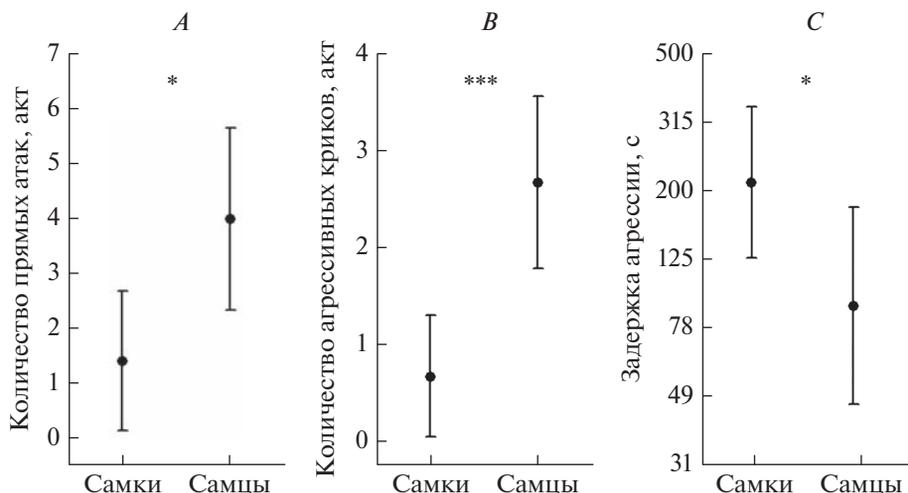


Рис. 1. Половые различия в реакции трехнедельных птенцов озерной чайки на нарушителя гнездовой территории: *A* – прямые атаки, *B* – агрессивные крики, *C* – продолжительность задержки агрессии в логарифмическом масштабе. Кружками обозначены средние значения, усиками – 95% доверительные интервалы, * $p < 0.05$, *** $p < 0.001$, ANOVA.

недель наиболее агрессивные самки каждого выводка не отличались от братьев по продолжительности задержки агрессии (парный Т-тест, $N = 9$, $T = 1.825$, $p = 0.105$), но совершали значительно меньше прямых атак ($T = 2.582$, $p < 0.033$) и издавали меньше агрессивных криков ($T = 3.941$, $p < 0.004$).

Без учета братско-сестринских отношений, в трехнедельном возрасте самцы проявили большую агрессивность, чем самки, по всем параметрам ($F(3, 22) = 5.210$, $p = 0.007$; рис. 1).

Возрастная динамика и индивидуальная устойчивость поведения в тесте “Закрытое поле”

В повторных тестах “Закрытое поле” самки выходили на сушу быстрее, чем в первичном ($F(2, 54) = 9.416$, $p < 0.001$; рис. 2). У самцов средняя продолжительность задержки выхода на сушу не менялась ($F(2, 42) = 1.374$, $p = 0.264$; рис. 2).

На интервале между первым и вторым тестами, у 2–3-недельных птенцов, индивидуальная устойчивость продолжительности задержки выхода на сушу была незначительной ($N = 53$, $R = 0.07 \pm 0.07$, $p_{\text{perm}} = 1.000$, $p_{\text{LTR}} = 1.000$). На интервале между повторными тестами, у 2–3-недельных птенцов, продолжительность задержки выхода на сушу продемонстрировала значимую индивидуальную устойчивость ($N = 58$, $R = 0.25 \pm 0.11$, $p_{\text{LTR}} = 0.022$, $p_{\text{perm}} = 0.046$), что позволило нам использовать этот параметр как оценку реакции на стресс.

Половые различия реакции на стресс

Самцы в возрасте 2–3 недели проявляли более активную реакцию на стрессорную ситуацию, чем самки, как на уровне среднего по колонии значения ($F(1, 135) = 7.604$, $p = 0.007$), так и в пределах выводка ($F(1, 100) = 4.298$, $p = 0.041$).

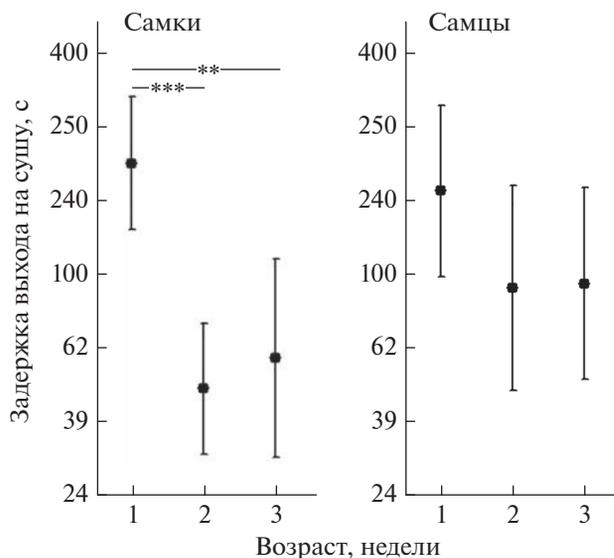


Рис. 2. Возрастная динамика поведения самок и самцов в тесте “Закрытое поле”. Задержка выхода на сушу представлена в логарифмическом масштабе. Кружками обозначены средние значения, усиками – 95% доверительные интервалы. ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$, Post Hoc LSD.

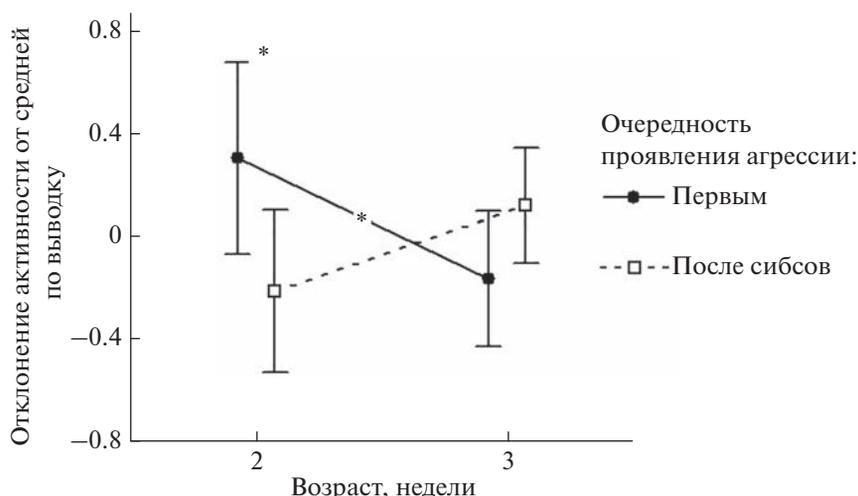


Рис. 3. Связь между реакцией на нарушителя гнездовой территории и активностью в тесте “Закрытое поле”. Кружки и квадратами обозначены средние значения, усиками – 95% доверительные интервалы. * $p < 0.05$, Post Hoc LSD.

Связь между территориальным поведением и реакцией на стресс на уровне выводка

В возрасте двух недель птенцы, первыми проявлявшие агрессию по отношению к нарушителю гнездовой территории, были активнее своих sibсов (эффект взаимодействия между возрастом и очередностью проявления агрессии: $F(1, 32) = 7.450$, $p = 0.010$; рис. 3). В трехнедельном возрасте активность наиболее агрессивных из sibсов снизилась, и связь между относительной агрессивностью и активностью sibсов исчезла (рис. 3).

ОБСУЖДЕНИЕ

По нашим данным, самцы озерной чайки, выросшие в естественных условиях, были и агрессивнее, и активнее самок. Развитие территориального поведения птенцов этого вида подробно изучено в условиях авиария (Groothuis, 1989, 1989a; Groothuis, Van Mulekom, 1991; Groothuis, Meeuwissen, 1992; Groothuis, 1992; Ros et al., 2002). Однако половая дифференциация агрессивности птенцов у озерной чайки ранее не отмечалась (Groothuis, 1992; Eising et al., 2006). Известно, что даже у взрослых озерных чаек пол птицы практически не отражается на характере брачных и территориальных демонстраций (Van Rhijn, 1985; Виксне, 1988). В защите гнездовой территории принимают участие оба партнера, хотя самец играет в ней ведущую роль и сохраняет за собой территорию в случае распада пары (Харитонов, Зубакин, 1984). Вероятно, из-за того что половые различия в поведении взрослых птиц малы, половой дифференциации поведения птенцов чаек долгое время не уделялось внимания.

В нашем исследовании половые различия в агрессивности свободноживущих птенцов озерной чайки впервые проявились на четвертой неделе жизни, а различия в поведенческой реакции на стресс – уже в возрасте 2–3 недель. При этом птенцы, первыми реагировавшие на нарушителя гнездовой территории в возрасте двух недель, отличались от своих sibсов более активной реакцией на стресс. Таким образом, половые различия в реакции на стресс проявляются и при защите гнездовой территории. Вероятно, благодаря этому, изначально незначительные различия в территориальной агрессивности самцов и самок могут становиться более выраженными под влиянием социального фактора. Можно предположить, что в естественных условиях, где птица-нарушитель территории не упорствует в пребывании на чужом гнезде, а уходит сразу, как только встретит отпор, более активные самцы успевают напасть на нарушителя раньше, чем их сестры. Каждое такое событие не только обогащает самцов опытом агрессивных контактов, но и лишает подобного опыта самок. Накопление опыта агрессивных взаимодействий, в соответствии с гипотезой вызова, сформулированной Вингфилдом с соавторами (Wingfield et al., 1990) и подтвержденной в отношении птенцов озерной чайки (Ros et al., 2002), открывает возможность для увеличения чувствительности ЦНС к кратковременным повышению уровня тестостерона в плазме крови, что позволяет еще быстрее реагировать агрессией на социальные вызовы.

Отчасти аналогичный механизм дифференцированного накопления опыта агрессивных взаимодействий самцами и самками был показан в исследовании Сабби с соавторами (2021). Самцы

молодых шимпанзе чаще подвергались агрессии со стороны взрослых, т.к. сами проявляли агрессию несколько чаще, чем самки (Sabbi et al., 2021).

Связь между агрессивностью птенцов и поведенческой реакцией на стресс, обнаруженная в двухнедельном возрасте, пропала уже через неделю. Нам не кажется, что это противоречит выдвинутой нами гипотезе, поскольку в возрасте 3 недель половая дифференциация агрессивного поведения уже проявилась на уровне выводков и, очевидно, могла продолжить свое развитие независимо от других поведенческих характеристик. Кроме того, более агрессивные птенцы могли продолжать осуществлять частые агрессивные контакты с сородичами и, как следствие, поддерживать высокий уровень тестостерона в плазме крови. Постнатальное повышение уровня тестостерона, в свою очередь, может оказывать разнонаправленные влияния на изначально положительно связанные между собой поведенческие характеристики, например на агрессивность и выпрашивание у птенцов озерной чайки (Groothuis, Ros, 2005).

Можно заключить, что в естественных условиях половая дифференциация территориального поведения у чаек может происходить задолго до подъема на крыло, при этом социальная среда обитания птенцов может способствовать усилению изначально небольших поведенческих различий внутри выводка. Зависимость эффекта пренатальных воздействий от пола эмбриона, экспериментально показанная в ряде исследований на птицах (Von Engelhardt et al., 2006; Carere, Balthazart, 2007; Rokka et al., 2014), создает широкий спектр возможностей для формирования таких изначально различий.

Согласно концепции Лофтуса с соавторами (Loftus et al., 2021), высокая изменчивость индивидуальных поведенческих характеристик в пределах группы животных способствует распределению социальных ролей между ее членами и поэтому дает такой группе адаптивное преимущество. Выводок колониальных чайковых птиц является группой родственных особей, вынужденных согласованно действовать в обширном спектре различных жизненных ситуаций, включая прибытие родителя с порцией корма, нападение хищника или нарушение гнездовой территории конспецификом. У колониальных чайковых птиц способность выводка противостоять вторжениям конспецификов на гнездовую территорию безусловно важна для выживания птенцов: птенцы с соседних гнезд могут своровать еду у выводка, а взрослые птицы (особенно это характерно для крупных чаек) могут съесть и самих птенцов (Гаузер, 1981; Зыкова, Панов, 1983). Распре-

деление ролей между братьями и сестрами при защите гнездовой территории укладывается в концепцию Лофтуса: в лице агрессивного самца выводок приобретает специализированного, а значит более эффективного защитника. Сходство поведенческих типов у птенцов одного выводка, обеспечиваемое генетической общностью и одинаковыми условиями развития, создает препятствие для внутривыводковой вариативности индивидуального поведения, а значит и для эффективного распределения задач внутри такой группы. Вероятно, ранняя половая дифференциация, обнаруженная нами, — один из немногих факторов, позволяющих преодолеть это препятствие.

ФИНАНСИРОВАНИЕ И БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубокую благодарность А.Ю. Зотову и В.Б. Вихореву за активное участие в полевых исследованиях, Я.Р. Телегиной за помощь в определении пола птенцов, а также заведующему Карасукского научного стационара ИСиЭЖ СО РАН, Новосибирск, В.А. Шило за предоставленную возможность проведения исследований и сбора экспериментального материала.

Работа выполнена при поддержке программы ФНИ государственных академий наук на 2021–2025 гг., FWGS-0247-2021-0003.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы — М.А. Минина, Е.Ю. Агафонова и А.В. Друзьяка — заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Все процедуры с животными, выполненные в данной работе, соответствуют этическим стандартам.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Виксне Я.А., 1988. Озерная чайка — *Larus ridibundus* Linnaeus, 1766 // Птицы СССР. Чайковые. Под ред. В.Д. Ильичева, В.А. Зубакина. М.: Наука. С. 85–98.
- Гаузер М.Е., 1981. Значение места расположения гнезда для выживаемости птенцов в колониях пестронозой крачки на островах Красноводского залива // Экология и охрана птиц. Тез. докл. VII Всесоюз. орнитол. конф. Кишинев. С. 55–56.
- Зыкова Л.Ю., Панов Е.Н., 1983. Влияние численности и плотности гнездовых поселений на успех размножения у хохотуньи *Larus argentatus cachinnans* // Зоологический журнал. Т. 52. № 10. С. 1533–1540.
- Минина М.А., Телегина Я.Р., Друзьяка А.В., 2018. Влияние условий раннего развития на формирование индивидуальных поведенческих характеристик у птенцов озерной чайки (*Larus ridibundus*) // Материалы Всерос. конф., посвященной 120-летию со-

- дня рождения проф. Г.П. Дементьева, Звенигород, 27 сентября—1 октября. С. 246—253.
- Раттиссте К., 1981. Методика изучения демографии сизой чайки в Эстонской ССР // Научные основы обследования колониальных гнездовых околородных птиц. Под ред. В.Е. Флинта. М.: Наука. С. 97—107.
- Харитонов С.П., 1987. Опыт отлова и мечения некоторых видов околородных птиц. Кольцевание и мечение животных, 1983—1984 годы. М.: Наука. С. 10—27.
- Харитонов С.П., Зубакин В.А., 1984. Процесс формирования пар у озерных чаек // Зоологический журнал. Т. 63. № 1. С. 95—104.
- Харитонов С.П., 2011. Пространственно-этологическая структура колоний околородных птиц // Зоологический журнал. Т. 90. № 7. С. 846—860.
- Burger J., Beer C.G., 1975. Territoriality in the Laughing Gull (*L. atricilla*) // Behaviour. V. 55. № 3—4. P. 301—319.
- Butler R.G., Janes-Butler S., 1983. Sexual differences in the behavior of adult Great Black-backed Gulls (*Larus marinus*) during the pre-and post-hatch periods // The Auk. V. 100. № 1. P. 63—75.
- Carere C., Balthazart J., 2007. Sexual versus individual differentiation: the controversial role of avian maternal hormones // Trends in Endocrinology & Metabolism. V. 18. № 2. P. 73—80.
- Eising C.M., Müller W., Groothuis T.G.G., 2006. Avian mothers create different phenotypes by hormone deposition in their eggs // Biology letters. V. 2. № 1. P. 20—22.
- Fridolfsson A.K., Ellegren H., 1999. A simple and universal method for molecular sexing of non-ratite birds // Journal of avian biology. P. 116—121.
- Griffiths R., Double M.C., Orr K., Dawson R.J., 1998. A DNA test to sex most birds // Molecular ecology. V. 7. № 8. P. 1071—1075.
- Groothuis T.G.G., Ros A.F.H., 2005. The hormonal control of begging and early aggressive behavior: experiments in black-headed gull chicks // Hormones and Behavior. V. 48. № 2. P. 207—215.
- Groothuis T.G.G., Trillmich F., 2011. Unfolding personalities: the importance of studying ontogeny // Developmental Psychobiology. V. 53. № 6. P. 641—655.
- Groothuis T., 1989. On the ontogeny of display behaviour in the black-headed gull: I. The gradual emergence of the adult forms // Behaviour. V. 109. № 1—2. P. 76—123.
- Groothuis T., 1989a. On the ontogeny of display behaviour in the black-headed gull: II. Causal links between the development of aggression, fear and display behaviour: emancipation reconsidered // Behaviour. P. 161—204.
- Groothuis T., 1992. The influence of social experience on the development and fixation of the form of displays in the black-headed gull // Animal behaviour. V. 43. № 1. P. 1—14.
- Groothuis T., Meeuwissen G., 1992. The influence of testosterone on the development and fixation of the form of displays in two age classes of young black-headed gulls // Animal Behaviour. V. 43. № 2. P. 189—208.
- Groothuis T., Van Mulekom L., 1991. The influence of social experience on the ontogenetic change in the relation between aggression, fear and display behaviour in black-headed gulls // Animal behaviour. V. 42. № 6. P. 873—881.
- Groothuis T.G., Hsu B.Y., Kumar N., Tschirren B., 2019. Revisiting mechanisms and functions of prenatal hormone-mediated maternal effects using avian species as a model // Philosophical Transactions of the Royal Society B. V. 374. № 1770. P. 20180115.
- Loftus J.C., Perez A.A., Sih A., 2021. Task syndromes: linking personality and task allocation in social animal groups // Behavioral Ecology. V. 32. № 1. P. 1—17.
- Pierotti R., Annett C., 1994. Patterns of aggression in gulls: asymmetries and tactics in different social categories // The Condor. V. 96. № 3. P. 590—599.
- Podmokła E., Drobniak S.M., Rutkowska J., 2018. Chicken or egg? Outcomes of experimental manipulations of maternally transmitted hormones depend on administration method meta-analysis // Biological Reviews. V. 93. № 3. P. 1499—1517.
- Rokka K., Pihlaja M., Siitari H., Soulsbury C.D., 2014. Sex-specific differences in offspring personalities across the laying order in magpies *Pica pica* // Behavioural processes. V. 107. P. 79—87.
- Ros A.F.H., Dieleman S.J., Groothuis T.G.G., 2002. Social stimuli, testosterone, and aggression in gull chicks: support for the challenge hypothesis // Hormones and Behavior. V. 41. № 3. P. 334—342.
- Sabbi K.H., Emery Thompson M., Machanda Z.P., Otali E., Wrangham R.W., Muller M.N., 2021. Sex differences in early experience and the development of aggression in wild chimpanzees // Proceedings of the National Academy of Sciences. V. 118. № 12. C. e2017144118.
- Schielzeth H., Nakagawa S., Stoffel M., 2019. rptR: repeatability estimation for Gaussian and nonGaussian data. Available from: <https://rdrr.io/cran/rptR/man/rpt.html> [Accessed 27.07.21]
- Southern L.K., 1981. Sex-related differences in territorial aggression by Ring-billed Gulls // The Auk. P. 179—181.
- Terkel A.S., Moore C.L., Beer C.G., 1976. The effects of testosterone and estrogen on the rate of long-calling vocalization in juvenile laughing gulls, *Larus atricilla* // Hormones and Behavior. V. 7. № 1. P. 49—57.
- Tinbergen N., 1956. On the functions of territory in gulls // Ibis. V. 98. № 3. P. 401—411.
- Tschirren B., 2015. Differential effects of maternal yolk androgens on male and female offspring: a role for sex-specific selection? // PLoS One. V. 10. № 7. P. e0133673.
- Van Rhijn J., 1985. Black-headed gull or black-headed girl? On the advantage of concealing sex by gulls and other colonial birds // Netherlands Journal of Zoology. V. 35. P. 87—102.
- Von Engelhardt N., Carere C., Dijkstra C., Groothuis T.G.G., 2006. Sex-specific effects of yolk testosterone on survival, begging and growth of zebra finches // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. V. 273. № 1582. P. 65—70.
- Wingfield J.C., Hegner R.E., Dufy Jr.A.M., Ball G.F., 1990. The “challenge hypothesis”: theoretical implications for patterns of testosterone secretion, mating systems, and breeding strategies // The American Naturalist. V. 136. № 6. P. 829—846.

SEXUAL DIFFERENTIATION OF AGGRESSIVE BEHAVIOR IN THE CHICKS OF THE BLACK-HEADED GULL (*LARUS RIDIBUNDUS*, LARIDAE, CHARADRIIFORMES) IN THE NATURAL ENVIRONMENT**M. A. Minina^{1, *}, E. Yu. Agafonova², A. V. Druzyaka^{1, 2}**¹*Institute of the Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, 630091 Russia*²*Novosibirsk State University, Novosibirsk, 630090 Russia***e-mail: maff14@yandex.ru*

Sexual differentiation of social behavior in gulls and its mechanisms remain unexplored beyond the breeding season. We described the development of aggressive territorial behavior in males and females of black-headed gulls at the age of 1–4 weeks, modeling the intrusion of a peer to the nesting territory. We also hypothesized that the sex differentiation of aggressive behavior may appear as a consequence of the development of small early differences between siblings in behavioral stress response. To test this assumption, we investigated the relationship between the priority among brood in aggressive contact with the intruder, and the within-broods level of activity of a chick to stress. To measure the behavioral stress response, we used the social isolation of chicks within a small water area with an island in the middle. Longer attempts to swim outside the fenced area were regarded as a more proactive stress response. At the age of up to 3 weeks, there were no sex differences in the aggressiveness, but the stress response of males was more proactive than that of their sisters, and a more proactive chick in the brood was usually the first to attack the intruder. At the fourth week of life, the aggressiveness of males increased significantly, and in broods of two sexes, brothers began to play a leading role in protecting the nesting territory in the absence of parents. They attacked the intruder more often and made aggressive calls more frequently. Thus, we were the first to reveal sexual differentiation of territorial behavior in gull chicks in the pre-fledging period. Our results suggest that under natural conditions, where the intruder does not persist in staying in the other nest, but recedes immediately when counteracted, more proactive males use to attack the intruder earlier than sisters do. As a result, they gain experience of aggressive interactions, and develop higher abilities of aggressive responses to social challenges.

Keywords: ontogeny, aggression, behavior, field research, behavioral type, individual behavioral traits

УДК 591.2:599.742.2

ВСТРЕЧАЕМОСТЬ ПАТОГЕНОВ В БАРЕНЦЕВОМОРСКОЙ СУБПОПУЛЯЦИИ БЕЛЫХ МЕДВЕДЕЙ (*URSUS MARITIMUS*)

© 2023 г. С. В. Найденко^а, *, П. С. Ключникова^а, Е. А. Иванов^а, И. Н. Мордвинцев^а, **, Н. Г. Платонов^а, А. И. Исаченко^б, Р. Е. Лазарева^б, В. В. Рожнов^а

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

^бООО «Арктический Научный Центр», Москва, 119333 Россия

*e-mail: snaidenko@mail.ru

**e-mail: ilia.mordvintsev@gmail.com

Поступила в редакцию 05.03.2023 г.

После доработки 17.04.2023 г.

Принята к публикации 29.04.2023 г.

Проанализирована серопозитивность белых медведей баренцевоморской субпопуляции к восьми патогенам: вирусу чумы плотоядных, вирусу простого герпеса, парвовирусу, токсоплазме, трихинелле (*Trichinella* sp.), микоплазме (*Mycoplasma* sp.), кандиде (*Candida* sp.) и хламидии (*Chlamydia* sp.). Серопозитивные животные выявлены к вирусу чумы плотоядных и трихинелле. Максимальной была доля серопозитивных животных к трихинелле. В последние 10 лет в исследуемом районе отмечено увеличение доли серопозитивных животных к трихинелле и вирусу чумы плотоядных.

Ключевые слова: серопозитивность, Земля Франца-Иосифа, Новая Земля, белый медведь, вирус чумы плотоядных, трихинелла

DOI: 10.31857/S0044513423070097, **EDN:** PDJPLI

Быстрые изменения современного мира связаны в первую очередь с антропогенным воздействием на естественные экосистемы. Взаимодействие человека с другими видами организмов и их влияние на экосистемы в целом носят самый разнообразный характер и далеко не всегда напрямую связаны с прямым истреблением видов, как в рамках законного промысла, так и при нелегальной добыче. Развитие территорий, уничтожение естественных местообитаний или их фрагментация, связанная, например, с уничтожением лесных массивов или постройкой автомагистралей, препятствуют свободному перемещению животных (Goosem, 2007; Naidenko et al., 2021) и, следовательно, потоку генов (McManus et al., 2014; Schlaepfer et al., 2018). Изолированные группировки животных, как правило, обладают сниженным генетическим разнообразием (Henry et al., 2009; Sorokin et al., 2016), что может вести к снижению иммунной устойчивости (Reid et al., 2007; Cartwright et al., 2011), снижению успешности размножения (Hedrick, Fredrickson, 2010; Erofeeva et al., 2022), замедлению развития детенышей (Ralls et al., 1988; Erofeeva et al., 2020) и повышенному риску заболеваний (Coltman et al., 1999; Spielman et al., 2004). Эти изменения наиболее значительны в регионах, где антропогенное воздействие

на природу наиболее сильно выражено в связи с высокой плотностью присутствия человека (Goosem, 2007).

Иная ситуация складывается в арктическом регионе. Численность людей здесь невысока, развитие инфраструктуры несравнимо с таковым в большинстве других регионов. Прямое воздействие человека на млекопитающих в этих регионах невелико, и на первый план выдвигается опосредованное влияние человека на экосистемы. Одним из таких воздействий на арктические экосистемы могут быть изменения климата в последние годы и, как следствие, изменение среды обитания арктических видов: более раннее таяние льдов у материка, более позднее их образование, повышение среднегодовой температуры (Corell et al., 2006; Barber et al., 2008). Это существенно меняет жизненный цикл целого ряда арктических видов: например, белые медведи все чаще остаются на островах на все лето, вынуждены жить впроголодь в этот период, у них регулярно отмечаются случаи каннибализма (Stirling, Ross, 2011; Ivanov et al., 2020) и выявлена встреча нетипичных патогенов (Naidenko et al., 2013). Более интенсивное проникновение человека в арктический регион приводит к потенциальной возможности заноса новых патогенов, опасных для

нативной фауны, в первую очередь с домашними животными. Похожие ситуации неоднократно отмечались в различных экосистемах (Roelke-Parker et al., 1996; Naidenko et al., 2014).

Именно поэтому принципиально важно осуществление мониторинга и изучение закономерностей распространения патогенов среди диких млекопитающих Арктики. Наиболее интересным объектом в этом плане является белый медведь (*Ursus maritimus* Phipps 1774) – крупнейший наземный хищник нашей планеты. Он обитает в двух средах: на морском льду и на суше, перемещается очень широко, контактируя с другими животными (сородичами, жертвами, домашними собаками), следовательно, может соприкасаться с самыми разными патогенами (Auger-Méthé et al., 2016). Все это делает его важным объектом исследований, направленных на выявление распространения патогенов в Арктике.

Анализ различных патогенов белых медведей проводился неоднократно (Follmann et al., 1996; Oksanen et al., 2009; Alekseev et al., 2022) на территории Канады, США, Норвегии, Гренландии и России, т.е. практически всех стран, где обитает белый медведь. В России основные серологические исследования проведены на белых медведях чукотско-аляскинской субпопуляции (Follmann et al., 1996) и медведях Карского моря (Rah et al., 2005). В Баренцевом море исследования серопозитивности белых медведей проводили в основном на архипелагах Шпицберген и Земля Франца-Иосифа (Tryland et al., 2005; Naidenko et al., 2013). Проведенный ранее анализ выявил существенные географические различия в распространении патогенов белого медведя, в связи с чем целью настоящей работы было сравнить серопозитивность к различным патогенам белых медведей баренцевоморской субпопуляции на архипелагах Земля Франца-Иосифа и Новая Земля, а также оценить изменения в этих показателях за последнее десятилетие.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Отлов животных проводили в рамках экспедиционных работ по проекту “Изучение и мониторинг ключевых видов, как индикаторов устойчивого состояния морских арктических экосистем (белый медведь, морж)”. Работы выполнены на архипелаге Земля Франца-Иосифа в марте–апреле 2021 г. (о-в Земля Александры) и на Новой Земле (о-в Северный, мыс Желания) в августе–сентябре 2020 и 2021 гг.

Зверей отлавливали с использованием двух методик: на о-ве Земля Александры – на припайном льду со снегоходов; на Новой Земле – на специально подготовленной приваде. Для обездвижения белых медведей при отлове применялось

пневматическое устройство DAN-Inject JM-25. В качестве иммобилизирующего препарата использовалась комбинация медетомидина (Медитин, Apicenna, Россия доза 0.06 мг на 1 кг массы тела животного) со смесью тилетамин/золазепам (Телазол, Zoetis, США, 2 мг на 1 кг массы тела животного). Отбор проб крови для дальнейших исследований производился у белых медведей после их иммобилизации. По окончании процедур животному вводили антидот против медетомидина (Атипамезол, “Антиседан” в количестве 10–20 мг на зверя).

Кровь у животного (до 10 мл) отбирали шприцем из бедренной вены, затем охлаждали ее в течение 1–1.5 ч, центрифугировали при скорости 6000 оборотов в минуту в течение 20 мин, после чего в чистые пробирки Эппендорфа отбирали аликвоты сыворотки крови. Пробирки этикетировали, замораживали при $T = -20^{\circ}\text{C}$ и хранили до проведения анализа. Серологический анализ проводили в лаборатории ИПЭЭ РАН. Все пробы протестированы на наличие антител к следующим восьми патогенам: вирусу чумы плотоядных, вирусу простого герпеса, парвовирусу, токсоплазме, трихинелле (*Trichinella* sp.), микоплазме (*Mycoplasma* sp.), кандиде (*Candida* sp.) и хламидии (*Chlamydia* sp.). Анализы на антитела к вирусу чумы плотоядных и парвовируса проводили методом иммуноферментного анализа (ИФА), используя коммерческие наборы компании Хема (Москва, Россия) и проводя количественную оценку концентрации антител, согласно рекомендуемым производителем протоколам. Серопозитивность к токсоплазме, микоплазме, хламидии, кандиде и вирусу простого герпеса определяли также методом ИФА с использованием коммерческих наборов той же компании, однако без количественной оценки (методом “cut off”). Присутствие антител к *Trichinella* sp. определяли при помощи ИФА с помощью наборов IVT (Франция). Необходимо отметить, что определение присутствия антител проводили наборами тех же компаний, что и в исследовании, выполненном 10 лет назад (Naidenko et al., 2013).

Для статистического анализа использовали тест Фишера как для сравнения двух группировок между собой, так и для сравнения с данными, опубликованными ранее.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Всего отловлено 20 белых медведей (10 на Новой Земле и 10 на о-ве Земля Александры). Большинство животных (16) было взрослыми, один – медвежонок-сеголеток (в возрасте полугода) и три медвежонка в возрасте 1.5 лет. Все молодые животные были отловлены на Новой Земле. Нами не было выявлено серопозитивных животных к следующим патогенам: токсоплазме, хламидии,

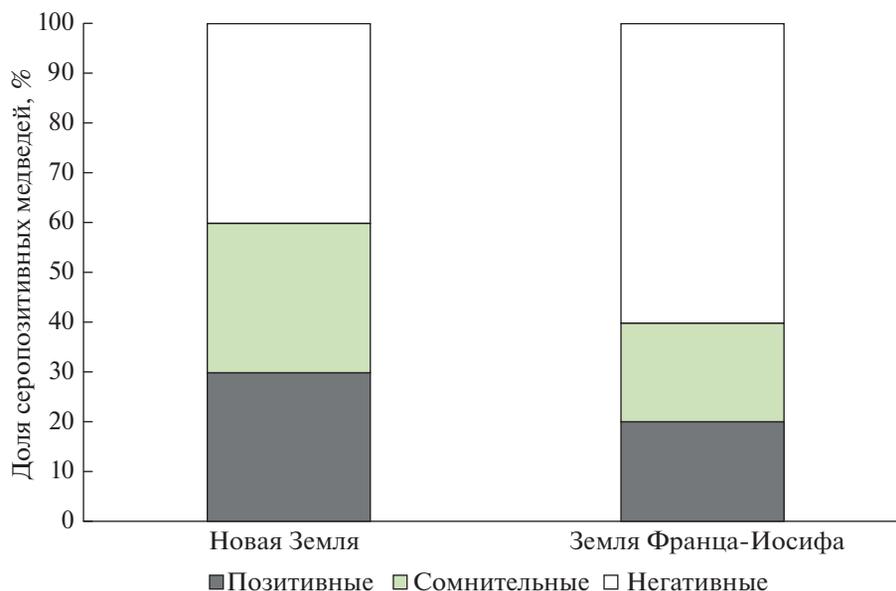


Рис. 1. Доля серопозитивных животных к вирусу чумы плотоядных.

микоплазме, кандиде, вирусу простого герпеса и парвовирусу. К вирусу чумы плотоядных выявлено 5 серопозитивных животных (общая серопозитивность составила 25%), из них 2 на Земле Франца-Иосифа (20%) и 3 на архипелаге Новая Земля (30%) (рис. 1). Кроме того, было выявлено много животных с сомнительными реакциями сыворотки (когда концентрация антител была на промежуточном уровне между серопозитивными и серонегативными животными), даже при повторных измерениях. Таких на Земле Франца-Иосифа было 2 (20%), на архипелаге Новая Земля — 3 (30%). Таким образом, общая доля животных с серопозитивными и сомнительными реакциями составила 40% для медведей Земли Франца-Иосифа и 60% для медведей Новой Земли (в целом доля таких животных составила 50%). Между двумя локациями доли таких животных достоверно не различались (Fisher test: $p = 0.328$).

К трихинелле серопозитивными были 18 особей (более 90%) (рис. 2), причем оба серонегативных животных были отловлены на Новой Земле и были неполовозрелыми (в возрасте 0.5 и 1.5 лет). Таким образом, на Земле Франца-Иосифа доля серопозитивных животных к трихинелле составила 100%. Между двумя локациями доли таких животных достоверно не различались (Fisher test: $p = 0.237$).

ОБСУЖДЕНИЕ

В 2020–2021 гг. исследования серопозитивности белого медведя были проведены практически на той же территории, что и десятью годами ранее (Naidenko et al., 2013). Спектр тестируемых пато-

генов был несколько шире и несколько иным, чем в предыдущих исследованиях, тем не менее две выборки было возможно сравнить по ряду параметров.

Вирус чумы плотоядных поражает представителей всех семейств отряда хищных, в т.ч. медведей, и может быть причиной высокой смертности животных в природных популяциях (Roelke-Parker et al., 1996; Gilbert et al., 2020). Доля серопозитивных белых медведей к вирусу чумы плотоядных не отличалась достоверно от описанной ранее в этом регионе (Naidenko et al., 2013; Fisher test: $p = 0.229$), хотя и была вдвое выше (25 против 12%). Вместе с тем, с учетом животных, показавших сомнительные реакции, доля серопозитивных медведей была существенно выше в 2020–2021 гг., чем в исследованиях десятилетней давности (Fisher test: $p = 0.0066$). Доля животных, серопозитивных к вирусу чумы плотоядных, была сходной с таковой в других частях ареала, где она варьировала от 8.3 (Шпицберген) до 36% в чукотско-алаянской субпопуляции (Follmann et al., 1996; Cattet et al., 2004; Tryland et al., 2005). Однако в настоящий момент уже нельзя утверждать, что животные из баренцевоморской субпопуляции наименее часто контактируют с носителями этого патогена (Naidenko et al., 2013). Более того, с учетом животных, показавших сомнительную реакцию, доля таких белых медведей была очень высока. Сомнительный результат часто могут показывать животные, которые контактировали с вирусом или переболели достаточно давно и уровень антител у которых существенно снизился со временем. При распространении вируса чумы плотоядных (и мобилливирусов в целом) характерны рез-

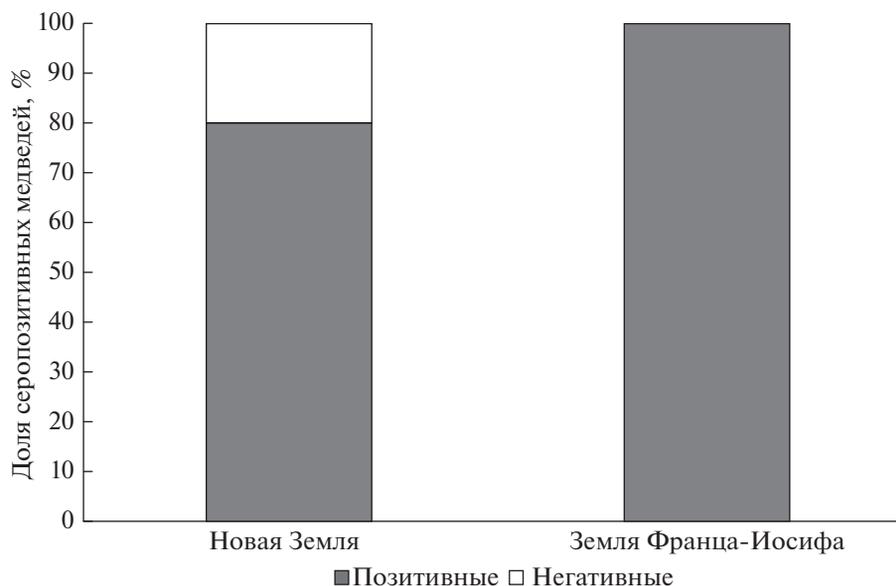


Рис. 2. Доля серопозитивных животных к трихинелле.

кие подъемы числа заболевших животных (и даже эпизоотии) (Gilbert et al., 2020), а затем их снижение, поэтому можно предположить, что высокая доля белых медведей с антителами к вирусу чумы плотоядных (и сомнительных животных) может быть связана с такой вспышкой в баренцевоморском регионе, например, в 2019–2020 гг.

Trichinella sp. – нематода, возбудитель трихинеллеза. Отдельные очаги заболевания распространены на всех материках (кроме Австралии), преимущественно среди плотоядных и всеядных видов млекопитающих (Bouque, 1985), широко представлены и в арктическом регионе (Oksanen et al., 2022). Доля серопозитивных белых медведей к трихинелле в нашем исследовании была существенно выше ранее описанной в этом регионе (Fisher test: $p = 0.0124$). При этом разница была достоверной даже при анализе только медведей, отловленных на Земле Франца-Иосифа в разные годы (Fisher test: $p = 0.010$) (Naidenko et al., 2013). Отчасти это может быть связано с тем, что в выборке 2020–2021 г. присутствовали в основном взрослые животные. Действительно, два серонегативных зверя в этой выборке были молодыми в возрасте 0.5 и 1.5 лет. В выборке, собранной ранее, доля молодых животных была существенно выше, и отмечалось, что практически все молодые животные были серонегативными к трихинелле (Naidenko et al., 2013). Отсутствие антител к трихинелле у медвежат в возрасте до 1 года было показано и для медведей архипелага Шпицберген (Asbakk et al., 2010). Вместе с тем, практически все взрослые животные (в т.ч. все медведицы с медвежатами) были серопозитивны и, вероятно, заражены трихинеллой, поэтому можно предпола-

гать, что вероятность вертикального переноса паразита (от самок к детенышам) у белого медведя минимальна. Результаты наших исследований показали также, что к возрасту полугода титр материнских антител, получаемый медвежатами при рождении, резко снижался и практически не определялся.

Нами не выявлено белых медведей, серопозитивных к *Toxoplasma gondii*. Токсоплазмоз, вызываемый простейшим *Toxoplasma gondii*, является одной из причин рождения нежизнеспособного молодняка, поражения центральной нервной, лимфатической и эндокринной систем взрослых хищных млекопитающих (Meli et al., 2009). Ранее частота встречаемости животных, серопозитивных к *Toxoplasma gondii*, на территории архипелага Земля Франца-Иосифа (Naidenko et al., 2013) и в более западной части Баренцева моря (до 11.4%) (Oksanen et al., 2009) была чуть ниже, чем на архипелаге Шпицберген (25.4 и 28.6% на Восточном и Западном Шпицбергене). Вместе с тем полученные в ходе настоящего исследования значения по серопозитивности к токсоплазме не отличались достоверно от таковой для проб, собранных десятью годами ранее. Таким образом, существенной динамики в серопозитивности к токсоплазме выявлено не было. При этом проведенный на маленькой выборке (Alekseev et al., 2022) анализ (4 медведя, отловленных в 2016 г. на Новой Земле) показал высокую долю животных с антителами к токсоплазме (3 зверя).

Для остальных патогенов (вирус простого герпеса, парвовирус, микоплазма, хламидия, кандида) оценка белых медведей баренцевоморской субпопуляции проводилась впервые. Нами не вы-

явлено ни одного серопозитивного животного ни к одному из патогенов. На территории Российской Федерации подобные исследования белого медведя не проводились. Вместе с тем, эти патогены выявлены у других видов медведей. У бурого и гималайского медведей на Дальнем Востоке России выявлено присутствие антител к вирусу простого герпеса (серопозитивность 20 и 30% соответственно), хламидии (10 и 30%) и микоплазме (по 30%), не выявлено серопозитивных животных к парвовирусу (Naidenko et al., 2019). По-видимому, суровые арктические погодные условия могут оказывать существенное влияние на распространение/жизнеспособность ряда патогенов, что может обуславливать их более низкую встречаемость у белого медведя по сравнению с двумя другими видами. Вместе с тем, у медведей Дальнего Востока России, обитающих в одинаковых климатических условиях, были выявлены значительные межвидовые различия во встречаемости патогенов (в частности токсоплазмы и трихинеллы), что, вероятно, было связано с особенностями питания животных (Naidenko et al., 2019).

Таким образом, белые медведи баренцево-морской субпопуляции в последние годы показали некоторое увеличение серопозитивности к вирусу чумы плотоядных и трихинелле. Отчасти это может быть связано с изменением присутствия патогенов в природных экосистемах: трихинелла часто регистрируется у морских млекопитающих и изменения ее встречаемости у них может накладывать отпечаток и на серопозитивность к этому патогену у хищника. “Всплеск” уровня серопозитивности к вирусу чумы плотоядных может быть обусловлен также эпизоотией среди потенциальных жертв, тем более что наборы для определения присутствия антител дают значительную перекрестную реакцию с мобилливирусами (“вирусами чумы”) ластоногих и китообразных. Однако более правдоподобным объяснением может оказаться увеличение числа контактов медведей друг с другом, особенно, в безледный период. Агрегации медведей у крупной добычи (например, туши кита, лежбища моржей или мусорных свалок) могут стимулировать передачу патогенов между животными, а в немалой степени этому может способствовать и каннибализм (Ivanov et al., 2020). Вместе с тем, пока до конца не ясно, какой урон состоянию животных наносит наличие этих патогенов и тем более неочевидна степень их влияния на популяцию в целом, поэтому для разработки эффективных стратегий сохранения вида необходимо получение дополнительной информации.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Данные исследования одобрены Комиссией по биоэтике ИПЭЭ РАН (протокол № 37 от 25 мая 2020 г.).

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Материалы публикации подготовлены в рамках работ по изучению и мониторингу белого медведя и моржа как индикаторов устойчивого состояния морских арктических экосистем по заказу Публичного акционерного общества “НК “Роснефть”, а также в рамках грантового проекта Русского географического общества “Изучение редких видов животных (белый медведь)”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Alekseev A.Y., Boltunov A.N., Derko A.A., Sharshov K.A., Adamenko L.S., Shestopalov A.M., 2022. Serosurvey of selected zoonotic pathogens in polar bears (*Ursus maritimus* Phipps, 1774) in the Russian Arctic // *Diversity*. V. 14. № 365.
<https://doi.org/10.3390/d14050365>
- Asbakk K., Aars J., Derocher A.E., Wiig O., Oksanen A., Born E.W., Dietz R., Sonne C., Godfroid J., Kapel C.M.O., 2010. Serosurvey for *Trichinella* in polar bears (*Ursus maritimus*) from Svalbard and the Barents Sea // *Vet. Parasitol.* V. 172. № 3–4. P. 256–263.
- Auger-Méthé M., Lewis M.A., Derocher A.E., 2016. Home ranges in moving habitats: polar bears and sea ice // *Ecography*. V. 39. P. 26–35.
<https://doi.org/10.1111/ecog.01260>
- Barber D.G., Lukovich J.V., Keogak J., Baryluk S., Fortier L., Henry G.H.R., 2008. The changing climate of the Arctic // *Arctic*. V. 61. № S. 1. P. 7–26.
- Bourque M., 1985. A Survey of *Trichinella spiralis* in wild carnivores in Southwestern Quebec // *Can. Vet. J.* V. 26. № 7. P. 203–204.
- Cartwright S.L., Begley N., Schaeffer L.R., Burnside E.B., Mallard B.A., 2011. Antibody and cell-mediated immune responses and survival between Holstein and Norwegian Red × Holstein Canadian calves // *J. Dairy Sci.* V. 94. P. 1576–1585.
<https://doi.org/10.3168/jds.2010-3502>
- Cattet M.R.C., Duignan P.J., House C.A., Aubin D.J.St., 2004. Antibodies to canine distemper and phocine distemper viruses in polar bears from the Canadian Arctic // *J. Wildl. Dis.* V. 40. № 2. P. 338–342.
- Coltman D.W., Pilkington J.G., Smith J.A., Pemberton J.M., 1999. Parasite-mediated selection against inbred soay sheep in a freelifving island population // *Evolution*. V. 53. P. 1259–1267.
- Corell R.W., 2006. Challenges of climate change: an Arctic perspective // *Ambio*. V. 35. № 4. P. 148–152.
- Erofeeva M.N., Vasilieva N.A., Naidenko S.V., 2020. Effect of inbreeding on kittens’ body mass in Eurasian lynx (*Lynx lynx*) // *Mamm. Res.* V. 65. P. 545–554.
- Erofeeva M.N., Alekseeva G.S., Kim M.D., Sorokin P.A., Naidenko S.V., 2022. Inbreeding coefficient and distance in MHC genes of parents as predictors of reproductive success in domestic cat // *Animals*. V. 12. № 165.
<https://doi.org/10.3390/ani12020165>

- Follmann E.H., Garner G.W., Evermann J.F., Mckeirman A.J., 1996. Serological evidence of morbillivirus infection in polar bears (*Ursus maritimus*) from Alaska and Russia // *Vet. Rec.* V. 138. № 25. P. 615–618.
- Gilbert M., Sulikhan N., Uphyrkina O., Goncharuk M., Kerley L., Castro E.H., Reeve R., Seimon T., McAloose D., Seryodkin I., Naidenko S.V., Davis C.A., Wilkie G., Vattipally S.B., Adamson W.E., Hinds C., Thomson E.C., Willett B.J., Hosie M.J., Logan N., McDonald M., Ossiboff R.J., Shevtsova E.I., Belyakin S., Yurlova A.A., Osofsky S.A., Miquelle D.G., Matthews L., Cleaveland S., 2020. Distemper, extinction, and vaccination of the Amur tiger // *Proceedings of the national academy of sciences of the United States of America.* V. 117. № 50. P. 31954–31962.
- Goosem M., 2007. Fragmentation impacts caused by roads through rainforests // *Current Science.* V. 93. № 11. P. 1587–1595.
- Hedrick P.W., Fredrickson R., 2010. Genetic rescue guidelines with examples from Mexican wolves and Florida panthers // *Conserv. Genet.* V. 11. P. 615–626.
- Henry P., Miquelle D., Sugimoto T., McCullough D.R., Cacccone A., Russello M.A., 2009. In situ population structure and ex situ representation of the endangered Amur tiger // *Molecular Ecology.* V. 18. P. 3173–3184.
- Ivanov E.A., Mizin I.A., Kirillov A.G., Platonov N.G., Mordvintsev I.N., Naidenko S.V., Rozhnov V.V., 2020. Observations of intraspecific killing, cannibalism, and aggressive behavior among polar bears (*Ursus maritimus*) in the eastern Barents Sea and the Kara Sea // *Polar biology.* V. 43. № 12. P. 2121–2127.
- McManus J.S., Dalton D.L., Kotze A., Smuts B., Dickman A., Marshal J.P., Keith M., 2014. Gene flow and population structure of a solitary top carnivore in a human-dominated landscape // *Ecology and Evolution.* V. 5. № 2. P. 335–344.
<https://doi.org/10.1002/ece3.1322>
- Meli M.L., Cattori V., Martinez F., Lypez G., Vargas A., Simón M.A., Zorrill I., Muñoz A., Palomares F., López-Bao J.V., Pastor J., Tandon R., Willi B., Hofmann-Lehmann R., Lutz H., 2009. Threats to the Iberian lynx (*Lynx pardinus*) by feline pathogens, in Iberian Lynx Ex_situ Conservation: An Interdisciplinary Approach. Madrid, Spain: Fundacion Biodiversidad. P. 220–233.
- Naidenko S.V., Ivanov E.A., Mordvintsev I.N., Platonov N.G., Ershov R.V., Rozhnov V.V., 2013. Seropositivity for different pathogens in polar bears (*Ursus maritimus*) from Barents Sea islands // *Biology Bulletin.* V. 40. № 9. P. 779–782.
- Naidenko S.V., Pavlova E.V., Kirilyuk V.E., 2014. Detection of seasonal weight loss and a serologic survey of potential pathogens in wild Pallas' (*Felis [Otocolobus] manul*) of the Daurian steppe, Russia // *Journal of Wildlife Diseases.* V. 50. № 2. P. 188–194.
- Naidenko S.V., Hernandez-Blanco J.A., Seryodkin I.V., Miquelle D.G., Blidchenko E.Yu., Litvinov M.N., Kotlyar A.K., Rozhnov V.V., 2019. Serum prevalence of bears in the Russian Far East to different pathogens // *Biology Bulletin.* V. 46. № 8. P. 960–965.
- Naidenko S., Chistopolova M., Hernandez-Blanco J.-A., Erofeeva M., Rozhnov V., 2021. The effect of highway on spatial distribution and daily activity of mammals // *Transportation research part D-Transport and environment.* V. 94. 102808.
- Oksanen A., Asbakk K., Prestrud K.W., Aars J., Derocher A.E., Tryland M., Wiig O., Dubey J.P., Sonne C., Dietz R., Andersen M., Born E.W., 2009. Prevalence of antibodies against *Toxoplasma gondii* in polar bears (*Ursus maritimus*) from Svalbard and east Greenland // *J. Parasitol.* V. 95. № 1. P. 89–94.
- Oksanen A., Karssin A., Berg R.P.K.D., Koch A., Jokelainen P., Sharma R., Jenkins E., Loginova O., 2022. Epidemiology of *Trichinella* in the Arctic and subarctic: A review // *Food and Waterborne Parasitology.* V. 28. e00167.
- Rah H., Chomel B.B., Follmann E.H., Kasten R.W., Hew C.H., Farver T.B., Garner G.W., Amstrup S.C., 2005. Serosurvey of selected zoonotic agents in polar bears (*Ursus maritimus*) // *Vet. Rec.* V. 156. № 1. P. 7–13.
- Ralls K., Ballou J.D., Templeton A., 1988. Estimates of lethal equivalents and the cost of inbreeding in mammals // *Conserv. Biol.* V. 2. P. 185–193.
- Reid J.M., Arcese P., Keller L.F., Elliott K.H., Sampson L., Hasselquist D., 2007. Inbreeding effects on immune response in free-living song sparrows (*Melospiza melodia*) // *Proc. Biol. Sci.* V. 274. № 1610. P. 697–706.
- Roelke-Parker M.E., Munson L., Packer C., Kock R., Cleaveland, S., Carpenter M., O'Brien S.J., Pospischil A., Hofmann-Lehmann R., Lutz H., Mwamengele G.L., Mgasa M.N., Machange G.A., Summers B.A., Appel M.J., 1996. A canine distemper virus epidemic in Serengeti lions // *Nature.* V. 379. P. 441–445.
- Schlaepfer D.R., Braschler B., Rusterholz H.-P., Baur B., 2018. Genetic effects of anthropogenic habitat fragmentation on remnant animal and plant populations: a meta-analysis // *Ecosphere.* V. 9. № 10. e02488.
<https://doi.org/10.1002/ecs2.2488>
- Sorokin P.A., Rozhnov V.V., Krasnenko A.U., Lukarevskiy V.S., Naidenko S.V., Hernandez-Blanco J.A., 2016. Genetic structure of the Amur tiger (*Panthera tigris altaica*) population: Are tigers in Sikhote-Alin and southwest Primorye truly isolated? // *Integrative Zoology.* V. 11. P. 25–32.
- Spielman D., Brook B.W., Briscoe D.A., Frankham R., 2004. Does inbreeding and loss of genetic diversity decrease disease resistance? // *Conservation Genetics.* V. 5. P. 439–448.
- Stirling I., Ross J.E., 2011. Observations of Cannibalism by Polar Bears (*Ursus maritimus*) on Summer and Autumn Sea Ice at Svalbard, Norway // *Arctic.* V. 64. № 4. P. 478–482.
- Tryland M., Neuvonen E., Huovilainen A., Tapiovaara H., Osterhaus A., Wiig O., Derocher A.E., 2005. Serological survey for selected virus infections in polar bears at Svalbard // *J. Wildl. Dis.* V. 41. № 2. P. 310–316.

OCCURRENCE OF PATHOGENS IN THE BARENTS SEA POLAR BEAR (*URSUS MARITIMUS*) SUBPOPULATION

S. V. Naidenko^{1, *}, P. S. Klyuchnikova¹, E. A. Ivanov¹, I. N. Mordvintsev^{1, **}, N. G. Platonov¹,
A. I. Isachenko², R. E. Lazareva², V. V. Rozhnov¹

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

²*“Arctic Research Center”, Moscow, 119333 Russia*

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

***e-mail: ilia.mordvintsev@gmail.com*

The Polar bear's seropositivity from the Barents Sea subpopulation to a number of pathogens was analyzed: Canine distemper virus, Herpes simplex virus, Parvovirus, Toxoplasma, Trichinella (*Trichinella* sp.), Mycoplasma (*Mycoplasma* sp.), Candida (*Candida* sp.) and Chlamydia (*Chlamydia* sp.). Seropositive animals have been identified for Canine distemper virus and Trichinella (*Trichinella* sp.). The proportion of seropositive animals to Trichinella was the maximal. Over the last 10 years, an increased share of animals seropositive to Trichinella and Canine distemper virus has been noted in the study area.

Keywords: seropositivity, Franz Josef Land, Novaya Zemlya, Polar bear, Canine distemper virus, Trichinella

УДК 575.21:591.471.4:599.323.4

РАЗНООБРАЗИЕ ВАРИАНТОВ СТРОЕНИЯ АНТЕРОКОНИДА m1 ПОЛЕВОК РОДОВ *STENOCRANIUS* И *ALEXANDROMYS* (ARVICOLINI, RODENTIA): КАЧЕСТВЕННЫЙ И КОЛИЧЕСТВЕННЫЙ ПОДХОДЫ

© 2023 г. А. А. Поздняков^{а, *}, И. Я. Павлинов^б

^аИнститут систематики и экологии животных СО РАН,
Новосибирск, 630091 Россия

^бНаучно-исследовательский зоологический музей МГУ имени М.В. Ломоносова,
Москва, 125009 Россия

*e-mail: pozdnyakov61@gmail.com

Поступила в редакцию 20.02.2023 г.

После доработки 30.03.2023 г.

Принята к публикации 31.03.2023 г.

Исследовано 75 изображений морфотипов антероконидов для пяти видов полевок — *Stenocranius gregalis*, *Alexandromys middendorffii*, *A. mongolicus*, *A. tujanensis* и *A. oeconomus* — традиционным методом и методом геометрической морфометрии. В рамках традиционного подхода морфотипическое пространство является трехмерным, оси которого задаются 1) сложностью изгиба лингвальной и 2) лабиальной сторон передней непарной петли, а также 3) количеством замкнутых углов. Для четырех видов *Alexandromys* потенциальное количество морфотипов составляет 56, из которых реально выявлено 30 (степень заполненности морфопространства 53.6%). В количественном подходе использовали метод тонких пластин и анализ прокрустовых дистанций. Распределение морфотипов в пространстве первых двух относительных деформаций как для отдельных видов, так и для их совокупности имеет дугообразную конфигурацию, причем одна часть дуги связана в основном с усложнением/упрощением буккальной стороны передней непарной петли, другая часть дуги — с двухсторонним усложнением/упрощением и одновременно вытягиванием/сжатием передней непарной петли. В потенциальном морфопространстве остается незаполненной та его часть, которая соответствует умеренно усложненному и максимально вытянутому антерокониду. Распределение морфотипов для всей совокупности видов в пространстве первых двух осей многомерного шкалирования образует единое почти однородное облако, почти равномерно заполняющее все морфопространство. Коэффициенты корреляции между матрицами морфогенетических и прокрустовых дистанций между морфотипами, вычисленными для каждого из видов, составляют от 0.56 до 0.73.

Ключевые слова: морфологическое разнообразие, геометрическая морфометрия, *Stenocranius*, *Alexandromys*, антероконид m1, морфотипы

DOI: 10.31857/S0044513423060119, **EDN:** YXVHTD

В популяционных и палеонтологических работах морфотипическая изменчивость щечных зубов полевок исследуется в качестве материала, характеризующего данную популяцию или вид (Огнев, 1950; Малеева, 1976; Большаков и др., 1980; Малеева, Елькин, 1986; Nadachovski, 1991; Токмергенов, 1992; Rossolimo, Pavlinov, 1992; Markova et al., 2010; Dokuchaev, 2014; Лисовский и др., 2018). Анализу закономерностей морфотипического разнообразия полевоных зубов посвящено немало работ, выполненных главным образом на серых полевках (Ангерманн, 1973; Поздняков, 1995, 2011; Ковалева и др., 2002; Markova et al., 2013).

До настоящего времени этот анализ основан на качественном описании строения зубов, связанном с выделением квазидискретных морфоти-

пов. Между тем, поскольку жевательная поверхность зубов полевок представима как геометрическая фигура, для ее описания легко применимы количественные методы геометрической морфометрии. В отличие от качественных методов, геометрическая морфометрия позволяет описывать, сравнивать и оценивать изменчивость форм исключительно на количественной основе (Павлинов, Микешина, 2002; Васильев и др., 2018). Опубликованы исследования формы жевательной поверхности зубов полевок, выполненные с применением методов геометрической морфометрии (Павлинов, 1999, 2000; Voyta et al., 2013; Navarro et al., 2018; Войта и др., 2019; Pavlinov, 2022).

Одним из основных объектов исследований разнообразия строения щечных зубов полевок в

самых разных аспектах (популяционный, таксономический, собственно морфотипический и т.п.) является передний (антероконидный) отдел первого нижнего коренного зуба (m1). Общей основой анализа разнообразия вариантов строения антероконида является его представление как некой двухмерной геометрической фигуры (формы), которая исчерпывающе задается конфигурацией эмалевой обкладки. Общей концептуальной основой анализа является представление разнообразия конфигураций антероконида как морфопространства, которое может быть потенциальным (все возможные варианты) или вписанным в него реализованным (наблюдаемые варианты) (McGhee, 1999; Pavlinov, 2011). Как видно из выше сказанного, описание и сравнение этих конфигураций может быть качественным или количественным, их методическое содержание состоит в следующем.

Качественное описание формы антероконида дается на основе визуального анализа контура его эмалевой обкладки с помощью следующих трех основных параметров: 1) сложности изгиба лингвальной и 2) лабиальной сторон контура эмалевой обкладки передней непарной петли и 3) общего количества обособленных (замкнутых) выступающих углов. Для анализа структуры морфологического разнообразия антероконида их тотальная совокупность редуцируется (огрубляется) до небольшого количества квазидискретных морфотипов, каждый из которых характеризуется специфической комбинацией этих параметров. На основе все того же визуального анализа соотношений между ними конструируется некое морфопространство; если в его конструирование вводятся не только реально выявленные, но и возможные домысливаемые (при некоторых допущениях и ограничениях) морфотипы, морфопространство рассматривается как потенциальное, а его заполнение выявленными морфотипами – как реализованное; во втором случае для количественной характеристики морфопространства могут вводиться оценки частоты морфотипов в исследуемой выборке. Если визуально оцениваемые соотношения между морфотипами трактуются как их взаимные трансформации, при некоторых допущениях в оценку структуры морфопространства можно вводить “полуколичественные” (морфогенетические) дистанции между морфотипами. Такие трансформации, выявленные у разных видов, могут содержательно интерпретироваться, например, с позиции вавиловского закона гомологических рядов (Ангерманн, 1973; Васильев, Васильева, 2009; Поздняков, 1995).

Количественный анализ формы антероконида средствами геометрической морфометрии проводится на основе описания контура ее эмалевой обкладки некоторой совокупностью точек, представляемых вдоль контура согласно некоторому

алгоритму и характеризуемых системой декартовых x, y -координат (Павлинов, Микешина, 2002; Васильев и др., 2018). Отдельные антерокониды сравниваются попарно по соответствующим совокупностям точек таким образом, что любые различия между ними, кроме различий по форме, исключаются; на этом этапе исключается и “огрубление” антероконидов до некоторых обобщенных морфотипов. Сравнение антероконидов как геометрических форм проводится на строго количественной основе, его основным результатом оказывается некое общее морфопространство (в контексте геометрической морфометрии оно называется кендэлловым), которое конфигурируется соотносительным положением в нем всех антероконидов. Положение вариантов антероконидов в морфопространстве описывается совокупностью вторичных (относительно исходных декартовых) так называемых “прокрустовых координат”, на основании их значений между вариантами можно строго количественно вычислять дистанции (прокрустовы или эквивалентные им евклидовы) и проводить ординатный (главные компоненты, многомерное шкалирование, дискриминантный и т.п.) или кластерный анализы. Все это дает некоторое разнообразие способов представления структуры разнообразия антероконидов; при знании сущности лежащих в их основе алгоритмов различия получаемых с их помощью результатов могут служить основанием для содержательной интерпретации структуры морфологического разнообразия антероконидов.

Основная задача настоящей статьи – анализ возможностей и ограничений количественного описания методами геометрической морфометрии структуры разнообразия конфигураций антероконида m1 серых полевок в сравнении с традиционным качественным подходом. В этом анализе основной акцент делается на содержательных вопросах – на том, что нового рассматриваемый количественный подход дает для выявления и понимания структуры морфологического разнообразия антероконидов и каким образом этот подход может быть использован в популяционно-морфологических, таксономических и иных сравнительных исследованиях.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКА

Фактологическую основу настоящего исследования составляет совокупность изображений морфотипов антероконидов (включая их обозначения) для пяти видов полевок: *Stenocranius gregalis*, *Alexandromys middendorffii*, *A. mongolicus*, *A. mujanensis*, *A. oeconomus* (рис. 1). Номенклатура приводится по последней сводке (Kruštufek, Shenbrot, 2022). Всего выделено 35 морфотипов, в т.ч. для *S. gregalis* 11, *A. middendorffii* 13, *A. mongolicus* 16, *A. mujanensis* 17, *A. oeconomus* 18; методика их вы-

деления и обозначения ранее опубликована в статье первого автора (Поздняков, 2011).

В работе использована авторская методика визуального описания изменчивости жевательной поверхности $m1$ (Поздняков, 2011). При выделении морфотипов использовали буквенно-цифровое кодирование. На первом этапе учитывали количество и форму замкнутых дентиновых полей. В качестве критерия отчленения одного поля от другого принимали смыкание пристеночного дентина противоположных сторон зуба в перешейке между полями. На этом этапе выделено шесть групп морфотипов, обозначенных буквами. Первые четыре буквы соответствуют количеству замкнутых полей треугольной формы: Н – 3, К – 4, М – 5, Т – 6. В двух оставшихся группах – Р и Ма – последняя пара полей (считая от задней непарной петли) не разделена. В группе Р слиты четвертый и пятый треугольники, в группе Ма слиты шестой и седьмой треугольники.

На втором этапе к буквенному обозначению морфотипа слева и справа приписывали числа, равные количеству изгибов лабиальной и лингвальной сторон передней непарной петли, соответственно. Например, кодировка 3Н6 обозначает морфотип с тремя замкнутыми треугольными полями, тремя изгибами лабиальной стороны передней непарной петли и шестью – лингвальной стороны.

Исследованная выборка включает в общей сложности 75 морфотипов антероконидов (единиц сравнения), для разных видов их число составляет от 11 до 18 (табл. 1). Для достижения полной стандартизации общей структуры переднего отдела $m1$, включающего антероконид, и соблюдения условий применения специфического метода описания ее конфигурации (см. далее) в данном анализе задняя граница антероконида задана двумя каудально примыкающими к нему выступающими углами коронки $m1$ (рис. 1).

Стандартные способы качественного (морфотипического) и количественного (на основе методов геометрической морфометрии) описания элементов зубной коронки щечных зубов полевок (включая антероконидный отдел) и анализа их разнообразия (включая представление структуры соответствующих морфопространств) изложены ранее в публикациях авторов (Павлинов, 1999; Поздняков, 2011; Pavlinov, 2022). В настоящей работе описание эмалевого обкладочного антероконида методами геометрической морфометрии дано системой 200 полуметок, расставляемых автоматически эквидистантно вдоль ее контура с помощью программы *tpsDig2* (Rohlf, 2017). В качественном анализе попарные морфогенетические дистанции между морфотипами численно оценивались по количеству преобразований, необходимых для линейной (по наименьшему пути) трансформа-

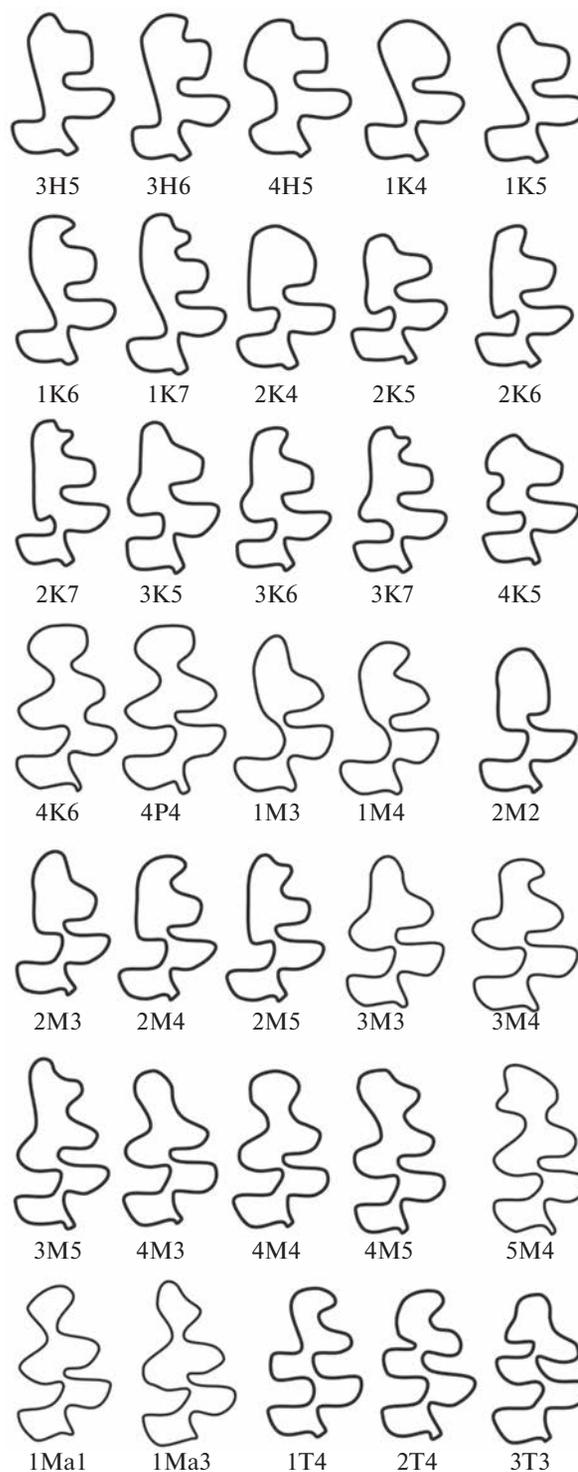


Рис. 1. Выделенные морфотипы $m1$; показан только передний отдел зуба (полусхематично).

ции одного морфотипа в другой. В количественном анализе структуры разнообразия конфигураций антероконида использовали два основных подхода – метод тонких пластин и анализ прокрустовых дистанций (Павлинов, Микешина, 2002;

Таблица 1. Общая характеристика исследованного материала и количественные оценки разнообразия вариантов строения антероконидов

Вид	<i>n</i>	Средняя дистанция	Доля дисперсии RW1, %
<i>Stenocranius gregalis</i>	11	0.21	65
<i>Alexandromys middendorffii</i>	13	0.22	45
<i>A. mongolicus</i>	16	0.22	56
<i>A. mujanensis</i>	17	0.24	57
<i>A. oeconomus</i>	18	0.24	55
Все виды	75	0.24	50

Васильев и др., 2018). В первом случае для визуализации морфопространства использовали результаты анализа относительных деформаций (аналог главных компонент), во втором — результаты непараметрического многомерного шкалирования, для их построения использованы программы tpsRelw (Rohlf, 2019) и PAST (Hammer et al., 2001). Для количественного анализа внутривидового разнообразия вариантов антероконидов использованы два метода (Pavlinov, 2011): а) усредненная прокрустовая дистанция, вычисленная на основании попарных дистанций между морфотипами, характеризует общий уровень разнообразия, б) доля дисперсии, приходящаяся на первую относительную деформацию RW1 (= первую главную компоненту), отражает общую структурированность разнообразия. Для количественного анализа и визуализации межвидовых различий по конфигурациям использовали дисперсионный и дискриминантный (без отбора переменных) анализы матрицы значений относительных деформаций (главных компонент), эти анализы проводили в программе STATISTICA (StatSoft Inc, 2014). Матрицы морфогенетических и прокрустовых дистанций количественно (после их векторизации) сравнивали с помощью ранговой корреляции Спирмена (в той же программе).

РЕЗУЛЬТАТЫ

В рамках традиционного подхода метрика морфотипического пространства задается тремя параметрами: 1) сложностью изгиба лингвальной и 2) лабиальной сторон передней непарной петли и 3) количеством замкнутых углов. Проектируемое таким способом морфопространство будет трехмерным. Однако есть одно обстоятельство, затрудняющее построение морфопространства. На основании исследования разнообразия морфотипов (Поздняков, 1995) было выяснено, что увеличение количества замкнутых углов может осуществляться двумя способами. Во-первых, путем последовательного замыкания выступающих углов на передней непарной петле, начиная с лабиальной стороны. Во-вторых, путем замыкания двух выступающих углов в основании антероко-

нида с образованием ромбовидного поля и его последующего разделения. Каждому роду серых полевок присущ лишь один из этих способов увеличения количества замкнутых углов (Поздняков, 1995), хотя встречаются и единичные случаи нетипичных вариантов. В частности, для полевок рода *Alexandromys* характерен первый способ, тогда как для узкочерепной полевки (*Stenocranius gregalis*) — второй.

Построить пространство морфотипов, в котором были бы учтены оба способа увеличения количества замкнутых углов, можно, но его интерпретация будет осложнена. Поскольку в статье рассматриваются принципиальные моменты традиционного и количественного подходов, то вполне достаточно продемонстрировать возможность качественного подхода на основе последовательного замыкания выступающих углов, причем трехмерную картину достаточно просто перевести в плоскую таблицу.

Основа такой таблицы будет задаваться увеличением количества замкнутых углов передней непарной петли, поскольку в данном случае строго определяется количество столбцов: отсутствие замкнутых углов (класс Н), один замкнутый угол (класс К), два (класс М) и три (класс Т) угла. Количество строк в таблице определено на основании хотя бы одного выделенного члена ряда, и они различаются по сложности изгибов лабиальной и лингвальной сторон передней непарной петли (табл. 2). Соответственно, потенциально возможное количество морфотипов составляет 56, из которых фактически выявлено 30, т.е. морфопространство заполнено на 53.6%.

Количественная оценка морфотипического разнообразия антероконидов на основе усредненных прокрустовых дистанций дает довольно близкие значения для разных видов, варьирующие в пределах 0.21–0.24 (табл. 1). Наименьшая величина (0.21) получена для *S. gregalis*, наибольшая (0.24) — для *A. oeconomus* и *A. mujanensis*. Это распределение положительно коррелирует с количеством морфотипов, выделенных у исследованных видов (от 11 до 18), что представляется вполне очевидным. Вместе с тем, следует обра-

титель внимание на то, что в совокупной выборке (75 морфотипов) усредненная прокрустовая дистанция не показывает увеличения (равна 0.24).

Доля общей дисперсии, приходящаяся на первую относительную деформацию (RW1), у разных видов составляет от 45 до 65% (табл. 1). Этот показатель наименьший у *A. middendorffii* и наибольший у *S. gregalis*, у других видов он составляет 55–57%, в совокупной выборке 50%. Как видно, наиболее структурированным оказывается морфопространство у вида с наименьшим количеством выделенных морфотипов; но в целом отчетливая связь между структурированностью и количеством морфотипов не выявлена.

Распределение морфотипов в пространстве первых двух относительных деформаций (RW1, RW2) для каждого вида (рис. 2) показывает четкую и при этом весьма своеобразную структурированность морфопространства, выявляемую методом тонких пластин. У исследованных видов это распределение формирует дугообразную конфигурацию, в пределах которой хиатусы чаще всего неотчетливы; основные различия заключаются в разной степени заполненной центральной части распределения. Соответственно, дугообразная конфигурация наиболее выражена у *A. mujanensis* и *A. mongolicus* (рис. 2A, 2B), менее отчетлива у *S. gregalis* (рис. 2C) наименее выражена у *A. oeconomus* и *A. middendorffii* (рис. 2D, 2E).

Распределение морфотипов в том же пространстве (RW1, RW2) для всей совокупности видов также соответствует дугообразной конфигурации с некоторым хиатусом в одном из ее фрагментов (рис. 3A). Анализ трансформаций вдоль каждой из осей (рис. 3B) показывает, что первая из них (50% объясненной дисперсии) связана в основном с усложнением/упрощением буккальной стороны передней непарной петли, вторая (16% объясненной дисперсии) – с двухсторонним усложнением/упрощением и одновременно вытягиванием/сжатием передней непарной петли. Данное распределение показывает, что в потенциальном морфопространстве остается незаполненной та его часть, которая соответствует умеренно усложненному и максимально вытянутому антерокониду.

Распределение морфотипов для всей совокупности видов в пространстве первых двух осей многомерного шкалирования (MDS1, MDS2) имеет существенно иную конфигурацию (рис. 3C). В данном случае морфотипы образуют единое почти однородное (с одной несколько обособленной группой) облако, почти равномерно заполняющее все морфопространство.

Несмотря на очевидные различия в общей структуре морфопространств, полученных двумя разными методами геометрической морфометрии, между ними имеется определенное соответ-

Таблица 2. Развертка морфопространства морфотипов m1 четырех видов полевок рода *Alexandromys*

Ряды	Классы замкнутых полей			
	Н	К	М	Т
1	<i>3H4</i>	1K4	<i>1M2</i>	–
2	3H5	1K5	<i>1M3</i>	–
3	3H6	1K6	<i>1M4</i>	–
4	<i>3H7</i>	1K7	<i>1M5</i>	–
5	<i>4H4</i>	2K4	2M2	–
6	4H5	2K5	2M3	–
7	<i>4H6</i>	2K6	2M4	–
8	<i>4H7</i>	2K7	2M5	–
9	<i>5H5</i>	3K5	3M3	<i>1T3</i>
10	<i>5H6</i>	3K6	3M4	1T4
11	<i>5H7</i>	3K7	3M5	<i>1T5</i>
12	<i>6H5</i>	4K5	4M3	<i>2T3</i>
13	<i>6H6</i>	4K6	4M4	2T4
14	<i>6H7</i>	<i>4K7</i>	4M5	<i>2T5</i>
15	<i>7H5</i>	<i>5K5</i>	<i>5M3</i>	3T3
16	<i>7H6</i>	<i>5K6</i>	5M4	<i>3T4</i>

Примечания. Жирным шрифтом обозначены выявленные варианты, курсивом – невыявленные варианты; прочерк означает невозможность варианта.

стве. Корреляционный анализ показывает, что распределение морфотипов вдоль каждой их первых осей (RW1 и MDS1) имеет почти идентичную структуру: ранговая корреляция между ними составляет 0.97. Их распределения вдоль второй и третьей осей более специфичны, соответствующие корреляции могут быть как низкими (RW2 и MDS2, RW3 и MDS3; корреляция 0.18 и 0.32), так и достаточно высокими (RW3 и MDS2, RW2 и MDS3; корреляция 0.67 и 0.88).

Анализ степени межвидовых различий показывает, что в целом они невелики (табл. 3). Доля объясненной дисперсии, приходящаяся на эти различия в совокупной выборке, составляет 16.8%, при попарных сравнениях эта доля составляет от 2.4 до 26.4%. Наиболее различающимися являются *A. oeconomus* и *A. middendorffii*: доля объясненной дисперсии составляет 26.4%, дистанция Махаланобиса 8.01; в наименьшей степени различаются *S. gregalis*, *A. mujanensis* и *A. mongolicus*: соответствующие показатели составляют 2.4–4.62% и 1.16–2.38. В целом, среди исследованных видов по характеристикам конфигурации антероконида наиболее специфичны *A. oeconomus* и *A. middendorffii*: соответствующие показатели составляют 13.6–15.9% и 4.98–5.99; для *A. mujanensis*, *S. gregalis* и *A. mongolicus* показатели составляют 4.9–7.6% и 2.69–3.69. Эти количественные результаты подтверждают визуальным анализом

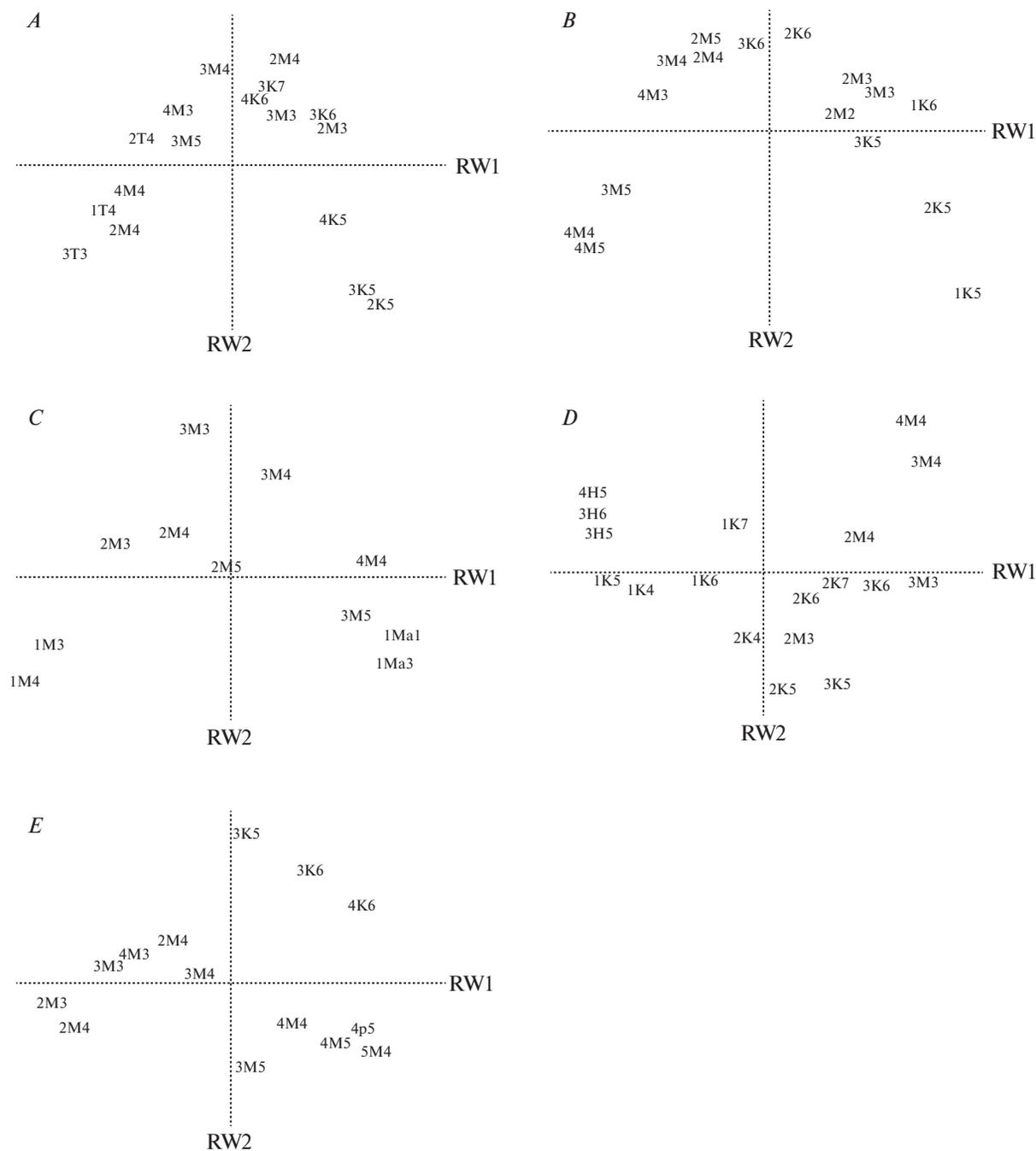


Рис. 2. Распределение морфотипов антроконидов в пространстве первых двух относительных деформаций (RW1, RW2) у исследованных видов серых полевков: *A* – *A. mujanensis*, *B* – *A. mongolicus*, *C* – *S. gregalis*, *D* – *A. oeconomus*, *E* – *A. middendorffii*. Обозначения морфотипов как на рис. 1.

распределение видов в пространстве первых двух канонических переменных (рис. 3*D*), выделенных по результатам дискриминантного анализа: они формируют единое облако в центральной части распределения, за его границы частично выходят фрагменты распределений для *A. oeconomus* и *A. middendorffii*.

Количественная оценка сходства между матрицами морфогенетических и прокрустовых ди-

станций между морфотипами, вычисленными для каждого из видов, показывает, что коэффициенты корреляции изменяются от 0.56 (*A. mujanensis*) до 0.73 (*A. middendorffii*).

ОБСУЖДЕНИЕ

Прежде всего отметим, что достаточно высокие коэффициенты корреляции между матрицами

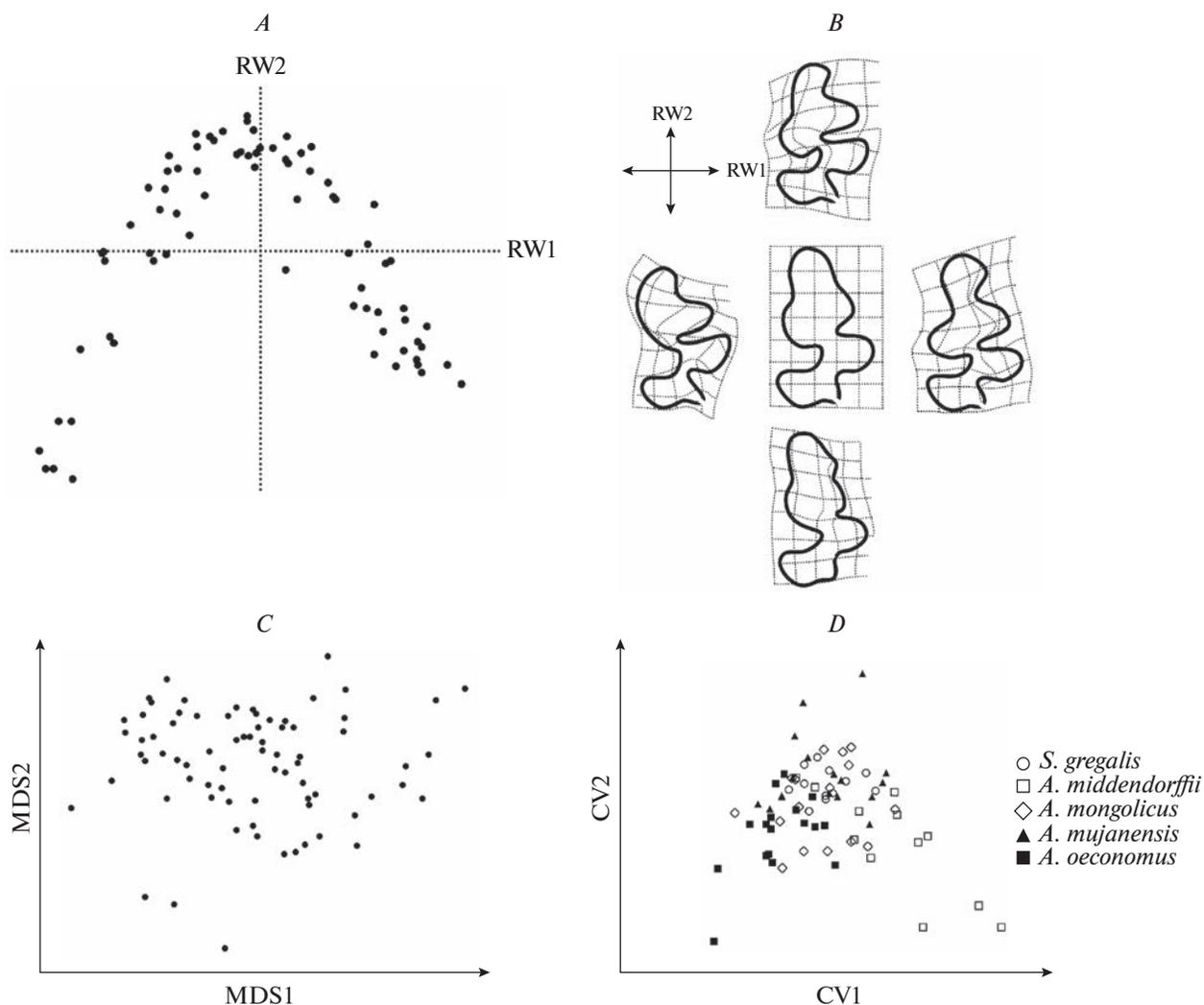


Рис. 3. Распределения морфотипов антероконидов у всех изученных видов серых полевок: *A* – распределение в пространстве первых двух относительных деформаций (RW1, RW2), *B* – изменения конфигурации антероконида серых полевок вдоль каждой из относительных деформаций, *C* – распределение в пространстве первых двух осей многомерного шкалирования (MDS1, MDS2), *D* – распределение в пространстве первых двух канонических переменных (CV1, CV2).

морфогенетических и прокрустовых дистанций указывают на значительное сходство результатов описания разнообразия конфигураций антероконида исследованных видов полевок на основе качественного (морфотипического) и количественного (методами геометрической морфометрии) методов. Это позволяет говорить о том, что в структуре этого разнообразия есть как некая базовая основа, одинаково выявляемая разными методами, так и определенные детали, которые по-разному выявляются различными методами. Этот общий вывод подтверждается сопоставлением результатов применения двух ординатных методов (метод тонких пластин и многомерное шкалирование) в случае геометрической морфометрии. Таким образом, разные методы описания структуры разнообразия конфигураций антеро-

конида следует рассматривать не как альтернативные, а как взаимно дополнительные.

Среди результатов анализа методами геометрической морфометрии наиболее впечатляющим, пожалуй, является характер заполнения морфопространства, выявляемый методом тонких пластин. В общем случае считается, что дугообразная конфигурация распределения объектов в пространстве главных компонент в случае стандартных линейных переменных является следствием нелинейного характера связей между последними (Jolliffe, 2002). Однако в нашем случае содержательная интерпретация такого распределения может быть иной, если принять во внимание, что само морфопространство конструируется с помощью указанного метода как *потенциальное*: его оси (относительные деформации) формируются

Таблица 3. Попарные различия между видами полевок родов *Stenocranius* и *Alexandromys* по конфигурации антеронокида m1 по результатам дискриминантного и дисперсионного анализа

Вид	<i>S. gregalis</i>	<i>A. middendorffii</i>	<i>A. mongolicus</i>	<i>A. mujanensis</i>	<i>A. oeconomus</i>	Среднее значение для вида	
						Дистанция Махаланобиса	Доля объясненной дисперсии, %
<i>S. gregalis</i>		9.71	3.85	2.39	14.60	3.49	7.63
<i>A. middendorffii</i>	5.55		13.14	5.24	26.45	5.99	13.63
<i>A. mongolicus</i>	1.16	4.57		4.62	7.30	2.69	7.22
<i>A. mujanensis</i>	2.38	5.84	2.25		15.14	3.69	4.88
<i>A. oeconomus</i>	4.90	8.01	2.77	4.29		4.98	15.87

Примечания. Дистанция Махаланобиса – ниже диагонали; доля объясненной дисперсии – выше диагонали.

совокупностью всех возможных трансформаций усредненной (консенсусной) конфигурации (Bookstein, 1991; Zelditch et al., 2004). При “вписывании” реальных морфотипов в это “пространство логических возможностей” (как его понимает Заварзин, 1974) выясняется, что какие-то его области соответствуют тем “возможностям”, которые по тем или иным причинам не реализуются. Причины этого могут быть разными – важно, что такого рода результаты дают основание для их обсуждения, при этом следует исходить из конкретного анализа “пустых областей” в потенциальном морфопространстве.

В нашем случае нереализованными оказываются возможные морфотипы с неглубокими входящими углами, за исключением первого лабиального угла (рис. 3А; нижняя центральная часть распределения). Нереализованность таких вариантов можно объяснить с функциональных позиций. Серые полевки питаются преимущественно вегетативными частями растений, которые им приходится хорошо перетирать. При этом верхний и нижний зубные ряды движутся в продольном направлении относительно друг друга. Основная нагрузка при перетирании пищи приходится на поперечные эмалевые участки. На реконструированных вариантах антеронокида (рис. 3А; нижняя центральная часть распределения) количество таких поперечных участков сокращается, соответственно, падает эффективность перетирания корма.

С этой точки зрения примечательна структура морфопространства, которая выявляется многомерным шкалированием. Причина ее отличия от только что охарактеризованной, как представляется, объясняется тем, что это морфопространство конструируется (опять-таки, по методическим причинам, см. Pavlinov, 2011) как реализованное. Следовательно, анализ структуры последнего показывает вероятное отсутствие еще каких-либо ограничений на проявления разнообразия анте-

роконидов, которые не связаны со способами заполнения потенциального морфопространства.

Морфопространство, построенное качественным методом, – трехмерное, а в табл. 2 дана его развертка на плоскость. У изученных видов полевок рода *Alexandromys* морфотипы с антеронокидом, не разделенным на замкнутые треугольники (класс Н), т.е. морфотипы, которые можно сопоставить с нереализованными морфотипами, реконструированными методом геометрической морфометрии, встречаются с небольшой частотой, и среди них выделено лишь три варианта. Такие морфотипы преобладают по частоте у памирской полевки (*Microtus juldaschi*), причем наибольшая доля у морфотипа 5Н5, а наиболее сложные морфотипы – 5Н6 и 6Н5 (Поздняков, 2007). Таким образом, основная часть морфотипов этого класса, особенно наиболее сложных (табл. 2), остается вообще нереализованной.

Для четырех изученных видов рода *Alexandromys* в наибольшем количестве представлены морфотипы с четырьмя (класс К) и пятью (класс М) замкнутыми треугольниками. Морфотипы с шестью замкнутыми треугольниками (класс Т) могут быть получены лишь в половине рядов с более сложными изгибами лабиальной и лингвальной сторон. Из морфотипов этого класса тоже выделено лишь три варианта (табл. 2).

Спектр реализованных морфотипов каждого вида представляет собой часть общего спектра, соответственно, при качественном подходе этот спектр есть “вырез” из общего морфотипического пространства, имеющий трехмерную структуру (рис. 4).

Вскрытая методами геометрической морфометрии значимость лабиальной стороны антеронокида m1 в путях усложнения морфотипов подтверждается и другими данными: в частности, корреляционный анализ демонстрирует, что она образует отдельный модуль в пределах жевательной поверхности m1 (Ковалева и др., 2021). Воз-

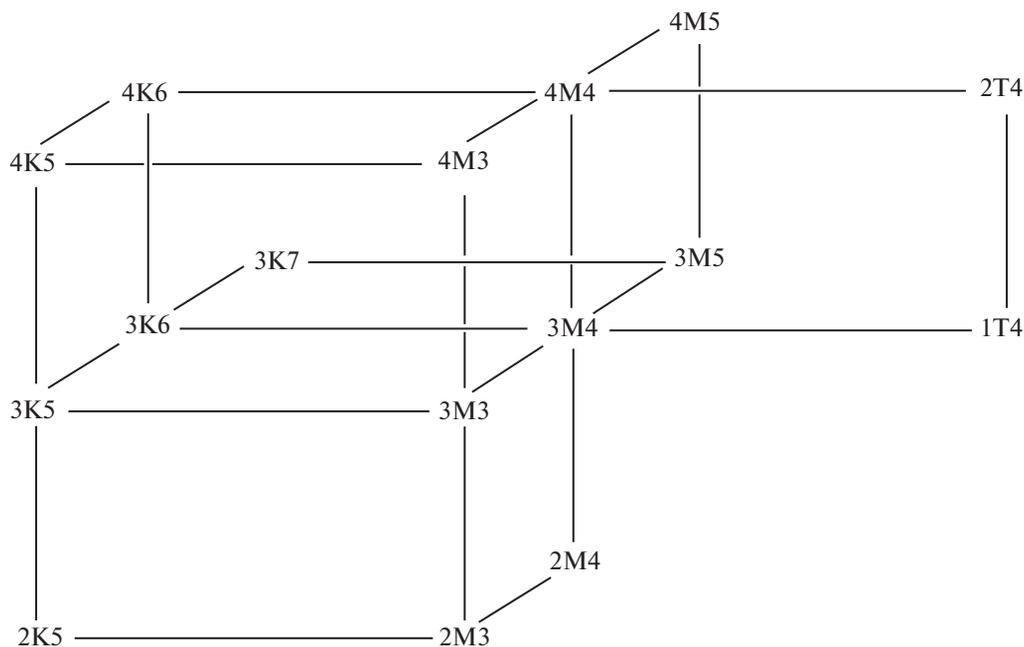


Рис. 4. Распределение морфотипов *A. mujanensis* в морфопространстве, построенном традиционным способом.

можно, обособленность лабиальной стороны связана с какими-то морфогенетическими особенностями призматической конструкции зубов, поскольку для М3 скальных полевок показано, что видовая специфика проявляется в изменчивости числа выступающих зубцов на лингвальной стороне задней непарной петли и в количестве замкнутых полей (Поздняков, 2022), т.е. изменчивость лабиальной стороны, в отличие от изменчивости числа выступающих зубцов на лингвальной стороне и изменчивости числа замкнутых полей, не связана с видовой спецификой.

Предшествующие исследования (Voyta et al., 2013; Войта и др., 2019) показали, что с использованием методов геометрической морфометрии невозможно однозначно установить видовую принадлежность конкретных моляров m1. Оценка межвидовых различий по всему спектру морфотипов с помощью дискриминантного анализа подтверждает это пессимистическое заключение. Таким образом, дискриминацию видов серых полевок в палеонтологических исследованиях на основе анализа антероконаида m1 нельзя считать надежной.

В настоящем сообщении едва ли имеет смысл обсуждать в деталях полученные нами количественные оценки степени и отчасти структуры разнообразия строения антероконаида у серых полевок, а также количественные оценки различий между видами. Причина в том, что эти оценки получены на основе анализа достаточно «огрубленных» изображений переднего отдела m1 и вряд ли отражают те детали, которые присущи реальному

разнообразию, для выявления которого нужно исследование конкретных экземпляров в достаточно объемных выборках. Вместе с тем, важно подчеркнуть показанную нами особенность количественного анализа, которая выгодно отличает его от традиционного качественного, — саму возможность получения такого рода оценок.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Показано, что качественный и количественный подходы к анализу разнообразия морфотипов антероконаида m1 у серых полевок дают в целом достаточно сходные результаты. Основные различия между этими результатами связаны с тем, что эти подходы обладают разными разрешающими возможностями в силу специфики выделения и сравнения морфотипов.

Качественный подход позволяет в разнообразии очертаний антероконаида выделить квазидискретные морфотипы, количество которых будет счетным. Морфопространство конструируется как трехмерный объект, и по его реализованной части легко устанавливается потенциальный объем.

Количественный подход позволяет исследовать разные аспекты этого разнообразия на основе разных методов, включая наглядную демонстрацию разницы между структурой потенциального и реализованного морфопространств, количественные оценки степени внутри- и межвидовых различий.

По-видимому, рассмотренные подходы являются не взаимоисключающими, а взаимодопол-

нительными: каждый из них предназначен для решения специфических задач изучения структуры морфологического разнообразия.

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы признательны А.Г. Васильеву за замечания, позволившие улучшить текст.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Качественный анализ морфотипов осуществлен при финансовой поддержке Программы фундаментальных научных исследований государственных академий наук на 2021–2025 гг., проект FWGS-2021-0002 (ААП). Количественный анализ морфотипов осуществлен в рамках Государственной темы 121032300105-0, выполняемой Научно-исследовательским зоологическим музеем МГУ им. М.В. Ломоносова (ИЯП).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ангерманн Р., 1973. Гомологическая изменчивость коренных зубов у полевок (*Microtinae*) // Проблемы эволюции. Т. 3. Новосибирск: Наука. С. 104–118.
- Большаков В.Н., Васильева И.А., Малеева А.Г., 1980. Морфотипическая изменчивость зубов полевок. М.: Наука. 140 с.
- Васильев А.Г., Васильева И.А., 2009. Гомологическая изменчивость морфологических структур и эпигенетическая дивергенция таксонов: Основы популяционной мерономии. М.: Товарищество научных изданий КМК. 511 с.
- Васильев А.Г., Васильева И.А., Шкурихин А.О., 2018. Геометрическая морфометрия: от теории к практике. М.: Товарищество научных изданий КМК. 471 с.
- Войта Л.Л., Голенищев Ф.Н., Туунов М.П., 2019. Дальневосточные полевки *Alexandromys* (Rodentia: Cricetidae) из позднеплейстоценовых и голоценовых отложений пещеры Медвежий клык Приморского края России // Труды Зоол. ин-та РАН. Т. 323. № 3. С. 313–346.
- Заварзин Г.А., 1974. Фенотипическая систематика бактерий. Пространство логических возможностей. М.: Наука. 143 с.
- Ковалева В.Ю., Поздняков А.А., Ефимов В.М., 2002. Изучение структуры изменчивости морфотипов коренных зубов полевки-экономки (*Microtus oeconomus*) через билатеральную асимметрию их проявления // Зоологический журнал. Т. 81. № 1. С. 111–117.
- Ковалева В.Ю., Поздняков А.А., Литвинов Ю.Н., Ефимов В.М., 2021. Флуктуирующая асимметрия и морфогенетические корреляции рисунков жевательной поверхности М1 серых полевок (Rodentia, Arvicolinae) // Зоологический журнал. Т. 100. № 4. С. 434–448.
- Лисовский А.А., Кадетова А.А., Оболенская Е.В., 2018. Морфологическое определение видов восточно-азиатских серых полевок *Alexandromys* (Rodentia, Cricetidae) России и сопредельных территорий // Зоологический журнал. Т. 97. № 1. С. 101–113.
- Малеева А.Г., 1976. Об изменчивости зубов у полевок (*Microtinae*) // Эволюция грызунов и история формирования их современной фауны. Л.: Зоол. ин-т АН СССР. С. 48–57.
- Малеева А.Г., Елькин Ю.А., 1986. Водяная полевка среднего и позднего плейстоцена в местонахождениях Зауралья и систематические взаимоотношения среднеплейстоценовых, позднеплейстоценовых и современных форм рода *Arvicola* (Rodentia, Microtinae) // Труды Зоол. ин-та АН СССР. Т. 156. С. 59–97.
- Огнев С.И., 1950. Звери СССР и прилежащих стран. Т. 7. Грызуны (продолжение). М.–Л.: Изд-во АН СССР. 706 с.
- Павлинов И.Я., 1999. Анализ изменчивости формы третьего верхнего коренного зуба у скальных полевок рода *Alticola* (Cricetidae) методами геометрической морфометрии // Зоологический журнал. Т. 78. № 1. С. 78–83.
- Павлинов И.Я., 2000. Дополнительные материалы по использованию геометрической морфометрии при анализе изменчивости коренных зубов у полевок (род *Alticola*, Rodentia, Mammalia) // Зоологический журнал. Т. 79. № 1. С. 104–107.
- Павлинов И.Я., Микешина Н.Г., 2002. Принципы и методы геометрической морфометрии // Журнал общей биологии. Т. 63. № 6. С. 473–493.
- Поздняков А.А., 1995. Таксономическая интерпретация морфологической изменчивости на примере серых полевок (*Microtus s. lato*, Rodentia) // Журнал общей биологии. Т. 56. № 2. С. 172–178.
- Поздняков А.А., 2007. Структура морфотипической изменчивости серых полевок (*Microtus*: Rodentia, Arvicolidae) с точки зрения эпигенетической теории эволюции // Успехи современной биологии. Т. 127. № 4. С. 416–424.
- Поздняков А.А., 2011. Структура морфологической изменчивости (на примере морфотипов жевательной поверхности первого нижнего коренного зуба серых полевок) // Журнал общей биологии. Т. 72. № 2. С. 127–139.
- Поздняков А.А., 2022. Применение модели эпигенетического ландшафта для изучения структуры морфотипической изменчивости (на примере М3 скальных полевок (*Alticola*, Rodentia, Arvicolinae)) // Зоологический журнал. Т. 101. № 2. С. 202–212.
- Токмергенов Т.З., 1992. Анализ внутривидового полиморфизма рисунка жевательной поверхности моляров М³ и М₁ серебристой полевки // Зоологический журнал. Т. 71. № 8. С. 104–123.
- Bookstein F.L., 1991. Morphometric tools for landmark data: geometry and biology. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 198 p.
- Dokuchaev N.E., 2014. Far-Eastern grey voles (Rodentia: Cricetidae: *Alexandromys*) from Bolshoi Shantar Island // Russian J. Theriol. V. 13. № 2. P. 65–70.
- Hammer Ø., Harper D., Ryan P.D., 2001. PAST. Paleontological Statistics software package for education and data analysis // Palaeontologia Electronica. V. 4. № 1. P. 1–9.

- Jolliffe I.T., 2002. Principal Component Analysis, 2nd ed. New York: Springer. 487 p.
- Kryštufek B., Shenbrot G.I., 2022. Voles and Lemmings (Arvicolinae) of the Palaearctic Region. Maribor: University Press. 436 p.
- Markova E., Malygin V., Montuire S., Nadachowski A., Quéré J.-P., Ochman K., 2010. Dental variation in sibling species *Microtus arvalis* and *M. rossiaemeridionalis* (Arvicolinae, Rodentia): between-species comparisons and geography of morphotype dental patterns // J. Mammal. Evol. V. 17. P. 121–139.
- Markova E.A., Smirnov N.G., Kourova T.P., Kropacheva Y.E., 2013. Ontogenetic variation in occlusal shape of ever-growing molars in voles: An intravital study in *Microtus gregalis* (Arvicolinae, Rodentia) // Mamm. Biol. V. 78. P. 251–257.
- McGhee G.R., 1999. Theoretical morphology: the concept and its application. New York: Columbia Univ. Press. 378 p.
- Nadachowski A., 1991. Systematics, geographic variation, and evolution of snow voles (*Chionomys*) based on dental characters // Acta theriol. V. 36. P. 1–45.
- Navarro N., Montuire S., Laffont R., Steimetz E., Onofrei C., Royer A., 2018. Identifying past remains of morphologically similar vole species using molar shapes // Quaternary. V. 1, 0020; <https://doi.org/10.3390/quat1030020>
- Pavlinov I.Ya., 2011. Morphological disparity: An attempt to widen and to formalize the concept // I.Ya. Pavlinov (ed.). Research In Biodiversity: Models And Applications". Rijeca: InTech – Open Access Publ. P. 341–364.
- Pavlinov I.Ya., 2022. Variation and covariation of the molar crown elements in the genus *Ondatra* (Rodentia, Arvicolinae) // Rus. J. Theriol. V. 21. № 2. P. 139–145.
- Rohlf F.J., 2017. tpsDig2 ver. 2.31. New York: State University at Stony Brook. (program).
- Rohlf F.J., 2019. TPSrelw32: relative warps, version 1.7. New York: State University at Stony Brook. (program).
- Rossolimo O.L., Pavlinov I.Ja., 1992. Species and subspecies of *Alticola* s. str. (Rodentia: Arvicolidae) // Prague Studies in Mammalogy. P. 149–176.
- StatSoft Inc. 2014. STATISTICA (Data Analysis Software System), Version 12. (program).
- Voyta L.L., Golenishchev F.N., Tiunov M.P., 2013. Analysis of shape and size variation of the first lower molar in Far-Eastern grey voles of genus *Alexandromys* (Rodentia: Cricetidae) from Russian fauna using geometric morphometrics // Russian J. Theriol. V. 12. № 1. P. 19–32.
- Zelditch M., Swiderski D., Sheets D.H., Fink W., 2004. Geometric morphometrics for biologists. Elsevier: Academic Press. 443 p.

DIVERSITY OF STRUCTURAL VARIANTS OF THE m1 ANTEROKONID IN THE VOLE GENERA *STENOCRANIUS* AND *ALEXANDROMYS* (ARVICOLINI, RODENTIA): QUALITATIVE AND QUANTITATIVE APPROACHES

A. A. Pozdnyakov^{1, *}, I. Ya. Pavlinov²

¹Institute for the Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, 630091 Russia

²Zoological Museum, Moscow State University, Moscow, 125009 Russia

*e-mail: pozdnyakov61@gmail.com

75 images of anteroconid morphotypes for five vole species were studied using traditional and GM methods: *Stenocranius gregalis*, *Alexandromys middendorffii*, *A. mongolicus*, *A. mujanensis*, and *A. oeconomus*. The morphotypical space is three-dimensional within the framework of the traditional approach, the axes being formed by (1) the complexity of the curve of the lingual and (2) labial sides of the anterior loop, and (3) the number of closed triangles. The total number of morphotypes for four species of *Alexandromys* is 56, 30 of them having been actualized (the degree of completeness of the morphospace is 53.6%). The thin plate and Procrustean distance analysis were used in the quantitative approach. The distribution of morphotypes in the space of the first two relative deformations, both for individual species and for their complex, corresponds to an arcuate configuration, the first of which is mainly associated with the complication/simplification of the buccal side of the anteroconid, while the second with the bilateral complication/simplification and simultaneous extension/compression of the anteroconid. The part of the potential morphospace that corresponds to a moderately complicated and maximally elongated anteroconid remains unoccupied. The distribution of morphotypes for the complex of species in the space of the first two axes of multidimensional scaling forms a single and almost homogeneous cloud that almost evenly fills the total morphospace. The correlation coefficients between the matrices of morphogenetic and Procrustean distances between morphotypes calculated for each of the species vary from 0.56 to 0.73.

Keywords: morphological disparity, geometric morphometrics, gray voles, m1 anteroconids, morphotypes

УДК 599.323.43:575.21:574.91

ОДОНТОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ИНВАЗИВНОГО ВИДА НА СТАДИИ РАССЕЛЕНИЯ: *MICROTUS ROSSIAEMERIDIONALIS* (ARVICOLINAE, RODENTIA) В ИРКУТСКОЙ ОБЛАСТИ, ЮЖНОЕ ПРЕДБАЙКАЛЬЕ

© 2023 г. Е. А. Маркова^a, *, С. А. Борисов^b, **, С. В. Зыков^a, ***,
П. А. Сибиряков^a, ****, Л. Э. Ялковская^a, *****, С. В. Булычева^a, *****

^aИнститут экологии растений и животных УрО РАН,
ул. 8 Марта, 202, Екатеринбург, 620144 Россия

^bИркутский научно-исследовательский противочумный институт Роспотребнадзора,
ул. Трилисера, 78, Иркутск, 664047 Россия

*e-mail: emrk@yandex.ru

**e-mail: borisov.irk@mail.ru

***e-mail: svzykov@yandex.ru

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

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

*****e-mail: bulycheva.2201@mail.ru

Поступила в редакцию 01.04.2023 г.

После доработки 27.04.2023 г.

Принята к публикации 10.05.2023 г.

Восточноевропейская полевка – факультативно синантропный вид, активно расселяющийся в восточной части северной Евразии. Территория распространения вида в Иркутской области известна как дизъюнктивный участок ареала с 1980-х. Изучено 98 особей, отловленных в 2016–2017 и 2021–2023 гг. на восточном участке расселения, где вид впервые был обнаружен в начале 2010-х гг. Животных отлавливали на антропогенно трансформированных территориях от окрестностей г. Иркутск до 23-го километра Голоустненского тракта; в естественных биотопах вид в отловах не встречен. Для видовой идентификации использованы молекулярно-генетические маркеры. Морфологические и микроструктурные характеристики щечных зубов изучены с применением методов световой и электронной микроскопии. В ходе анализа одонтологической изменчивости оценивали сложность жевательной поверхности, регулярность чередования ее функциональных элементов – режущих граней, а также отмечали наличие или отсутствие атипичных призматических складок и призм (редких невидоспецифичных признаков, проявляющихся и накапливающихся у разных видов Arvicolinae при близкородственном скрещивании, но ранее не известных у восточноевропейской полевки). Частоты признаков, характеризующих сложность жевательной поверхности и регулярность ее функциональных элементов, у изученных животных находятся в пределах значений, известных для основного ареала вида. В двух точках отлова впервые для восточноевропейской полевки обнаружены особи с атипичными призматическими складками. При максимальном проявлении этих складок от задней непарной петли нижних зубов отделяется сверхкомплектная призма, топологически соответствующая гипокониду. Распределение ламеллярной и радиальной эмали на сверхкомплектной призме не согласуется с функционально обусловленным и эволюционно закрепленным распределением типов эмали на зубах рода *Microtus*. Сделан вывод о том, что в изученной локальной микропопуляции проявляются фенотипические последствия восстановления численности из небольшого числа основателей. По-видимому, в районе исследований вид сталкивается с множественными последовательными случаями закрепления (натурализации) на новой территории. Полученные результаты подтверждают перспективность использования дентальных признаков для мониторинга видов Arvicolinae, границы распространения которых подвергаются значительным пространственным изменениям в относительно краткие сроки, доступные для наблюдения.

Ключевые слова: восточноевропейская полевка, фенотип, структура зубов, биологические инвазии

DOI: 10.31857/S0044513423070073, **EDN:** AQAWSA

Биологическая инвазия — это процесс вторжения вида и формирования его устойчивой популяции в регионах за пределами естественного ареала, включающий три основные стадии: перемещение (транспортировка, интродукция), закрепление (натурализация) и расселение (например, Blackburn et al., 2011; Richardson, Riccardi, 2013). Деятельность человека — важнейший фактор, способствующий биологическим инвазиям, и с ростом антропогенного влияния на биосферу все чаще инвазии чужеродных видов рассматривают как угрозу для биоразнообразия естественных экосистем (Galiana et al., 2014; Mačić et al., 2018). Для инвазивных видов процесс расселения за пределы основной части ареала на первый взгляд положителен, поскольку демонстрирует черты биологического прогресса. Вместе с тем оценка эволюционного потенциала инвазивных популяций — это комплексная междисциплинарная задача, требующая не только длительных наблюдений, но и синтеза данных разных дисциплин (например, Sherpa, Després, 2021). Фенотипические последствия прохождения через стадии инвазии при этом рассматривают в связи со способностью вида приспосабливаться к новым условиям. Однако стадия перемещения в большинстве случаев связана с критическим сокращением численности, что, теоретически, может иметь и негативные последствия (Allendorf, Lundquist, 2003). На практике увеличение частоты отдельных рецессивных признаков и проявление фенотипических aberrаций отмечают в популяциях транслоцированных видов млекопитающих, которые, тем не менее, успешно осваивают новые территории (например, Кораблев и др., 2018). Каким образом инвазивные виды преодолевают негативные последствия восстановления численности из небольшого числа основателей — это один из фундаментальных вопросов при изучении инвазионного процесса.

Среди млекопитающих одним из перспективных объектов изучения фенотипических последствий инвазии является восточноевропейская полевка (*Microtus rossiaemeridionalis* Ognev 1924) — факультативно синантропный вид, активно расселяющийся в восточной части северной Евразии (Мейер и др., 1996; Малыгин и др., 2019). Дизъюнктивные участки ареала, появляющиеся в результате непреднамеренной интродукции, служат естественными лабораториями, в которых могут быть прослежены фенотипические последствия формирования популяции из ограниченного числа основателей (Markova et al., 2019). В трех из пяти изученных ранее дизъюнктивных участков ареала обнаружено проявление скрытой фенотипической изменчивости: резкое повышение доли резервных морфотипов зубов, появление редукций и накопление редких одонтологических вариаций (Markova et al., 2019). Материалы из Иркутской обл.

также были включены в процитированную работу (небольшая серия черепов из окрестностей пос. Новонукутский, коллекция М.Н. Мейер, ЗИН РАН), однако фенотипических последствий формирования популяции из ограниченного числа основателей выявлено не было, что могло быть связано как с небольшим объемом выборки, так и с отсутствием фенотипически выраженных эффектов критического сокращения численности.

Территория распространения восточноевропейской полевки в Иркутской обл. известна как дизъюнктивный участок ареала с 1980-х годов, когда впервые по кариологическим данным была установлена видовая принадлежность полевки из окрестностей пос. Новонукутский (Липин и др., 1987; Мейер и др., 1996). Источник проникновения вида в регион не известен, предположительно восточноевропейская полевка была завезена по железной дороге (Обыкновенная полевка..., 1994). Расселение в Иркутской обл. шло во всех направлениях: к 2008—2013 гг. получены многочисленные подтвержденные находки восточноевропейской полевки, относящиеся к северному, восточному и юго-восточному направлениям расселения (Малышев, 2013). Наибольшего распространения и численности вид достиг в агроценозах левого берега Ангары в Верхнем Приангарье; известны находки на правом берегу Ангары (Малышев, 2013), на о-ве Ольхон (Pavlova, Tchabovsky, 2011), а также в соседних регионах, например в Бурятии, в г. Улан-Уде и его окрестностях (Моролдоев, Картавцева, 2017; Моролдоев и др., 2017). Распространение вида в Иркутской обл. достаточно подробно документировано (Липин и др., 1987; Демидович, 2006, 2016; Попов, 2011; Малышев, 2013), что делает этот участок ареала перспективным для изучения фенотипической изменчивости инвазивного вида на стадии расселения.

Цель работы — ответить на вопрос, прослеживаются ли у восточноевропейской полевки в Иркутской обл. фенотипические последствия восстановления численности из небольшого числа основателей.

Для анализа фенотипической изменчивости выбраны одонтологические признаки. Морфология зубов восточноевропейской полевки сформировалась в ходе эволюции в направлении повышения приспособленности к питанию растительными кормами с высоким содержанием клетчатки (более подробно — см. Markova et al., 2019). Несмотря на строгую связь морфологии зубов с особенностями их функции, при близкородственном скрещивании даже у наиболее высоко специализированных представителей подсемейства Arvicolinae проявляются редкие невидоспецифичные дентальные признаки, снижающие приспособленность (Markova, Smirnov, 2018; Мар-

kova et al., 2020). Эта особенность зубной системы делает ее перспективным объектом изучения для выявления фенотипических последствий критического сокращения численности и, вместе с тем, позволяет сопоставлять выявляемые тенденции внутривидовой изменчивости с масштабами эволюционных изменений от предковых форм к современным таксонам.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Сбор материала проводили на восточном участке расселения *M. rossiaemeridionalis* в Иркутской обл. Точки отловов расположены в Иркутском р-не в направлении от окрестностей Иркутска до 23-го километра Голоустненского тракта, который связывает областной центр с пос. Большое Голоустное на берегу оз. Байкал. Отловы проведены С.А. Борисовым в четырех точках. Ловушки устанавливали в местах обнаружения нор со следами жизнедеятельности полевков, при наличии снежного покрова — вблизи отдушин на поверхности снега. Оценка численности грызунов не входила в задачи отловов.

Точка *a* — 23-й километр Голоустненского тракта, садовое некоммерческое товарищество (СНТ) для выращивания столовых корне- и клубнеплодных культур и многолетних культурных растений. Отловы на территории СНТ и в зоне естественной растительности за пределами товарищества проводили круглогодично с 1999 г., восточноевропейская полевка отмечена с 2011 г. только на территории СНТ. В естественных ландшафтах за пределами СНТ на протяжении всего периода отловов восточноевропейская полевка не обнаружена. Серые полевки в естественных ландшафтах представлены полевкой-экономкой и темной полевкой; периодически оба вида проникали на территорию СНТ, не формируя постоянных поселений. Материал для анализа одонтологической изменчивости собран в 2016 (5 особей), 2017 (14 особей), 2021 (25 особей), 2022 (30 особей) и 2023 (2 особи) годах.

Точка *b* — 15-й километр Голоустненского тракта. Отловы проводили в апреле 2022 г. на окраине д. Худяково в зарослях рудеральной растительности вдоль линии электропередач (14 особей).

Точка *c* — 9-й километр Голоустненского тракта. Отловы проводили в апреле 2022 г. на узкой полосе земли между автодорогой и нерегулярно возделываемым сельскохозяйственным полем (4 особи).

Точка *d* — р. Кая, окраина рабочего пос. Маркова близ г. Иркутск, левобережье р. Ангара. Отловы проводили на урбанизированной территории в октябре 2022 г. (4 особи).

Точки отлова *a–c* (рис. 1) расположены на правобережье Ангары на Иркутско-Черемхов-

ской равнине в направлении к предгорьям Онотской возвышенности и Приморского хребта, в зоне подтаежных подгорных лесов (Растительный покров..., 2013), преимущественно сосновых и лиственнично-сосновых, с участками осиново-березовых лесов и присутствием осоковых и осоково-гипновых болот с березой, кедром, елью и лиственницей с небольшой долей заболоченных лугов и лесов. Коренная растительность в значительной мере трансформирована хозяйственной деятельностью человека и подвержена частым лесным пожарам (например, Баянова, 2018). Точка *d* расположена на левобережье Ангары, в окрестностях г. Иркутск (рис. 1).

Видовая идентификация всех особей восточноевропейской полевки из точек отлова *a–d* проведена по молекулярно-генетическим маркерам в лаборатории филогенетики и биохронологии ИЭРиЖ УрО РАН. Тотальную ДНК выделяли из образцов мышечной (фиксация в 96% этаноле) или костной (нижняя челюсть) ткани с использованием наборов “ДНК-Экстрем-2” (“СИНТОЛ”) согласно протоколу производителя. Для ПЦР-типирования использовали пары праймеров, рекомендованные для идентификации видов-двойников обыкновенной полевки (Nekrutenko et al., 1999):

Mar14F 5'_CCCCTAAAGATTGTTACAGAAAC-CATC_3'

Mar14R 5'_AAGCCCAACTTGTAACCAGATA-AAGCAC_3'

Mro16F 5'_GCTCGCTGGTAGAGACAGT-CACC_3'

Mro16R 5'_GAAGGCAGATTGACCAAGATTTC-C_3'

В работе использована терминология зубной системы Arvicolinae (Van Der Meulen, 1973) и Cricetidae (Reig, 1977; Maridet, Ni, 2013). Анализ одонтологической изменчивости проводили с использованием разработанных ранее подходов (Маркова, 2013; Markova et al., 2010, 2019, 2020). Рассматривали три группы признаков. Группа I — сложность жевательной поверхности; оценивали в тех отделах зубов, которые усложнялись в ходе эволюции Arvicolinae от предковых форм к современным за счет добавления новых призм — типичных элементов сложности для подсемейства Arvicolinae (рис. 2). Для оценки использовали ранги сложности (Маркова, 2013) и традиционные морфотипы (Rörig, Börner, 1905; Markova et al., 2010). Группа II — регулярность чередования эмалевых граней как функциональных элементов жевательной поверхности; оценивали на примере *m1* и *m2* в наиболее узкой части на контакте призм коронки (рис. 3). Группа III — редкие атипичные призматические складки или сверхкомплектные призмы на месте элементов сложности бугорчатого зуба предковых форм (рис. 2, призна-

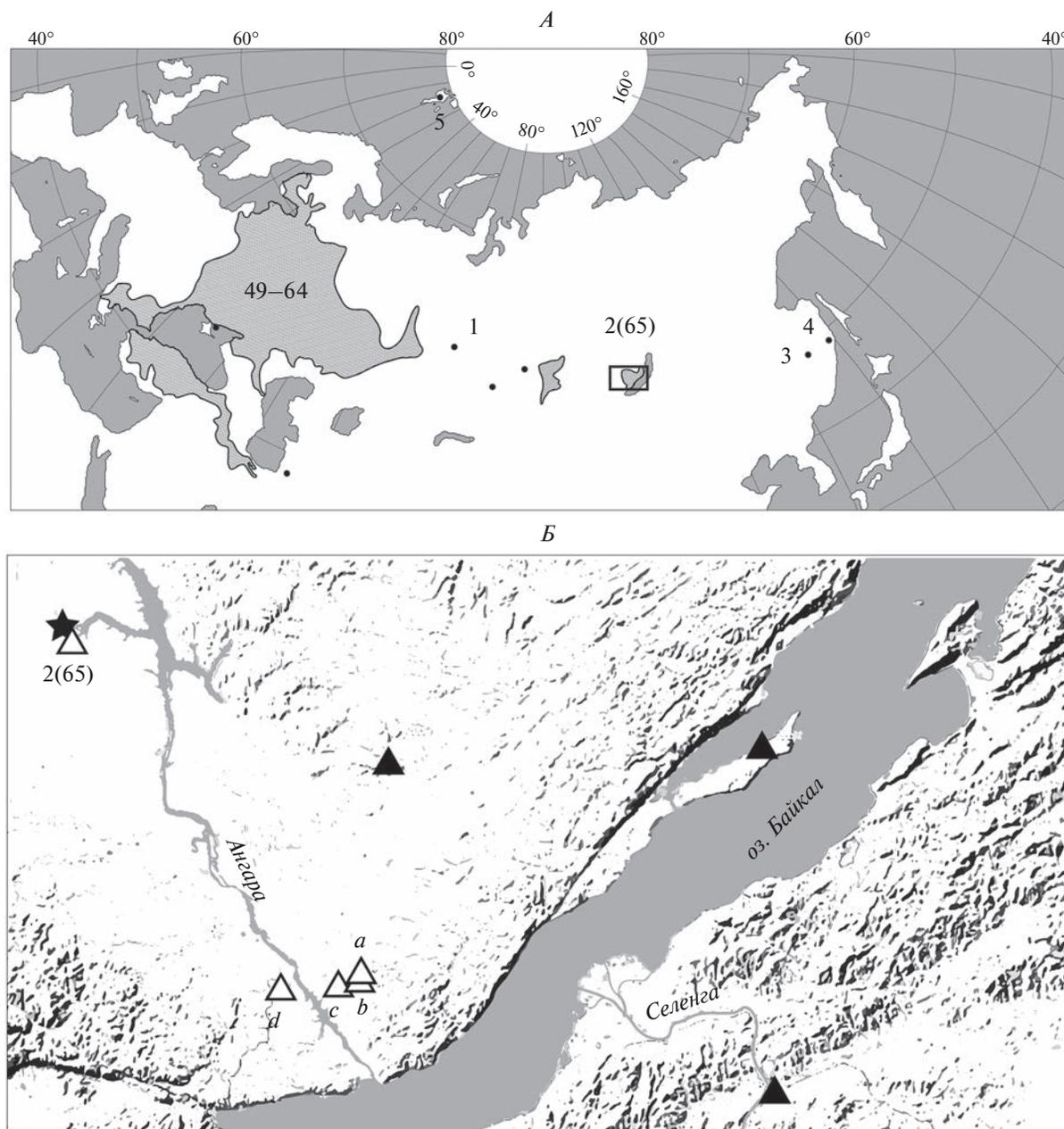


Рис. 1. Географическое положение региона исследований и точки сбора материала. *А* – ареал восточноевропейской полевки с указанием положения региона исследований (прямоугольник) и номеров выборок, использованных в качестве сравнительного материала (49–65 – по: Markova et al., 2010; 1–5 – по: Markova et al., 2019). *Б* – точки сбора материала в Иркутской области: *a* – 23-й километр Голоустненского тракта, *b* – 9-й километр Голоустненского тракта, *c* – 15-й километр Голоустненского тракта, *d* – р. Кая. Звездочка – первая подтвержденная находка вида в регионе (Липин и др., 1987), черные треугольники – опубликованные данные о подтвержденных находках вида (Pavlova, Tchabovsky, 2011; Малышев, 2013; Моролдоев и др., 2017), белые треугольники – точки, включенные в анализ морфологических признаков.

ки 1–7) и складки эмали во входящих углах передней непарной петли $m1$ и задней непарной петли $M3$ (рис. 2, признак 8). Обозначение признаков – по: Markova et al., 2020.

В анализ включены правые и левые щечные зубы животных на пост-ювенильных стадиях (же-

вательная поверхность всех зубов, включая $M3$, полностью сформирована, отсутствует ювенильная складчатость эмали).

Всех особей проверяли на наличие функциональных патологий (значительных нарушений окклюзии, стирания или роста зубов), болезней

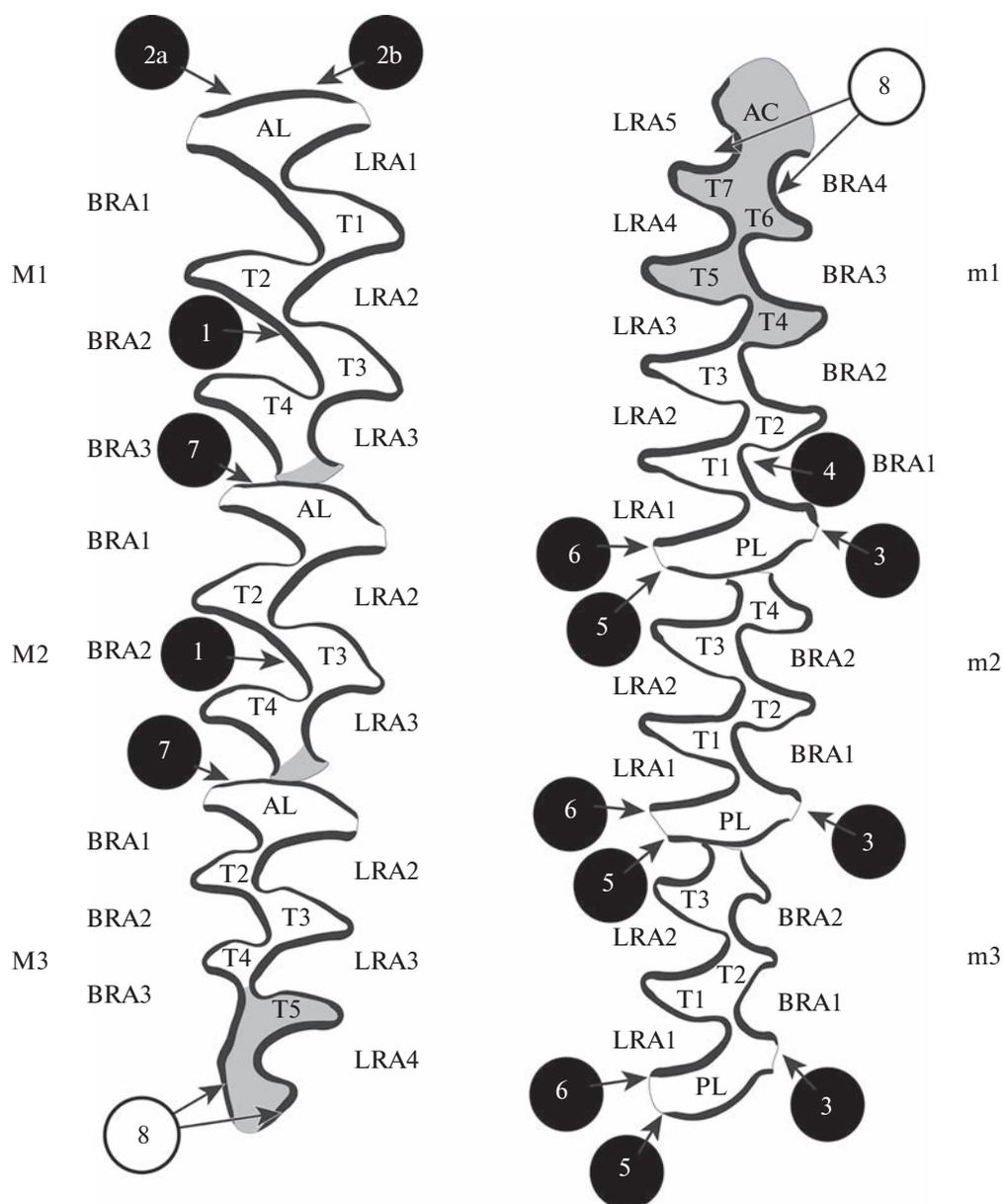


Рис. 2. Номенклатура жевательной поверхности щечных зубов полевок (по: Van Der Meulen, 1973), места оценки рангов сложности и традиционных морфотипов в отделах, которые усложнились в ходе эволюции полевок от предковых форм к современным за счет добавления новых призм – типичных элементов сложности для подсемейства Argicolinae (серый цвет) и места проверки на наличие атипичных элементов жевательной поверхности (стрелки). Черные кружки – расположение сверхкомплектных призм или складок на месте элементов сложности бугорчатого зуба ранних хомякообразных, которые у полевок в норме не проявляются, но могут быть обнаружены при близкородственном скрещивании; белые кружки – эмалевые складки в основании головки передней непарной петли m1 и пятки M3; 1–8 – номера признаков по: Markova et al., 2020.

ротовой полости (кариес, актиномикоз), следов травм или структурных нарушений тканей зубов, видимых в световой микроскоп.

Анализ микроструктуры эмали проводили с использованием сканирующего электронного микроскопа TESCAN VEGA3. Для получения микрофотографий зубы извлекали из челюсти, заливали эпоксидной смолой, после чего жевательную

поверхность зуба выравнивали и обрабатывали 10% HCl в течение 3 с. Определение типов эмали проводили по: von Koenigswald, 1980.

Материал, использованный в данной работе, находится на хранении в Музее Института экологии растений и животных УрО РАН. Сравнительный материал для анализа одонтологической изменчивости (рис. 1А) включает опубликованные

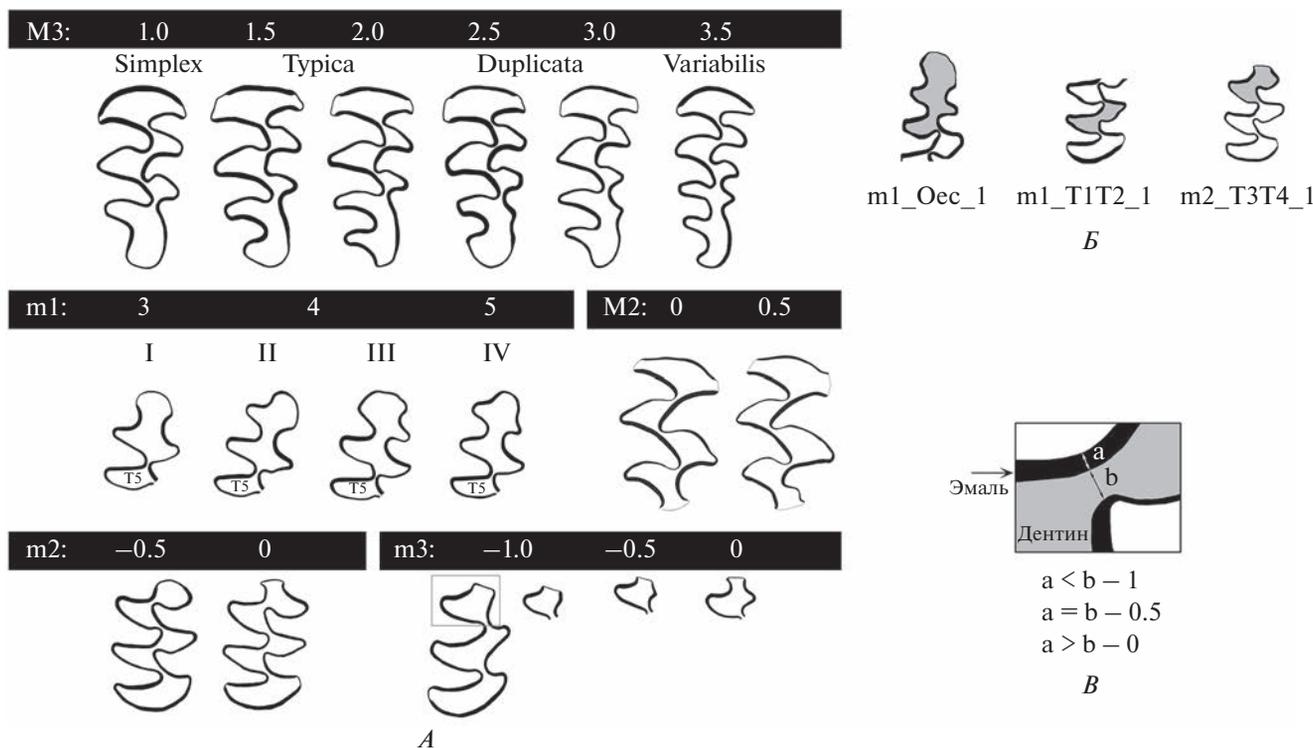


Рис. 3. Признаки группы I, характеризующие сложность жевательной поверхности (А), и группы II, характеризующие регулярность режущих граней эмали (Б–В). А – На черном фоне показаны ранги сложности, ниже – традиционные морфотипы. Б – Примеры отклонений от регулярного чередования режущих граней эмали на m1 и m2. В – Принцип оценки регулярности режущих граней по ширине дентинового слияния между соседними призмами (а – ширина наиболее толстой эмалевой грани в месте контакта двух призм, b – расстояние между эмалевыми гранями противоположных входящих углов, 0, 0.5, 1 – степень слияния полей жевательной поверхности от полного разделения (0) до неполного разделения (1)).

данные о выборках восточноевропейской полевки из основной части ареала (Markova et al., 2010) и из дизъюнктивных участков (Markova et al., 2019). В т.ч. изучена коллекция М.Н. Мейер из окрестностей пос. Новонукутский, Иркутская обл. (в предыдущих работах под номерами 65 (Markova et al., 2010) или 2 (Markova et al., 2019)), хранящаяся в ЗИН РАН и включающая материалы 1984 г. (ZIN70593-70602) и 5 черепов животных без музейных номеров, датированных 1985 г.

Обозначения зубов: m1, m2, m3 – нижние, M1, M2, M3 – верхние зубы. Элементы жевательной поверхности зубов подсемейства Arvicolinae: AC – головка передней непарной петли m1, AL – передняя непарная лопасть верхних зубов, BRA – буккальные входящие углы, LRA – лингвальные входящие углы, PL – задние непарные лопасти нижних зубов, T – треугольные призмы жевательной поверхности, ПНП – передняя непарная петля m1 (ПНП = T6 + T7 + AC). Элементы жевательной поверхности зубов Scitidae (и соответствующее обозначение по терминологии, принятой для Arvicolinae, где применимо): ed – энтоконид (= T1), hd – гипоконид (= T0), hl – гиполофулид, lpsd – лабиальный постеросинусид (= BRA0),

md – метаконид (= T3), pld – постеролофид, prd – протоконид (= T2). При обозначении признаков на отдельных зубах сначала указывается зуб, после этого – признак, например, m1_lpsd – лабиальный постеросинусид на m1 и т.д. Признаки, характеризующие степень слияния или разделения дентиновых полей (например, отклонения от регулярного чередования эмалевых граней), обозначали, например, следующим образом: m1_T1T2_0.5 (т.е. между призмами T1 и T2 на m1 имеется дентиновое слияние, равное 0.5) (по: рис. 3В).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Изученные особи из точек отлова a–d не имели признаков функциональных патологий (нарушений окклюзии, стирания или роста зубов), болезни ротовой полости (кариес, актиномикоз), следов травм или структурных нарушений тканей зубов, видимых в световой микроскоп.

Частоты признаков, характеризующих сложность жевательной поверхности и регулярность ее функциональных элементов – режущих граней эмали (табл. 1, I, II), находятся в пределах значе-

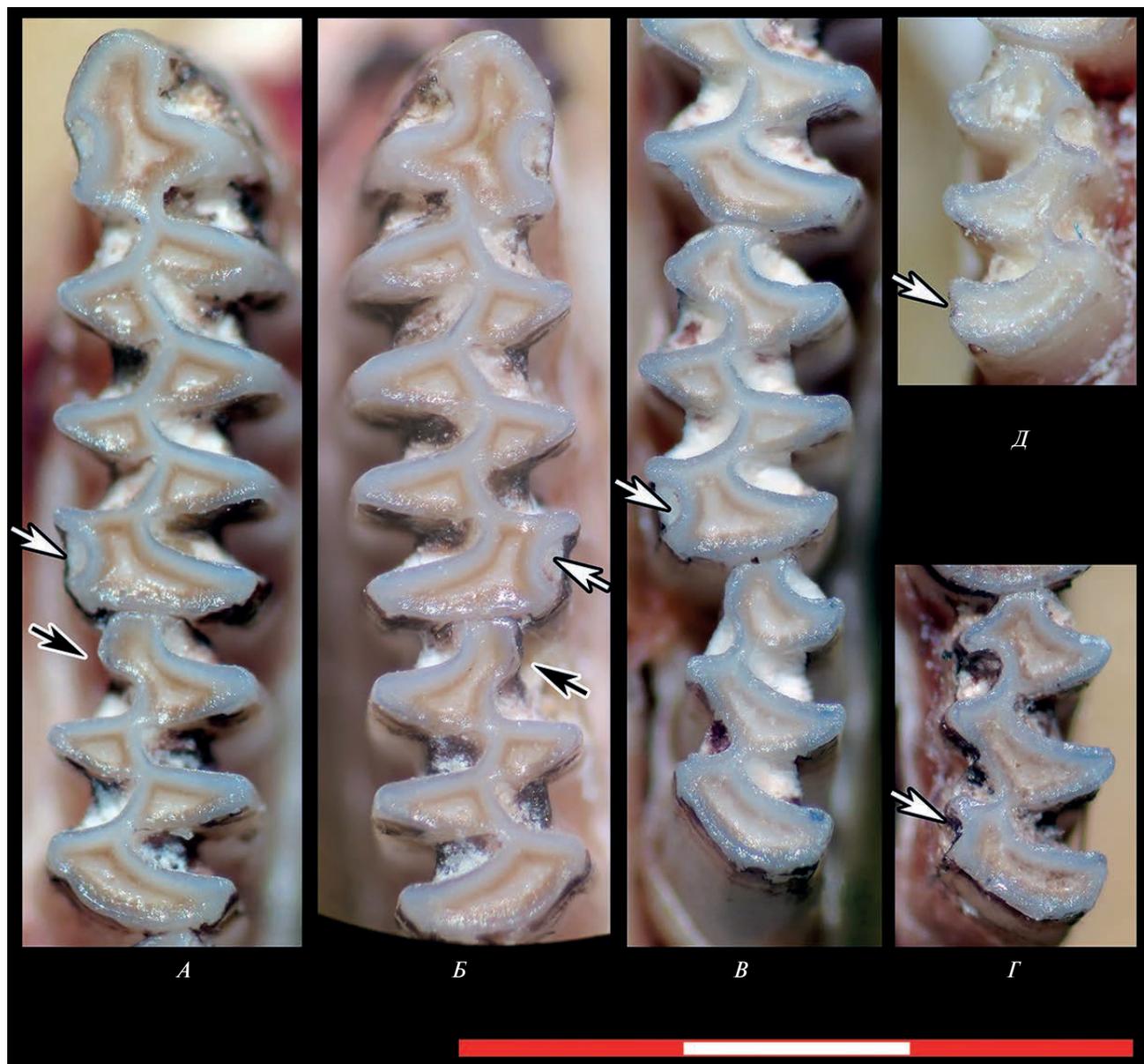


Рис. 4. Редкие одонтологические признаки, обнаруженные у восточноевропейской полевки в Иркутской обл.: атипичные входящие углы на задней непарной петле нижних зубов (белые стрелки) и неполная редукция призматические признаки Т4 на m2 (черные стрелки). А, Б – левые и правые m1 и m2 с признаком 3 (самец ИРАЕ835372/И107, июль 2022, точка отловов а), В – m2 и m3 особи ИРАЕ835473/И208 (пол неизвестен, февраль 2022, точка отловов а), Г – m3 с признаком 3 (самец ИРАЕ835356.2/И89, апрель 2022, точка отловов с), Д – m3 со слабо выраженным признаком 6 (самец ИРАЕ1700481/И2, декабрь 2021, точка отловов а). Масштаб 3 мм.

ний, известных для основного ареала (Markova et al., 2010, выборки 49–64), и близки к значениям, опубликованным для выборки 65(2) из окрестностей пос. Новонукотский.

В двух локалитетах (точки отловов а и с) обнаружены редкие атипичные признаки – призматические складки на месте элементов сложности бугорчатых зубов хомякообразных предков (рис. 4–5, табл. 1, III). Из семи редких дентальных признаков, связанных у Arvicolinae с близкородствен-

ным скрещиванием (рис. 2, 1–7), встречено два: признак 3 – дополнительный входящий угол BRA0 на месте lpsd бугорчатого зуба хомякообразных и признак 6 – дополнительный входящий угол LRA1a на месте hl хомякообразных. Это первый случай обнаружения признаков данной группы у *M. rossiaemeridionalis*.

Признак 6 (m1_hl) встречен единично (точка отловов а) и выражен слабо (рис. 4 Д). Признак 3 (lpsd на m1, m2 или m3) встречен в двух локалите-

Таблица 1. Частоты одонтологических признаков (%), обнаруженных у восточноевропейской полевки в точках отлова *a–d* и общее число особей на пост-ювенильных онтогенетических стадиях, включенных в анализ одонтологической изменчивости

Признаки	Точки и годы отлова						
	<i>a</i>				<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>
	2016	2017	2021	2022	2022	2022	2022
I – Ранги сложности зубов (в скобках – традиционные морфотипы)							
M3_1 (simplex)	0.0	0.0	22.0	2.0	0.0	0.0	0.0
M3_1.5 (typica)	50.0	23.1	22.2	28.6	18.5	0.0	0.0
M3_2 (typica)	0.0	57.7	44.4	40.8	37.0	28.6	100.0
M3_2.5 (duplicata)	20.0	0.0	8.9	6.1	11.1	0.0	0.0
M3_3 (duplicata)	10.0	11.5	22.2	20.4	33.3	14.3	0.0
M3_3.5 (variabilis)	20.0	7.7	0.0	2.0	0.0	57.1	0.0
Всего M3	10	26	45	49	27	7	8
m1_rank3 (I)	80.0	100.0	91.7	87.5	96.4	50.0	100.0
m1_rank4 (II)	20.0	0.0	2.1	1.8	0.0	25.0	0.0
m1_rank4 (III)	0.0	0.0	4.2	5.4	3.6	12.5	0.0
m1_rank5 (IV)	0.0	0.0	2.1	5.4	0.0	12.5	0.0
Всего m1	10	26	48	56	28	8	8
M2_rank0	60.0	84.6	84.4	88.9	92.9	71.4	100.0
M2_rank0.5	40.0	15.4	15.6	11.1	7.1	28.6	0.0
Всего M2	10	26	45	54	28	7	8
m2_rank0	90.0	100.0	95.7	92.9	96.4	100.0	100.0
m2_rank-0.5	10.0	0.0	4.3*	7.1*	3.6	0.0	0.0
Всего m2	10	26	46	56	28	8	8
m3_rank0	30.0	28.6	33.3	37.7	64.3	100.0	75.0
m3_rank-0.5	70.0	39.3	37.5	41.5	25.0	0.0	25.0
m3_rank-1	0.0	32.1	29.2	20.8	10.7	0.0	0.0
Всего m3	10	28	48	53	28	8	8
II – Отклонения от регулярного чередования режущих элементов жевательной поверхности							
m1_T6T7AC_0 (= maskii)	0.0	0.0	0.0	4.0	0.0	0.0	0.0
m1_T5ПНП (= Oec)_0.5	0.0	0.0	2.1	0.0	0.0	0.0	0.0
m1_T1T2_0.5	10.0	3.8	6.3	1.8	7.1	0.0	0.0
m1_T1T2_1	0.0	3.8	8.3	0.0	3.6	0.0	0.0
m2_T3T4_0.5	0.0	3.8	4.3	0.0	3.6	12.5	0.0
m2_T3T4_1	20.0	7.7	26.1	8.9	0.0	0.0	0.0
m2_T1T2_0.5	0.0	0.0	2.2	0.0	0.0	0.0	0.0
m2_T1T2_1	0.0	11.5	8.7	0.0	0.0	0.0	0.0
III – Атипичные элементы жевательной поверхности							
m1_lpsd (= признак 3)	0.0	0.0	4.2	8.9	0.0	0.0	0.0
m2_lpsd (= признак 3)	0.0	0.0	2.1	5.4	0.0	0.0	0.0
m3_lpsd (= признак 3)	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	12.5	0.0
m3_hl (= признак 6)	0.0	0.0	0.0	1.8	0.0	0.0	0.0
M3_признак 8	0.0	0.0	0.0	4.0	0.0	0.0	0.0
Число особей	5	14	25	29	14	4	4

* Встречен только совместно с m2_lpsd (= признак 3).

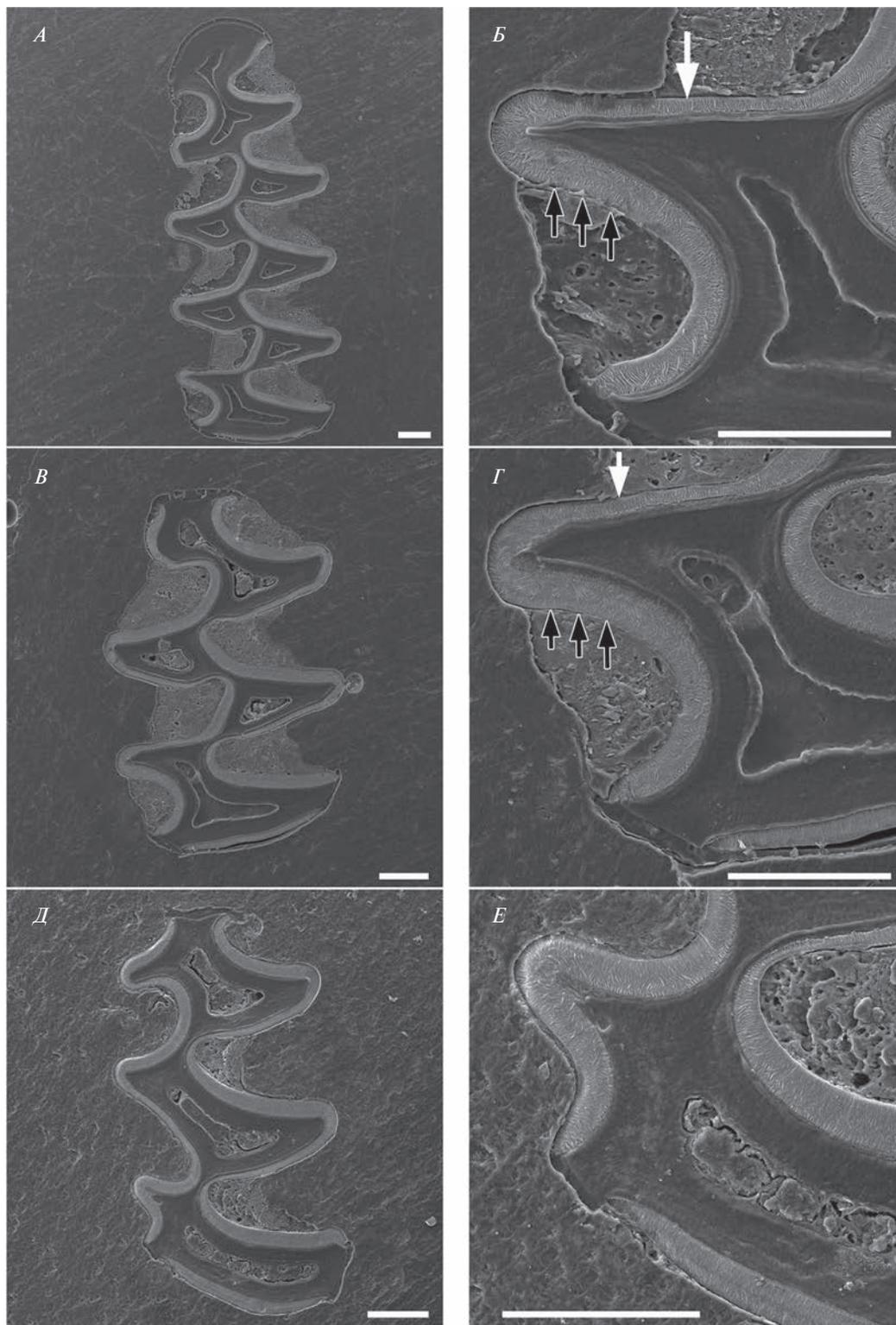


Рис. 5. Левые нижние m1 и m2 взрослой самки IPAE835373/И108 (точка отловов *a*, сентябрь 2022 г.) и левый нижний m3 полувзрослого самца IPAE835356.2/И89 (точка отловов *c*, апрель 2022 г.) с атипичным входящим углом BRA0. *A, B, D* – контуры жевательной поверхности; *B, Г, E* – микроструктура эмали. *A, B* – m1; *B, Г* – m2; *D, E* – m3. Стрелками показано расположение типов эмали на призме hd (= T0), не соответствующее “микротусному” варианту дифференциации эмали при максимальной выраженности признака 3 (особь IPAE835373/И108): тройные черные стрелки – толстая стенка, сформированная радиальной и ламеллярной эмалью, одиночная белая стрелка – тонкая стенка, сформированная радиальной эмалью. Масштаб 200 мкм.

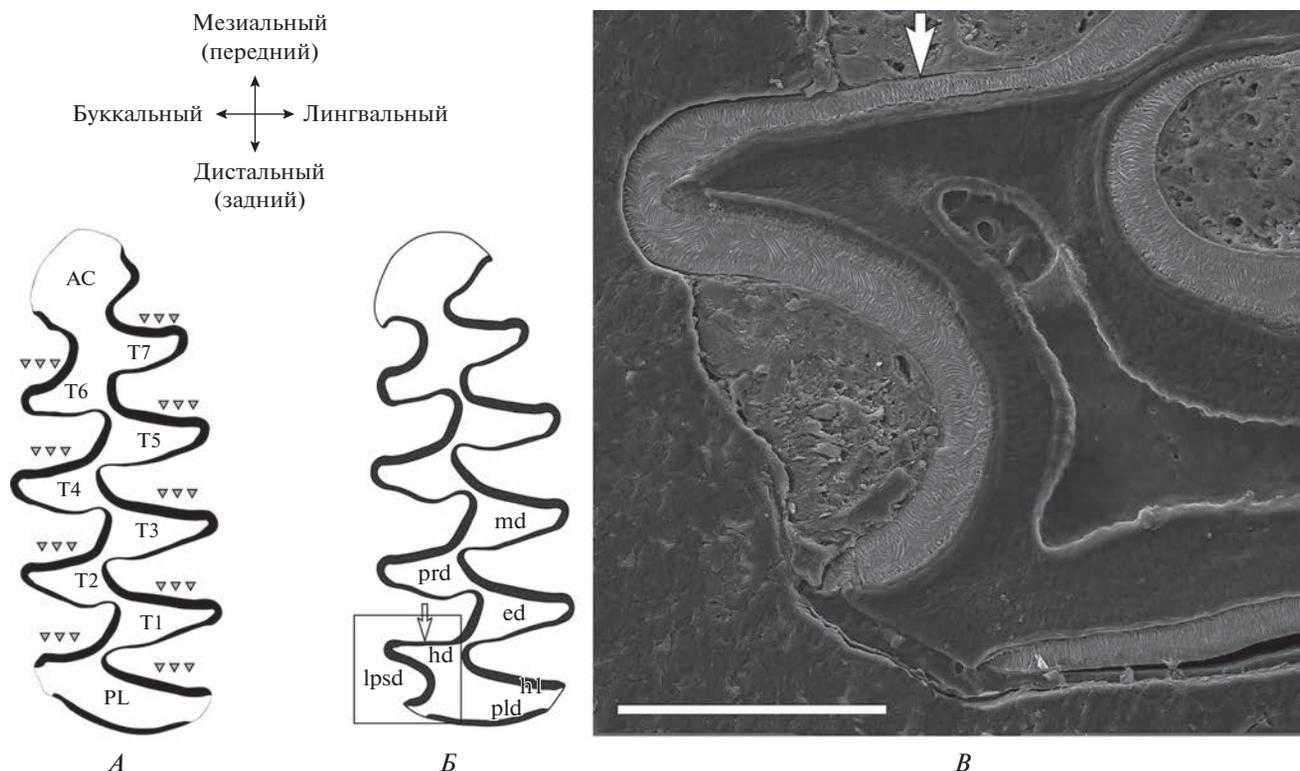


Рис. 6. Обратное расположение ламеллярной и радиальной эмали на передней и задней стенках сверхкомплектной призмы hd (= T0) при формировании атипичного входящего угла lpsd (= BRA0) у восточноевропейской полевки. *А* – Схема эволюционно закрепленного и функционально значимого “микротусного” типа дифференциации эмали, при котором передние (ведущие) стенки призм T1–T5 сформированы ламеллярной и радиальной эмалью и утолщены, а задние (ведомые) стенки тонкие, сформированы радиальной эмалью; тройные треугольные стрелки – ведущие эмалевые грани призм; обозначение элементов зуба – по традиционной схеме для Arvicolinae (Van Der Meulen, 1973). *Б* – Расположение типов эмали на сверхкомплектной призме hd (= T0), не согласующееся с “микротусным” типом дифференциации эмали: передняя стенка тонкая, задняя толстая; обозначение элементов зуба – по схеме, принятой для Cricetidae (Reig, 1977; Maridet, Ni, 2013). *В* – Микроструктура зубной эмали при формировании lpsd; белая одиночная стрелка – тонкая передняя стенка сверхкомплектной призмы hd (= T0), сформированная радиальной эмалью; масштаб 200 мкм.

тах, удаленных друг от друга на 8 км. В точке отловов с одна особь из четырех отловленных имела признак 3 на левом m3, остальные зубы этой особи были обычного для вида строения, без атипичных элементов (рис. 4Г). В точке а в июле 2021 г. отловлен один взрослый самец с хорошо выраженным признаком 3 на правом и левом m1 и левом m2, в феврале 2022 г. – одна особь с признаком 3 на левом m1 и правом m2 (рис. 4В), в июле 2022 – один полувзрослый самец с признаком 3 на правом и левом m1 и незначительным изгибом дистальных стенок m2 (рис. 4А–4Б), в сентябре 2022 – взрослая размножавшаяся самка с признаком 3 на правых и левых m1 и m2 (рис. 5А–5Г). Оценки частоты рассматриваемых признаков и объем выборок приведены в табл. 1.

ОБСУЖДЕНИЕ И ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В ходе расселения восточноевропейской полевки в антропогенно трансформированных ланд-

шафтах зоны подтаежных подгорных лесов южного Предбайкалья формируются поселения вида, в которых на локальном уровне происходят накопление (до 9%) и усиление фенотипической выраженности редких одонтологических признаков. Обнаруженные признаки проявляются у представителей разных родов Arvicolinae вне зависимости от филогенетического родства, и их выраженность усиливается в условиях инбридинга (Markova, Smirnov, 2018; Markova et al., 2020). Учитывая приуроченность *M. rossiaemeridionalis* к территории садоводства и отсутствие находок в близлежащих естественных биотопах, точка отловов а представляет собой частично изолированное поселение, из которого вид на протяжении периода отловов не расселялся активно. Наиболее вероятно, в настоящий момент восточноевропейская полевка находится на стадии закрепления (т.е. натурализации) на данной территории. Неоднократное появление и усиление выраженности редких фенотипических признаков является

косвенным свидетельством того, что этой локальной группировке пока не удается преодолевать последствия близкородственного скрещивания и редкие одонтологические признаки имеют тенденцию к усилению своего проявления. Произойдет ли их элиминация, будут ли они персистировать как редкие периодически проявляющиеся вариации или их частота будет увеличиваться — это вопрос для дальнейших наблюдений. Однако обнаруженный признак 3 (Ipsd) не появился de novo в локалитете *a*. Присутствие в точке отлова *c* особи с атипичным входящим углом BRA0 на одном из *m3* (начальная стадия фенотипического проявления признака 3 при близкородственном скрещивании у Arvicolinae (Markova et al., 2020)) указывает на то, что восточноевропейская полевка на правобережье Ангары предрасположена к проявлению этого признака. Остается неясным, проявляется ли этот признак лишь на правобережье Ангары, либо его фенотипическое проявление связано с эффектом основателя для всей иркутской популяции вида? Для ответа на этот вопрос требуются дополнительные исследования. Отсутствие редких одонтологических признаков в выборке 2 (65) из окрестностей Новонкутского (предположительно зона исходного расселения восточноевропейской полевки в регионе) и их проявление в пределах области современного расселения вида согласуются с моделью множественных последовательных случаев закрепления (натурализации) расселяющейся инвазивной популяции (Blackburn et al., 2011). При такой интерпретации можно ожидать, что редкие фенотипические признаки будет легче обнаружить в небольших изолированных поселениях на стадии закрепления на новой территории, чем на стадии расселения, когда высока численность особей с типичной для вида морфологией, а фон отклонений относительно низок. Имеющихся данных недостаточно, чтобы определить стадию инвазивного процесса, на которой впервые проявился обнаруженный редкий признак 3 (Ipsd) в Иркутской обл. Для ответа на этот вопрос целесообразно сравнить локальные частично изолированные микропопуляции вида, формирующиеся в нескольких направлениях расселения в Верхнем Приангарье и Южном Прибайкалье.

Накопление редких одонтологических признаков отмечено и в других дизъюнктивных участках ареала *M. rossiaemeridionalis* (Markova et al., 2019), однако признаки 3 и 6 у этого вида до сих пор не были выявлены. Как и в других изолированных участках ареала восточноевропейской полевки, обнаруженные в локалитетах *a* и *c* редкие одонтологические признаки инадаптивны для зеленоядного вида и не согласуются с исходным для вида направлением эволюционных преобразований зубной системы. Ранее было высказано предположение, что такие проявления

деспециализации зубной системы могут потенциально быть перспективны при переходе на более генерализованную диету (Markova et al., 2019), однако для проверки этого предположения требуются целенаправленные исследования.

У близкого вида — обыкновенной полевки (*Microtus arvalis* Pallas 1778) кариоформы *arvalis* — признак 3 (Ipsd) на *m1* был обнаружен в северо-западной части Иберийского п-ова, на территории Испании (Markova et al., 2010). Палеонтологические находки указывают на присутствие этого признака у обыкновенной полевки в северо-восточной части полуострова в позднем плейстоцене (Luzi, Lopez-Garcia, 2019, 2019a). Несмотря на то, что одонтологическая изменчивость *M. arvalis* в пределах области распространения формы *arvalis* традиционно привлекает внимание палеонтологов (например, Chaline, 1972; Nadachowski, 1982), а также описано множество редких признаков и фенотипических aberrаций, встречающихся в Европе в настоящее время (Janossy, Schmidt, 1960; 1975; Kraft, 2000; Kapischke, 2014; Kapischke et al., 2015; Jentzsch et al., 2020), признак 3 (Ipsd) пока ни разу не был обнаружен у этого таксона за пределами Испании.

У обыкновенной полевки формы *obscurus* признак 3 был обнаружен лишь при лабораторном разведении (Markova et al., 2020), признак проявился сначала на *m3* (в третьем поколении) и лишь затем на *m1* (с 6 поколения). Такая же последовательность проявления признака 3 характерна и для копытных леммингов рода *Dicrostonyx* в лабораторных колониях, однако на *m3* признак был обнаружен и в природных популяциях, из которых получены основатели колоний (Markova, Smirnov, 2018). На *m2* признак 3 ранее у Arvicolinae никогда не был обнаружен. Примечательно, что у восточноевропейской полевки признак 3 на *m2* во всех случаях ассоциирован с частичной редукцией T4. В случаях, когда призна T0 (гипоконид) отделена от PL достаточно сильно, на ней прослеживается реверсия типов эмали. Причем эта реверсия не согласуется с функционально значимым и эволюционно закрепленным типом дифференциации эмали, специфичным для рода *Microtus* (рис. 6). Наиболее вероятным объяснением этому может служить модификация морфогенеза зуба с изменением экспрессии генов в мезиально-дистальном градиенте на стадии закладки бугорков таким образом, что в норме стабильный дистальный отдел нижнего зуба начинает дифференцироваться, а развитие мезиального отдела замедляется. В результате на нижних зубах образуется сверхкомплектная призма, топологически соответствующая гипокониду бугорчатозубых грызунов, и дифференциация эмали на ней оказывается отображена зеркально в передне-заднем направлении.

Изучение природы редких атипичных призматических складок щечных зубов *Arvicolinae*, рекапитулирующих элементы сложности низкокоронковых зубов их хомякообразных предков, имеет фундаментальное значение в связи с развитием представлений о норме строения и фоне отклонений (Коваленко, 2003). В локалитетах *a* и *c* в Иркутской обл. мы обнаружили два из семи атипичных признаков, известных для *Arvicolinae* (признаки 1–7 по: Markova et al., 2020). В случае своей максимальной фенотипической выраженности эти признаки могут демонстрировать сходство с элементами зубов мутантных мышей с экспериментально модифицированной экспрессией генов сигнального пути *EDA* (Kangas et al., 2004; Rodrigues et al., 2013). При этом аномалий зубной системы, которые проявляются при экспериментальной модификации других сигнальных путей, вовлеченных в развитие зубов у млекопитающих (Seppala et al., 2017; Cho et al., 2011), у полевоцых пока не обнаружено. Сигнальный путь гена *EDA*, кодирующего белок эктодисплазин-А, является эволюционно древним (Pantalacci et al., 2008), вовлечен в формирование производных эктодермы, а его нарушения связаны с развитием синдромных аномалий. Вероятно, первым шагом для выяснения факторов проявления атипичных складок зубов у полевок, рекапитулирующих признаки ранних хомякообразных, может быть проверка гипотезы о связи проявления этих признаков с изменениями в сигнальном пути гена *EDA*. Примечательно, что, согласно имеющимся сборкам геномов, ген *EDA* у полевок расположен на X-хромосоме (например, MicOch1.0 для *Microtus ochrogaster* Wagner 1842 (Broad Institute..., 2012) и mArvAmp1.2 для *Arvicola amphibius* Linnaeus 1758 (Wellcome Sanger Institute..., 2021), так же как и у других млекопитающих, включая домовую мышь и человека (Genome Reference Consortium..., 2020, 2022). Проявление необычного варианта X-хромосомы у *M. rossiaemeridionalis* в регионе исследований (Pavlova, Tchabovsky, 2011), а также мутации X-хромосомы в лабораторных колониях копытных леммингов (Gileva, Chebotar, 1979; Gileva, 2004), где впоследствии описано наибольшее разнообразие дентальных аномалий, соответствующих признакам 1–7 (Markova, Smirnov, 2018; Markova et al., 2020; Чепраков, 2022), косвенно подтверждает целесообразность проверки выдвинутой гипотезы.

Повышение частоты встречаемости редких дентальных признаков в условиях частичной изоляции не является специфической особенностью инвазивных видов и проявляется у *Arvicolinae* в местах флуктуации границы распространения и при периодических миграциях из оптимальных местообитаний в субоптимальные с образованием эфемерных локальных поселений (Markova et al., 2020). В случае, когда граница распростра-

нения остается стабильной, накопление редких признаков не прослеживается, как, например, было показано для обыкновенной полевки формы *obscurus* близ северной границы ареала на Урале (Маркова и др., 2013). Можно предполагать, что фенотипические последствия близкородственного скрещивания у полевоцых проявляются в результате снижения генетического разнообразия в локальных микропопуляциях, формирующих так называемый фронт экспансии (Swaegers et al., 2013). Полученные нами результаты подтверждают перспективность использования дентальных признаков для мониторинга видов *Arvicolinae*, границы распространения которых подвергаются значительным пространственным изменениям в относительно краткие сроки, доступные для наблюдения.

Однако то, какие механизмы стоят за проявлением скрытой (латентной) одонтологической изменчивости в небольших изолированных группировках, — еще предстоит установить. Это может быть связано с фиксацией редких аллелей, всплеском эпигенетической изменчивости, например за счет метилирования ДНК (Chapelle, Silvestre, 2022), или сочетанием генетических и эпигенетических механизмов. В этой связи совместный анализ морфологической и генетической изменчивости является перспективным направлением исследований. Обнаружение редкого варианта X-хромосомы у восточноевропейской полевки на о-ве Ольхон (Pavlova, Tchabovsky, 2011) позволяет предполагать, что специфика изолированных популяций восточноевропейской полевки может быть прослежена на разных уровнях организации.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю благодарность А.В. Бородину за организацию сотрудничества, а также О.В. Полявиной и А.О. Усольцевой за помощь на разных этапах исследования. Авторы также признательны анонимному рецензенту за конструктивные замечания.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН, проект 122021000094-3 (Е.А. Маркова, С.В. Зыков, Л.Э. Ялковская, С.В. Булычева).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баянова А.А., 2018. Анализ горимости лесных ресурсов Иркутской области // Мониторинг. Наука и технологии. № 2. С. 35–38.
- Демидович А.П., 2006. Антропогенная трансформация сообществ грызунов как компонента паразитарных

- систем // Бюллетень ВСНЦ СО РАМН. № 2 (48). С. 28–33.
- Демидович А.П., 2016. Сообщества грызунов сельскохозяйственных угодий Иркутской области // Вестник Иркутской государственной сельскохозяйственной академии. № 76. С. 97–102.
- Коваленко Е.Е., 2003. Эффект нормы признака и его теоретическое значение // Эволюционная биология: история и теория. Вып. 2. / Отв. ред. Колчинский Э.И. Ред.-сост. Попов И.Ю. СПб.: Политехника-сервис. С. 66–87.
- Кораблев Н.П., Кораблев П.Н., Кораблев М.П., 2018. Микроэволюционные процессы в популяциях транслоцированных видов: евроазиатский бобр, енотовидная собака, американская норка. М.: Товарищество научных изданий КМК. 402 с.
- Липин С.И., Хромичек С.И., Похряева А.Н., Суханов Н.А., Мирончук Ю.В., Якубенко М.И., 1987. Восточноевропейская полевка – носитель туляремии в южных районах Восточной Сибири // Вопросы региональной гигиены, санитарии и эпидемиологии. Тез. докл. науч.-практ. конференции, 18–19 дек., 1987. Вып. 2. Якутск, 1987. С. 167–169.
- Малыгин В.М., Баскевич М.И., Хляп Л.А., 2019. Инвазии видов-двойников обыкновенной полевки // Российский журнал биологических инвазий. № 4. С. 71–93.
- Малышев Ю.С., 2013. К вопросу о формировании нового участка ареала восточноевропейской полевки *Microtus rossiaemeridionalis* Ognev в Прибайкалье // Байкальский зоологический журнал. № 1 (12). С. 105–108.
- Маркова Е.А., 2013. Оценка сложности щечных зубов полевок (Arvicolinae, Rodentia): ранжированный морфотипический подход // Зоологический журнал. Т. 92. № 8. С. 968–980.
- Маркова Е.А., Ялковская Л.Э., Зыков С.В., 2013. Морфологическая и хромосомная изменчивость обыкновенной полевки *Microtus arvalis* Pall. на северной границе распространения // ДАН. Т. 448. № 1. С. 109–112.
- Мейер М.Н., Голенищев Ф.Н., Раджабли С.И., Саблина О.В., 1996. Серые полевки (подрод *Microtus*) фауны России и сопредельных территорий. СПб.: Зоол. ин-т РАН. 320 с.
- Моролдоев И.В., Картавцева И.В., 2017. Новые данные об инвазии восточноевропейской полевки (*Microtus rossiaemeridionalis*) на восток от г. Улан-Удэ // Вестник Бурятского государственного университета. Биология. География. Вып. 3. С. 130–134.
- Моролдоев И.В., Шереметьева И.Н., Картавцева И.В., 2017. Первая находка восточноевропейской полевки (*Microtus rossiaemeridionalis*) в Бурятии // Российский журнал биологических инвазий. № 2. С. 88–94.
- Обыкновенная полевка: виды-двойники, 1994. / В.Е. Соколов [и др.]. М.: Наука. 432 с.
- Попов В. В., 2011. Млекопитающие Иркутской области (аннотированный список) // Байкальский зоологический журнал. № 1 (6). С. 69–78.
- Растительный покров Иркутской области, 2013. [Электронный ресурс] ИРКИПЕДИЯ. Эл. дан. URL: http://irkipedia.ru/content/rastitelnyy_pokrov_atlas (дата обращения 20.03.2023)
- Чепраков М.И., 2022. Фенотипическая изменчивость и наследование нетипичной формы anterior lobe M1 копытных леммингов (*Dicrostonyx*, Rodentia, Arvicolinae) // Известия РАН. Серия биологическая. № 5. С. 482–488.
- Allendorf F.W., Lundquist L.L., 2003. Introduction: population biology, evolution, and control of invasive species // Conservation Biology. V. 17. P. 24–30.
- Blackburn T.M., Pyšek P., Bacher S., Carlton J.T., Duncan R.P., Jarošík V., Wilson J.R.U., Richardson D.M., 2011. A proposed unified framework for biological invasions // Trends in Ecology & Evolution. V. 26. P. 333–339.
- Broad Institute, *Microtus ochrogaster* genome assembly MicOch1.0, 2012. [Электронный ресурс]. Режим доступа: https://www.ncbi.nlm.nih.gov/assembly/GCF_000317375.1. Дата обновления: 07.12.2012. Дата последнего доступа: 25.04.2023.
- Chaline J., 1972. Les rongeurs du Pleistocene moyen et superieur de France (Systematique – Biostratigraphie – Paleoclimatologie), Cahiers de Paléontologie. Paris: C.N.R.S. 410 p.
- Chapelle V., Silvestre F., 2022. Population Epigenetics: The Extent of DNA Methylation Variation in Wild Animal Populations // Epigenomes. V. 6. № 4. P. 31.
- Cho S.-W., Kwak S., Woolley T.E., Lee M.J., Kim E.J., Baker R.E., Kim H.J., Shin J.S., Tickle C., Maini P.K., Jung H.S., 2011. Interactions between Shh, Sostdc1 and Wnt signalling and a new feedback loop for spatial patterning of the teeth // Development. V. 138. P. 1807–1816.
- Galiana N., Lurgi M., Montoya J.M., López B.C., 2014. Invasions cause biodiversity loss and community simplification in vertebrate food webs // Oikos. V. 123 (6). P. 721–728.
- Genome Reference Consortium, Mouse Build 39 (GRCm39), 2020. [Электронный ресурс]. Режим доступа: https://www.ncbi.nlm.nih.gov/assembly/GCF_000001635.27. Дата обновления: 24.06.2020. Дата последнего доступа: 25.04.2023.
- Genome Reference Consortium, Human Build 38 patch release 14 (GRCh38.p14), 2022. [Электронный ресурс]. Режим доступа: https://www.ncbi.nlm.nih.gov/assembly/GCF_000001405.40. Дата обновления: 03.02.2022. Дата последнего доступа: 25.04.2023.
- Gileva E.A., 2004. The B chromosome system in the varying lemming *Dicrostonyx torquatus* Pall., 1779 from natural and laboratory populations // Russian Journal of Genetics. V. 40. P. 1399–1406.
- Gileva E.A., Chebotar N.A., 1979. Fertile XO males and females in the varying lemming, *Dicrostonyx torquatus* Pall. (1779) // Heredity. V. 42. P. 67–77.
- Janossy D., Schmidt E., 1960. Extreme Varianten des M1 der Feldmaus (*Microtus arvalis* Pallas) in Ungarn // Vertebrata Hungarica. V. 2. P. 137–142.
- Janossy D., Schmidt E., 1975. Extreme Varianten des M1 der Feldmaus (*Microtus arvalis* Pallas) in Ungarn. II // Zeitschrift für Säugetierkunde. V. 40. P. 34–36.
- Jentzsch M., Kraft R., Lemkul A., Kapischke H.-J., Maternowski H.J., Wolf R., 2020. Anomalies and pathological changes of skulls and dentition of wild small mammal

- species from Germany // *Journal of Vertebrate Biology*. V. 69 (4). 20072.
- Kangas A.T., Evans A.R., Thesleff I., Jernvall J., 2004. Nonindependence of mammalian dental characters // *Nature*. V. 432. P. 211–214.
- Kapischke H., 2014. Zur Variabilität der Zähne von Feldmäusen *Microtus arvalis* (Pallas, 1779) aus Sachsen (Übersicht zu einer Sammlung im Rahmen des Projektes: Atlas der Säugetiere Sachsens) // *Veröffentlichungen des Museums der Westlausitz Kamenz*. H. 32. S. 85–110.
- Kapischke H., Wilhelm M., Fabian K., 2015. Zahnbesonderheit einer Feldmaus *Microtus arvalis* aus Eulengewöllen // *Ornithologische Mitteilungen*. № 67. S. 128.
- Koenigswald W von., 1980. Schmelzstruktur und Morphologie in den Molaren der Arvicolidae (Rodentia) // *Abhandlungen der Senckenbergische Naturforschende Gesellschaft*. H. 239. S. 1–139.
- Kraft R., 2000. Ungewöhnliche Molarenbildungen bei Feldmaus (*Microtus arvalis*) und Erdmaus (*Microtus agrestis*) // *Säugetierkundliche Informationen*. 4. H. 23–24. S. 587–589.
- Luzi E., Lopez-García H.-M., 2019. Relative size variations in two vole species: A climatic proxy for the identification of humid-arid pulses during Late Pleistocene in Southwestern Europe? // *Quaternary Science Reviews*. V. 223. 105920.
- Luzi E., Lopez-García H.-M., 2019a. Patterns of variation in *Microtus arvalis* and *Microtus agrestis* populations from Middle to Late Pleistocene in southwestern Europe // *Historical Biology*. V. 31. № 5. P. 535–543.
- Mačić V., Albano P.G., Alpanidou V., Claudet J., Corrales X., Essl F., Evagelopoulos A., Giovos I., Jimenez C., Kark S., Marković O., Mazaris A.D., Ólafsdóttir G.A., Panayotova M., Petović S., Rabitsch W., Ramdani M., Rilov G., Tricarico E., Vega Fernández T., Sini M., Trygonis V., Katsanevakis S., 2018. Biological invasions in conservation planning: a global systematic review // *Frontiers in Marine Science*. V. 5. P. 178.
- Maridet O., Ni X., 2013. A new cricetid rodent from the early Oligocene of Yunnan, China, and its evolutionary implications for early Eurasian cricetids // *Journal of Vertebrate Paleontology*. V. 33. № 1. P. 185–194.
- Markova E., Bobretsov A., Borodin A., Rakitin S., Sibiryakov P., Smirnov N., Yalkovskaya L., Zykov S., 2020. The effects of population bottlenecks on dental phenotype in extant arvicoline rodents: implications for studies of the Quaternary fossil record // *Quaternary Science Reviews*. V. 228. 106045.
- Markova E.A., Malygin V.M., Montuire S., Nadachowski A., Quéré J.-P., Ochman K., 2010. Dental variation in sibling species *Microtus arvalis* and *M. rossiaemeridionalis* (Arvicolinae, Rodentia): between-species comparisons and geography of morphotype dental patterns // *Journal of Mammalian Evolution*. V. 17. P. 121–139.
- Markova E., Smirnov N., 2018. Phenotypic diversity arising from a limited number of founders: A study of dental variation in laboratory colonies of collared lemmings, *Dicrostonyx* (Rodentia: Arvicolinae) // *Biological Journal of the Linnean Society*. V. 125. P. 777–793.
- Markova E.A., Sibiryakov P.A., Kartavtseva I.V., Lapin A.S., Morozkina A.V., Petukhov V.A., Tiunov M.P., Starikov V.P., 2019. What can an invasive species tell us about evolution? A study of dental variation in disjunctive populations of *Microtus rossiaemeridionalis* (Arvicolinae, Rodentia) // *Journal of Mammalian Evolution*. V. 26 (2). P. 267–282.
- Nadachowski A., 1982. Late quaternary rodents of Poland with special reference to morphotype dentition analysis of voles. Warszawa; Krakow: Panstwowe wydawnictwo naukowe. 110 p.
- Nekrutenko A., Makova K.D., Chesser R.K., Baker R.J., 1999. Representational difference analysis to distinguish cryptic species // *Mol. Ecol.* V. 8. P. 1235–1237.
- Pantalacci S., Chaumot A., Benoît G., Sadier A., Delsuc F., Douzery E.J.P., Laudet V., 2008. Conserved Features and Evolutionary Shifts of the EDA Signaling Pathway Involved in Vertebrate Skin Appendage Development // *Molecular Biology and Evolution*. V. 25. № 5. P. 912–928.
- Pavlova S.V., Tchabovsky A.V., 2011. Presence of the 54-chromosome common vole (Mammalia) on Olkhon Island (Lake Baikal, East Siberia, Russia), and the occurrence of an unusual X-chromosome variant // *Comparative Cytogenetics*. V. 5. № 5. P. 433–440.
- Reig O.A., 1977. A proposed unified nomenclature for the enameled components of the molar teeth of the Cricetidae (Rodentia) // *Journal of Zoology*. V. 181. P. 227–241.
- Rörig G., Börner C., 1905. Studien über das Gebiss mitteleuropäischer recenter Mäuse // *Arbeit aus der Kaiserlichen Biologischen Anstalt für Land- und Forstwirtschaft*. Berlin: Paul Parey-Springer. V. 5. № 2. P. 35–96.
- Richardson D.M., Riccardi A., 2013. Misleading criticisms of invasion science: a field guide // *Diversity and Distributions*. V. 19. P. 1461–1467.
- Rodrigues H.G., Renaud S., Charles C., Poul Y., Solé F., Aguilar J.-P., Michaux J., Tafforeau P., Headon D., Jernvall J., Viriot L., 2013. Roles of dental development and adaptation in rodent evolution // *Nature Communications*. V. 4. P. 2504.
- Seppala M., Fraser G.J., Birjandi A.A., Xavier G.M., Courbourne M.T., 2017. Sonic hedgehog signaling and development of the dentition // *Journal of Developmental Biology*. V. 5. № 2. P. 6.
- Sherpa S., Després L., 2021. The evolutionary dynamics of biological invasions: A multi-approach perspective // *Evolutionary applications*. V. 14 (6). P. 1463–1484.
- Swaegers J., Mergeay J., Therry L., Larmuseau M.H.D., Bonte D., Stoks R., 2013. Rapid range expansion increases genetic differentiation while causing limited reduction in genetic diversity in a damselfly // *Heredity*. V. 111. P. 422–429.
- Van Der Meulen A.J., 1973. Middle Pleistocene smaller mammals from the Monte Pegalia (Orvieto, Italy), with special reference to the phylogeny of *Microtus* (Arvicolidae, Rodentia) // *Quaternaria*. V. 17. P. 1–144.
- Wellcome Sanger Institute, Arvicola amphibius genome assembly mArgvAmp1.2, 2021. [Электронный ресурс]. Режим доступа: https://www.ncbi.nlm.nih.gov/assembly/GCF_903992535.2. Дата обновления: 15.05.2021. Дата последнего доступа: 25.04.2023.

**DENTAL VARIATION IN AN INVASIVE SPECIES AT THE DISPERSAL STAGE:
MICROTUS ROSSIAEMERIDIONALIS (ARVICOLINAE, RODENTIA)
 IN THE IRKUTSK OBLAST', SOUTHERN CIS-BAIKAL REGION**

E. A. Markova^{1, *}, S. A. Borisov^{2, **}, S. V. Zykov^{1, *}, P. A. Sibiryakov^{1, ****},
 L. E. Yalkovskaya^{1, *****}, S. V. Bulycheva^{1, *****}**

¹*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, ul. 8 Marta, 202, Ekaterinburg, 620144 Russia*

²*Irkutsk Antiplague Research Institute of Siberia and the Far East, ul. Trilissera, 78, Irkutsk, 664047 Russia*

*e-mail: emrk@yandex.ru

**e-mail: borisov.irk@mail.ru

***e-mail: svzykov@yandex.ru

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

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

*****e-mail: bulycheva.2201@mail.ru

The East European vole is a facultative synanthropic species that actively spreads in the eastern part of northern Eurasia. The distribution area of the species in the Irkutsk Oblast' has been known as a disjunct part of the range since the 1980s. Our dataset includes 98 individuals caught in 2016–2017 and 2021–2023 in the eastern segment of the species' dispersal area, where the East European vole was first discovered in the early 2010s. Animals were caught in anthropogenically transformed areas spanning from the outskirts of the city of Irkutsk to kilometer 23 of the Goloustnensky Tract; trapping in natural biotopes revealed no *M. rossiaemeridionalis*. Species identification was based on molecular genetic markers. Morphological and fine structural characteristics of molar teeth were studied using both light and scanning electron microscopy. The complexity of the occlusal surface, the alternation patterns of the enamel cutting edges (occlusal regularity), and the presence or absence of atypical extra elements such as prismatic folds and prisms in places of the early cricetid dental features were assessed. The estimates of complexity and regularity patterns fell within the range of dental variability known for the continuous distribution area of the species. The atypical extra elements on molars were described for the first time in *M. rossiaemeridionalis* based on material coming from two trapping sites. The extra elements were confined to the posterior lobes of the lower molars, where an additional reentrant angle separated an extra prism in place of a hypoconid. Enamel walls of the extra prism showed an inversion of the enamel types (a thin layer of radial enamel on the anterior wall and a thick layer of lamellar plus radial enamel on the posterior wall) that was contrary to the evolutionary patterns and functional requirements known for *Microtus*. The local micropopulation studied is concluded to show phenotypic consequences of a reduced number of founders. Apparently, the species could have faced sequential establishment events in the study area. Our results indicate that dental features are useful for monitoring the arvicoline species, the distribution limits of which are subject to significant spatial changes in the relatively short time intervals available for observation.

Keywords: The East European vole, phenotype, tooth structure, biological invasion