

ISSN 0044-5134

Том 102, Номер 12

Декабрь 2023



# ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



[www.sciencejournals.ru](http://www.sciencejournals.ru)



# СОДЕРЖАНИЕ

---

Том 102, номер 12, 2023

---

|                                                                                                                                                                                                                                                                                                                             |      |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------|
| Изучение микробных ассоциаций помогает понять образ жизни червей <i>Terebellides</i> cf. <i>stroemii</i> (Annelida, Terebelliformia, Trichobranchidae) в Белом море<br><i>А. Б. Цетлин, А. А. Клюкина, А. Г. Ельченинов, П. А. Щербакова, Л. А. Гавирова, А. И. Шестаков, Е. В. Ворцenneва, А. Э. Жадан, И. В. Кубланов</i> | 1331 |
| Новые местонахождения некоторых гигромиид (Gastropoda, Stylommatophora, Hygromiidae) на юге Западной Сибири<br><i>А. В. Удалой</i>                                                                                                                                                                                          | 1352 |
| A contribution to the knowledge of the oribatid mite genus <i>Fenichelina</i> Balogh 1970 (Acari, Oribatida, Micreremidae)<br><i>S. G. Ermilov, V. M. Salavatulin</i>                                                                                                                                                       | 1358 |
| Первая находка многоножки <i>Cryptops hortensis</i> (Donovan 1810) (Scolopendromorpha, Cryptopidae) в Приуралье<br><i>Г. Ш. Фарзалиева, Е. С. Вилкова</i>                                                                                                                                                                   | 1365 |
| Формирование сообществ коллембол (Hexapoda, Collembola) при отступании Цейского ледника (Северная Осетия – Алания)<br><i>М. Д. Антипова, А. Б. Бабенко</i>                                                                                                                                                                  | 1370 |
| Архитектоника мезонефроса сенегальского многопёра ( <i>Polypterus senegalus</i> (Cuvier 1829), Polypteriformes)<br><i>Е. Г. Евдокимов, Е. А. Флёрова</i>                                                                                                                                                                    | 1389 |
| Динамика численности анатид (Anseriformes, Anatidae, Aves) на модельных участках в Дагестане<br><i>Е. В. Вилков</i>                                                                                                                                                                                                         | 1398 |
| Ушканьи острова (озеро Байкал), их роль и значение в жизни байкальской нерпы ( <i>Pusa sibirica</i> Gmelin 1788, Pinnipedia) в современных условиях<br><i>Е. А. Петров, А. Б. Купчинский, А. А. Сыроватский</i>                                                                                                             | 1421 |

---

## Потери науки

|                                                                                                                                                           |      |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------|
| Николай Андреевич Рябинин (13.12.1946–30.04.2023)<br><i>А. С. Зайцев, К. Б. Гонгальский, А. В. Тиунов, Б. А. Воронов, Е. С. Кошкин, Д. К. Куреничиков</i> | 1439 |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------|

---

# Contents

---

## Volume 102, No 12, 2023

---

|                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                 |      |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------|
| The Study of Microbial Associations Helps Us Understand the Lifestyle of <i>Terebellides</i> cf. <i>stroemii</i> (Annelida, Terebelliformia, Trichobranchidae) in the White Sea<br><i>A. B. Tzetlin, A. A. Klyukina, A. G. Elcheninov, P. A. Shcherbakova, L. A. Gavirova, A. I. Shestakov, E. V. Vortsepneva, A. E. Zhadan, I. V. Kublanov</i> | 1331 |
| New Locations of Some Hygromyids (Gastropoda, Stylommatophora, Hygromiidae) in the South of Western Siberia<br><i>A. V. Udaloj</i>                                                                                                                                                                                                              | 1352 |
| A Contribution to the Knowledge of the Oribatid Mite Genus <i>Fenichelia</i> Balogh 1970 (Acari, Oribatida, Micreremidae)<br><i>S. G. Ermilov, V. M. Salavatulin</i>                                                                                                                                                                            | 1358 |
| The First Record of <i>Cryptops hortensis</i> (Donovan 1810) (Scolopendromorpha, Cryptopidae) in the Cis-Urals<br><i>G. Sh. Farzalieva, E. S. Vilкова</i>                                                                                                                                                                                       | 1365 |
| The Formation of Springtail Assemblages (Hexapoda, Collembola) Along a Retreating Tsey Glacier, North Ossetia – Alania<br><i>M. D. Antipova, A. B. Babenko</i>                                                                                                                                                                                  | 1370 |
| Architectonics of the Mesonefros of the Senegal Polypter ( <i>Polypterus senegalus</i> (Cuvier 1829), Polypteriformes)<br><i>E. G. Evdokimov, E. A. Fleurova</i>                                                                                                                                                                                | 1389 |
| The Numbers Dynamics of Anatids (Anseriformes, Anatidae, Aves) in Model Areas in Dagestan, Northeastern Caucasus, Russia<br><i>E. V. Vilkov</i>                                                                                                                                                                                                 | 1398 |
| The Ushkany Islands, Lake Baikal, and Their Role and Significance in the Life of the Baikal Seal ( <i>Pusa sibirica</i> Gmelin 1788, Pinnipedia) in Modern Conditions<br><i>E. A. Petrov, A. B. Kupchinsky, A. A. Syrovatsky</i>                                                                                                                | 1421 |

---

## Obituary

|                                                                                                                                                              |      |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------|
| Nikolai Andreevich Ryabinin (13.12.1946–30.04.2023)<br><i>A. S. Zaitsev, K. B. Gongalsky, A. V. Tiunov, B. A. Voronov, E. S. Koshkin, D. K. Kurenschikov</i> | 1439 |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------|

---

УДК 591.4, 591.5, 579.2

## ИЗУЧЕНИЕ МИКРОБНЫХ АССОЦИАЦИЙ ПОМОГАЕТ ПОНЯТЬ ОБРАЗ ЖИЗНИ ЧЕРВЕЙ *TEREBELLIDES* CF. *STROEMII* (ANNELIDA, TEREBELLIFORMIA, TRICHOBRANCHIDAE) В БЕЛОМ МОРЕ

© 2023 г. А. Б. Цетлин<sup>а, \*</sup>, А. А. Клюкина<sup>б</sup>, А. Г. Ельченинов<sup>б</sup>, П. А. Щербакова<sup>а</sup>, Л. А. Гавирова<sup>а</sup>, А. И. Шестаков<sup>а</sup>, Е. В. Ворцепнева<sup>а</sup>, А. Э. Жадан<sup>а</sup>, И. В. Кубланов<sup>б</sup>

<sup>а</sup>Биологический факультет, Московский Государственный Университет имени М.В. Ломоносова, ул. Ленинские Горы, 1, стр. 1, Москва, 119234 Россия

<sup>б</sup>Институт микробиологии имени С.Н. Виноградского, Федеральный исследовательский центр “Фундаментальные основы биотехнологии” РАН, пр-т 60-летия Октября, д. 7, корп. 2, Москва, 119071 Россия

\*e-mail: atzetlin@gmail.com

Поступила в редакцию 25.07.2023 г.

После доработки 27.09.2023 г.

Принята к публикации 13.10.2023 г.

Многощетинковые кольчатые черви являются одним из основных компонентов океанического бентоса, однако мало что известно об их микробных симбионтах. Цель настоящей работы — описание образа жизни представителей *Terebellides* cf. *stroemii* в Белом море посредством изучения их микробиомов. Для этого черви и их трубки были исследованы с помощью световой и электронной микроскопии, а состав микробиомов изучали с помощью секвенирования гипервариабельных V4 участков гена 16S рРНК прокариот. Показано, что трубки *Terebellides* cf. *stroemii* рыхлые и, скорее всего, временные, черви активно роются в грунте, тем не менее, часть времени проводят, собирая пищу с поверхности грунта с помощью щупалец. В клетках покровов и кишечном эпителии с помощью микроскопии бактерии обнаружены не были. Филогенетический и кластерный анализы выявили значительные отличия таксономического состава микробиомов червей *T.* cf. *stroemii* от микробных сообществ грунта и позволили определить специфические компоненты микробиомов кишечников и щупалец, а микробиомы донных осадков и трубок червей оказались схожими. В микробиомах трубок доминируют *Pseudomonadota*, *Desulfobacterota* и *Bacteroidota*. В кишечниках обитают *Pseudomonadota*, *Actinomycetota*, *Bacillota*, *Cyanobacteriota*, *Chloroflexota* и *Planctomycetota*. Микробиом щупалец *T.* cf. *stroemii* существенно отличается от микробиома окружающего грунта, трубки и кишки, в нем представлены *Pseudomonadota*, *Bacillota* и *Bacteroidota*, кроме того, в двух образцах наблюдалось значительное количество представителей архейного суперфилюма DPANN (*Diapherotrites*, *Parvarchaeota*, *Aenigmarchaeota*, *Nanoarchaeota*, *Nanohaloarchaeota*). Современные технологии изучения микробиомов продемонстрировали наличие специфических сообществ микроорганизмов, ассоциированных с исследованным видом. Сочетание морфологических и молекулярных методов перспективно для изучения микробиомов, ассоциированных с морскими аннелидами, и их функциональных связей с животными.

**Ключевые слова:** многощетинковые черви, биология, пищеварительный тракт, микробиом, метабеномные методы, *Proteobacteria*, *Desulfobacterota*, *Bacteroidota*, DPANN

**DOI:** 10.31857/S0044513423120127, **EDN:** GRQEGG

Многощетинковые кольчатые черви (Polychaeta, Annelida) являются одним из основных компонентов океанического бентоса, где они могут составлять до половины всей биомассы донных беспозвоночных (Hutchings, Peart, 2000; Capa, Hutchings, 2021). Однако за рядом исключений мало что известно об их микробных симбионтах (Petersen, Osvatic, 2018). При этом с каждым годом проявляется все больше данных о тесных связях массовых донных беспозвоночных и бактериальных сообществ, как ассоциированных с беспозвоночными, так и характерных для окружающего осадка (Lacoste et al., 2018). При обнаружении гидротермальных выходов, находящихся на больших глубинах океана (Schreier, Lutz, 2019), одним из самых ярких наблюдений ученых было обилие и разнообразие сообществ беспозвоночных животных. Такое изобилие макрофауны существует за счет хемоавтотрофных микробных симбионтов. Наибольшее количество работ по исследованию

микроорганизмов, ассоциированных с беспозвоночными, так и характерных для окружающего осадка (Lacoste et al., 2018). При обнаружении гидротермальных выходов, находящихся на больших глубинах океана (Schreier, Lutz, 2019), одним из самых ярких наблюдений ученых было обилие и разнообразие сообществ беспозвоночных животных. Такое изобилие макрофауны существует за счет хемоавтотрофных микробных симбионтов. Наибольшее количество работ по исследованию



ассоциаций червей и микроорганизмов было посвящено именно представителям глубоководных термальных источников, например, *Riftia pachyptila* (Minic, 2009; Hinzke et al., 2019), других вестиментифер (Perez, Juniper, 2016; Reveillaud et al., 2018; Campbell et al., 2003; Bright, Giere, 2005), *Ophelina* sp. (Neave et al., 2012), *Osedax* spp. (Goffredi et al., 2007; Moggioli et al., 2023). В то же время мало что известно про ассоциации микроорганизмов с аннелидами, живущими на огромных пространствах дна мирового океана. Несмотря на то, что большая часть морских аннелид обитает на шельфе (более 15 тысяч видов), было сделано всего несколько попыток определить состав их микробиома. Были получены данные по микробным симбионтам *Neanthes glandicincta* (Li et al., 2009), *Olavius algarvensis* (Woyke et al., 2014; Kleiner et al., 2012; Wippler et al., 2016), *Hydroides elegans* (Nedved, Hadfield, 2008; Vijayan et al., 2019), *Tubificoides benedii* (Dubilier, 1987), *Trochonerilla mobilis* (Tzetzlin, Saphonov, 1995).

Таким образом, микробные сообщества, ассоциированные с подавляющим большинством массовых и широко распространенных видов аннелид в океане, до сих пор не изучены. Это в полной степени относится и к морям Арктического бассейна. При этом разнообразие (таксономическое, физиологическое, поведенческое) самих аннелид огромно, что подразумевает актуальность выявления как особенностей микробиомов и взаимодействия их представителей с хозяином у каждой отдельной группы червей, так и закономерностей, общих для всех организмов этой группы. В настоящее время показано, что ассоциативные микроорганизмы беспозвоночных синтезируют значительное количество биологически активных веществ, в т.ч. тех, синтез которых, как полагали ранее (Fenical, 1993), осуществляли сами животные. Кроме того, известно, что многие симбиотические бактерии являются потенциальными продуцентами биотехнологически значимых соединений, например ферментов, активных в условиях низких температур (Blockley et al., 2017). Например, исследование микробиомов полихет, таких как *Capitella teleta* (Bach et al., 2005), *Sabella spallanzanii* (Bocchetti et al., 2004; Sampaio et al., 2019), являющихся маркерами загрязнений, показало, что симбиотические микробные сообщества этих червей способны достаточно эффективно разрушать углеводороды.

Полихеты группы *Terebellides stroemii* — это массовые формы в донных сообществах шельфа северных морей. Они являются характерными представителями в бентосных сообществах от верхней сублиторали до батимальных глубин в северных частях Атлантического и Тихого океанов, а также арктических морей (Жирков, 2001; Jumars et al., 2015). Полихеты рода *Terebellides* обитают на мягких грунтах от песчаных до илистых и глини-

стых, иногда в зарослях водорослей или морской травы (Holthe, 1986; Hutchings, Peart, 2000), от литорали до батии, в диапазоне солености от 3‰ в эстуариях до полносоленых водоемов (35‰). Плотность поселений достигает 120–610 экз./м<sup>2</sup> и биомасса 23 г/м<sup>2</sup> (Henriksson, 1969; Zhang, Hutchings, 2018). Теребеллидесы роют толщу грунта с помощью выроста на брюшной стороне первого сегмента (Holthe, 1986). Показано, что полихеты рода *Terebellides* проявляют широкую экологическую пластичность, выносят большие колебания температуры и солености и хорошо адаптируются к стрессам, связанным с антропогенным воздействием (Ferraris et al., 1994; Stoykov, Uzunova, 2001).

Род *Terebellides* Sars 1835 (Annelida) отличается от всех других представителей отряда Terebelliformia уникальным строением жаберного аппарата, который состоит из стебелька и четырех пластинчатых лопастей, направленных назад. Первым описанным видом был *Terebellides stroemii* Sars 1835 из осадков шельфа юго-западной Норвегии. Из-за характерного облика долгое время всех полихет с подобным строением жаберы, найденных по всему Мировому океану на разных глубинах, относили к этому виду (Ушаков, 1955; Caullery, 1915, 1944; Hartman, 1966; Day, 1967). Таким образом, *T. stroemii* считался видом-космополитом. Позже Williams (1984) обнаружил различные морфотипы внутри *T. stroemii*; в последующие годы количество описаний новых видов рода *Terebellides* по всему миру увеличилось (Imajima, Williams, 1985; Solis-Weiss et al., 1991; Bremec, Elias, 1999; Hutchings, Peart, 2000; Garraffoni, Lana, 2003; Schüller, Hutchings, 2010, 2012, 2013; Zhang, Hutchings, 2018). Недавнее исследование, проведенное с помощью молекулярно-генетических методов (Nygren et al., 2018), показало, что фактическое разнообразие *Terebellides* намного выше, чем ожидалось, и число видов *Terebellides*, обитающих в северо-восточной Атлантике, увеличилось с 5 до 25. Большая часть этих видов еще не описана морфологически. Все виды рода *Terebellides* имеют сходный облик и отличаются микроскопическими деталями в строении жабер, пароподий и щетинок; обычно для различения видов требуется исследование с помощью сканирующей электронной микроскопии (Barroso et al., 2023). В Белом море, так же как и в других регионах, полихет рода *Terebellides* традиционно относят к виду *T. stroemii* (Дерюгин, 1928; Ушаков, 1939; Цетлин, 1980; Жирков, 2001; Жадан, 2010). Так как подробных таксономических и молекулярных исследований беломорских особей не проводили, в настоящей работе мы используем название *Terebellides* cf. *stroemii*. Эти черви обычны на мягких грунтах Белого моря, они встречаются от верхней сублиторали до максимальных глубин, в мелководных лагунах часто это доминирующие формы макробентоса (Stolyarov, 2019).

Цель настоящей работы — изучение микробиома, ассоциированного с представителями *Terebellides cf. stroemii*, как инструмента, который позволит получить более детальные данные об образе жизни этого массового вида в Белом море и его роли в донных сообществах.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

### Методика сбора

Материал собран в акватории Кандалакшского залива Белого моря вблизи Беломорской Биологической Станции им. Н.А. Перцова МГУ (Ермолинская губа) (рис. 1А–1С) в сентябре 2019, 2020, 2021 г., а также в июне и сентябре 2022 г. Отбор образцов (червей, трубок, грунта) проводили с помощью тралений, с применением дночерпателя “Haps-corer” 0.1 м<sup>2</sup> и использованием водолазной техники (рис. 1D–1E). При водолажных работах визуально находили щупальца червей на дне, фотографировали их, затем брали пробы грунта с поверхности, выкапывали трубку вместе с червем и частью грунта и помещали ее в стерильную пробирку объемом 50 мл, наполненную окружающей морской водой, после чего пробирку закрывали крышкой. Полученный тралением грунт промывали морской водой на сите с ячейкой 2 мм, после чего вручную отбирали червей, не прошедших сквозь сито. Десять экземпляров *Terebellides cf. stroemii* содержали в течение двух месяцев в аквариуме с морской водой, илисто-песчаным грунтом толщиной 3 см при температуре +8°C.

Дальнейшее хранение червей и манипуляции с ними проводили в асептических условиях. Червей препарировали в стерильных чашках Петри со стерильной морской водой. Воду стерилизовали автоклавированием (121°C, 30 мин), после чего остужали до температуры +10–12°C. Все инструменты стерилизовали автоклавированием, либо опуская в емкость с 96% этанолом с последующим прожиганием в пламени, либо обработкой 76% этанолом в случае невозможности использования первых двух методов. Препарирование проводили под биноклем при помощи микрохирургических инструментов. Трубки червей *Terebellides cf. stroemii* аккуратно вскрывали, при обнаружении в них червя трубки сохраняли отдельно, а у животного отделяли щупальца и кишечник (также фиксировали несколько образцов целых червей). Перед фиксацией каждый образец дополнительно промывали в стерильной воде. Для последующего выделения ДНК все образцы фиксировали в буфере А (100 мМ EDTA, 100 мМ Tris HCl, 150 мМ NaCl).

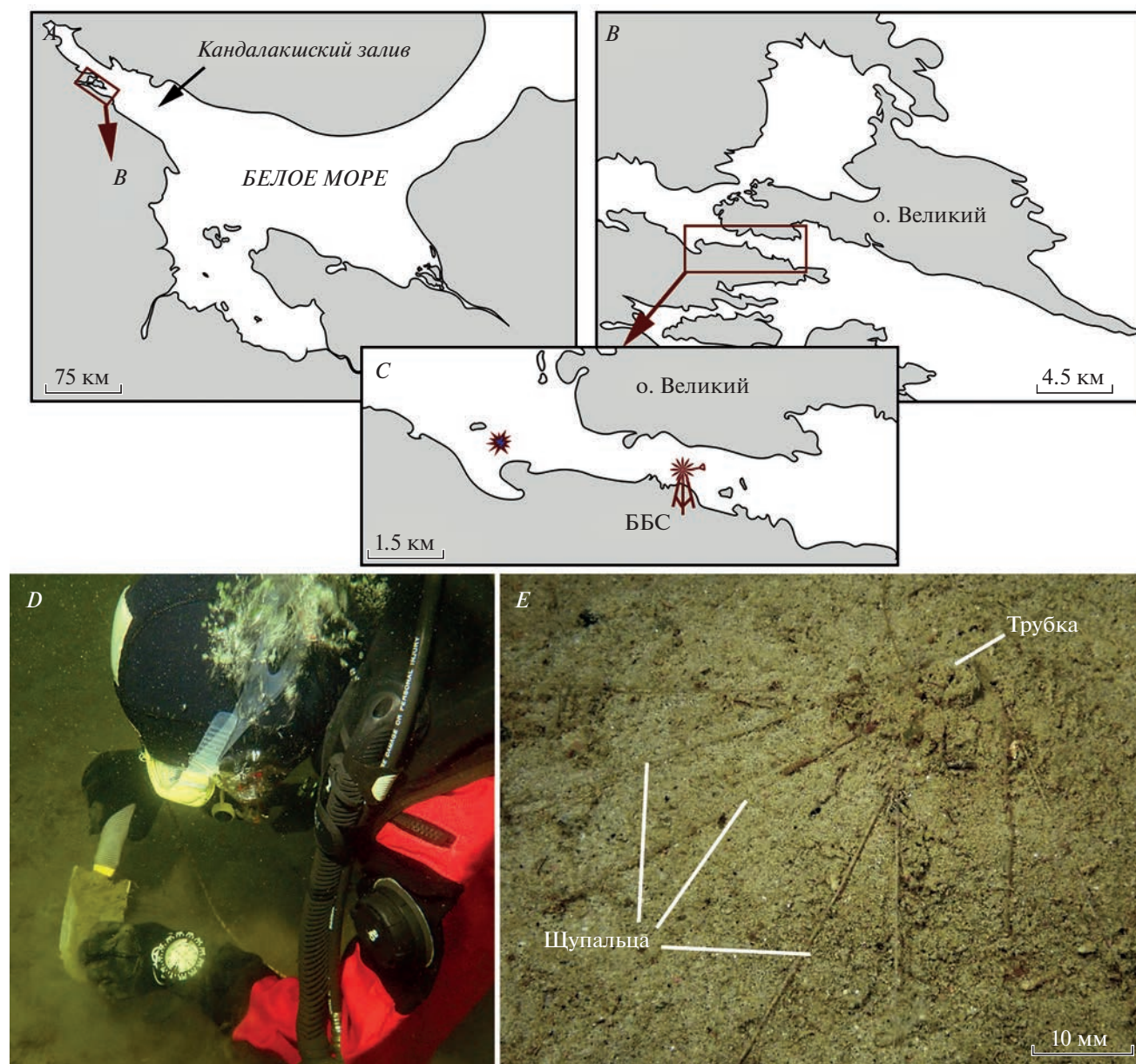
### Морфологические исследования

Внутренняя и внешняя поверхности трубки, трубки на сломе, а также поверхность щупалец, поверхность покровов тела червей и внутренняя поверхность пищеварительного тракта были изучены с помощью сканирующего электронного микроскопа JSM – 6380 L (JEOL, Япония). Были изучены 3 трубки, внешняя поверхность тела была изучена у двух экземпляров, внутренняя поверхность всех отделов пищеварительного тракта и содержимое кишечника были изучены у трех экземпляров. Исследованные экземпляры (отдельно щупальца и фрагменты покровов и пищеварительного тракта) фиксировали 2.5% глутаровым альдегидом в 0.1 М фосфатном буфере в течение 2 ч в холодильнике (4°C). После отмывки от глутарового альдегида три раза по 20 мин образцы проводили по восходящему ряду спиртов до ацетона (70–85–96–96–96%: ацетон (3 : 1)–96%: ацетон (1 : 1)–96% : ацетон (1 : 3)– ацетон (100%)–ацетон (100%)) по 25 мин в каждой жидкости. Далее образцы были высушены методом критической точки, размещены на предметном столике и после напыления золото-медным сплавом изучены с помощью сканирующего электронного микроскопа JSM – 6380 L (JEOL, США).

Для описания гистологического строения использовали серийные срезы *T. cf. stroemi* из Ермолинской губы. Фиксация образцов проводилась 4% формальдегидом, с последующей проводкой, заливкой в парафин, изготовлением серийных срезов толщиной 7 мкм и последующей окраской железным гематоксилином по Гейденгайну и трехцветной окраской по Маллори. Оцифровка срезов проводилась с помощью слайд сканнера Olympus BS 61 VS (Olympus, Япония).

Изучение ультратонкого строения эпителиев кишки и покровов проводилось с помощью трансмиссионной электронной микроскопии (ТЕМ). Для изготовления ультратонких срезов (70–80 нм толщиной) образцы после фиксации глутаровым альдегидом заливали в смолу (Epon 812). Для заливки в блоки материал проводили так же, как и для СЭМ, по восходящему ряду спиртов до ацетона, а затем перекладывали в смесь ацетона и смолы в пропорциях 3 : 1–1 : 1–1 : 3–чистая смола. В каждой смеси с ацетоном материал держали около 10–24 ч на орбитальном шейкере при комнатной температуре. В первой чистой смоле в открытой пробирке в термостате — при 37°C в течение 12–24 ч. Полимеризация происходила при температуре 60°C в течение 12–24 ч. Ультратонкие срезы изготавливали с использованием микротомов DUPONT MT-5000 с помощью алмазного ножа (Diatome, Jumbo).

Ультратонкие срезы были окрашены 4% уранилацетатом в течение 40 мин при температуре 37°C. После отмывки дистиллятом дальнейшее



**Рис. 1.** Локализация и метод сбора образцов *Terebellides cf. stroemii*. *A–C* – Схема места сбора материала при разных масштабах. Красными прямоугольниками обозначены соответственно увеличенные участки. Расположение биостанции обозначено символом ветряка, звездочка обозначает место траления в Ермолинской губе. *D* – Водолаз за сбором материала. *E* – Вид сверху на трубку и выходящие из нее щупальца. *D–E* – Подводные фотографии (Л. Ванбосталь).

контрастирование 0.4%-м цитратом свинца проходило в темноте в течение 7–9 мин. После контрастирования срезы отмывали и высушивали на воздухе при комнатной температуре. Ультратонкое строение было изучено с помощью ТЭМ JEM 1011 (JEOL, Япония).

#### Анализ состава микробных сообществ, ассоциированных с *Terebellides cf. stroemii*

Для определения таксономического состава микробиоты, ассоциированной с *T. cf. stroemii*,

образцы трубок, кишечников и щупалец этого организма использовали для амплификации и секвенирования гипервариабельных V4 участков гена 16S рРНК прокариот с последующим определением таксономии получившихся прочтений. Такой же анализ был проведен с образцами донных осадков, окружающих места отбора *T. cf. stroemii*. Для подтверждения устойчивости ассоциации микробиома и *T. cf. stroemii* отбор образцов и секвенирование проводили в течение четырех лет.

Всего в ходе работы было отсекуено 7 образцов кишечников, 15 образцов трубок, 12 об-

разцов щупалец *T. cf. stroemii*, 7 образцов поверхностного грунта (глубина 0–2 см) и 6 образцов более глубокого грунта (глубина 10–15 см), отобранных совместно с особями *T. cf. stroemii*.

### Выделение ДНК и секвенирование

Тотальную ДНК из всех образцов выделяли с помощью набора DNeasy PowerLyzer Microbial Kit (Qiagen, Германия) и гомогенизатора FastPrep-24™ (MP Biomedicals, США) в соответствии с инструкциями производителя. Библиотеки для секвенирования готовили согласно Vortsepneva et al. (2021). Подготовку библиотек ампликонов проводили в соответствии с Gohl et al. (2016). Использовали следующую систему универсальных праймеров на гипервариабельный регион V4 гена 16S рРНК: прямой праймер 515F (5'-GTGBCAGC-MGCCGCGGTAA-3') (Hugerth et al., 2014) и обратный праймер Pro-mod-805R (5'-GACTACN-VGGGTMCTAATCC-3') (Меркель и др., 2019), включающие также технические последовательности для секвенирования (Fadrosh et al., 2014). Секвенирование проводили с использованием набора реагентов MiSeq Reagent Micro Kit v2 (300-cycles) MS-103-1002 (Illumina, США) на секвенаторе MiSeq (Illumina, США) в соответствии с инструкцией производителя. Сырые прочтения, полученные в двух повторностях для каждого образца, анализировали с помощью сервиса SILVAngs и базы данных v.138.1 (<https://ngs.arb-silva.de//silvangs/>).

Оценка бета-разнообразия проводилась с использованием неметрического многомерного шкалирования (NMDS) путем ординации, основанной на представленности различных операционных таксономических единиц (ОТЕ), с использованием пакета vegan v.2.6-3 (<https://github.com//vegan-devs//vegan>). Для визуализации данных использовался пакет ggplot2 (<https://ggplot2.tidyverse.org>) языка R.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

### Образ жизни и морфология *Terebellides cf. stroemii*

#### Описание местообитания

Среда обитания *Terebellides cf. stroemii* – мягкие грунты, песчанистый ил и заиленный песок (рис. 1D–1E). Плотность поселения данного вида в Ермолинской губе очень высока и достигает несколько десятков экз./м<sup>2</sup>. В естественных условиях можно наблюдать длинные тонкие щупальца, которые похожи на таковые у других представителей *Terebelliformia* и простираются по поверхности грунта, расходясь радиально от отверстия трубки. Другие части червя на поверхности не видны (рис. 1E).

При содержании в аквариуме особи *Terebellides cf. stroemii* все свое время проводили в толще грунта, щупальца на поверхности не были замечены. После окончания наблюдений оказалось, что в толще грунта черви построили длинные (15–20 см) трубки, по строению идентичные тем, что были собраны во время траления.

#### Строение трубок

При извлечении трубки из грунта сохраняется лишь ее передняя, видимо более прочная часть (рис. 2A). Длина фрагментов трубок после промывки на сите составляет до 50 мм, внешний диаметр до 6 мм, диаметр отверстия до 5 мм, толщина стенки до 1 мм. Трубки толстостенные рыхлые, илесто-детритные, при промывке часто разрушаются. Внешняя поверхность неровная, рыхлая, с торчащими растительными остатками, местами виден концентрический рельеф (рис. 2B–2C), слоистости в толще трубок на сломе не обнаружено (рис. 2D). Внутренняя поверхность гладкая, без видимых бактериальных пленок, выстлана мембраной толщиной до 5 мкм. Мембрана состоит из широких концентрических волокон, поверх которых лежат более тонкие и редко расположенные продольные и косые волокна (рис. 2C–2E).

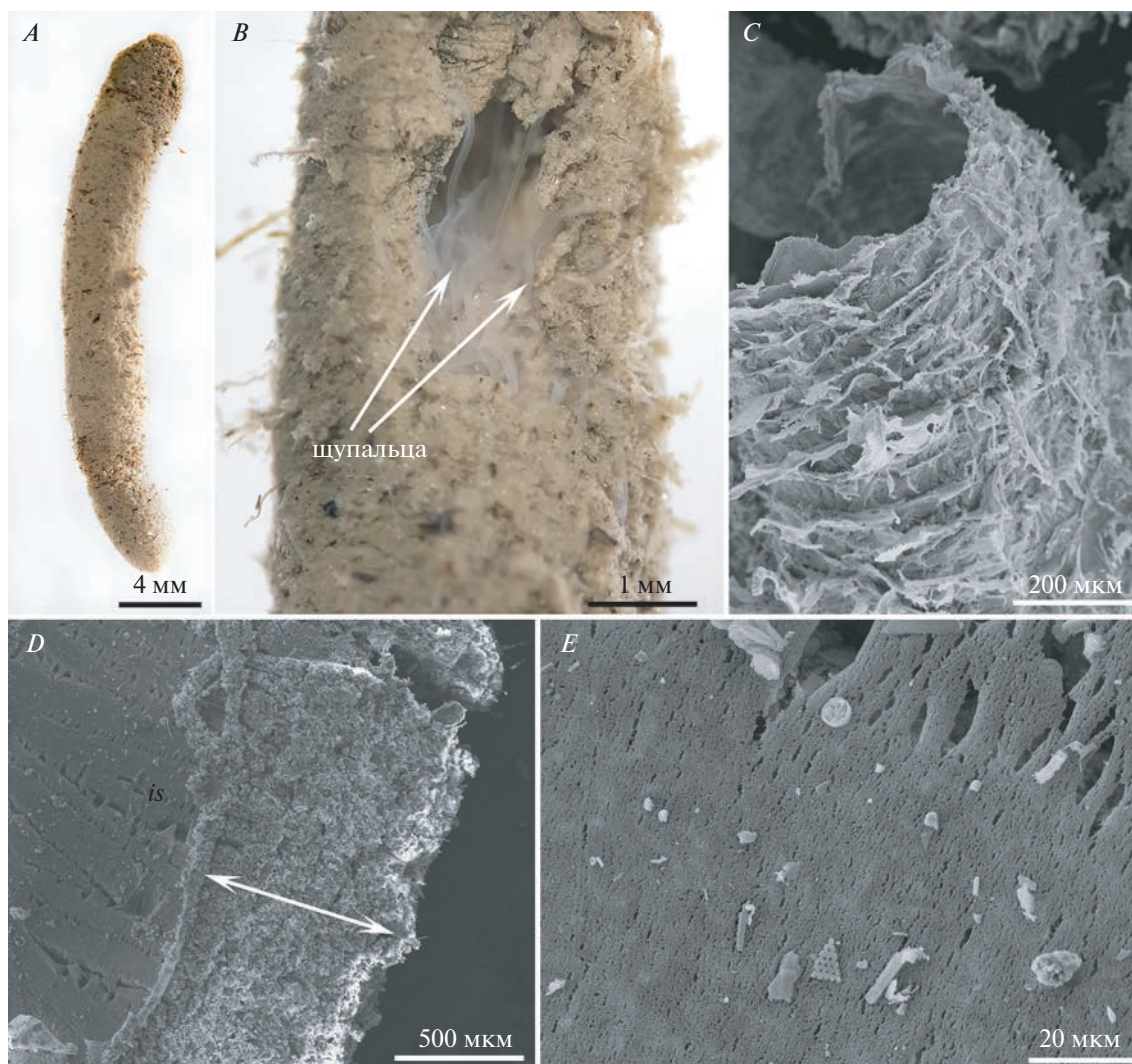
#### Общая морфология

Толщина тела до 4 мм, длина до 30 мм. Покровы тонкие, прозрачные, легко повреждаются при промывке. Цвет тела непостоянный и зависит от наличия и цвета половых продуктов, белый у самцов, от желтого до розового у самок, цвет жабер – красный (рис. 3A). Щупальца отходят от длинной верхней губы, способны сильно вытягиваться, на конце образуют бульбообразное расширение (рис. 3C–3D, 6D). Нижняя поверхность с ресничным желобком, длина ресничек в желобке около 2 мк. Сенсорные клетки, несущие пучки чувствительных ресничек длиной до 5 мк, располагаются преимущественно в один ряд по периферии ресничного желобка, реже – по всей дорсальной поверхности щупальца и на его терминальной части (рис. 3D). На поверхности щупалец бактерии не были обнаружены. Обследование поверхности различных разделов тела (торакальный и абдоминальный отделы, пароподии, жабры) нескольких экземпляров червей с помощью сканирующей электронной микроскопии показало присутствие лишь единичных бактерий на поверхности кутикулы (рис. 4A).

#### Организация покровов, гистологическое строение

Покровный эпителий тонкий, высота клеток эпидермального эпителия в целом не превышает 10–15 мк и только в зоне железистых полей на





**Рис. 2.** Морфология трубки *Terebellides* cf. *stroemii*: *A* — общий вид участка трубки; *B* — трубка с выпавшим участком, внутри трубки располагаются щупальца (*A*, *B* — световая микроскопия); *C* — внешняя поверхность трубки; *D* — вид на внутреннюю поверхность трубки (*is*), обоюдоострой стрелкой обозначена толщина трубки; *E* — внутренняя поверхность трубки (*C–E* — сканирующая электронная микроскопия).

вентральной стороне в передней части тела имеются валики железистых клеток высотой до 60–70 мк (рис. 5*A–5D*, 6*A–6C*, 7*A*). Мы не обнаружили бактерий ни в толще кутикулы, ни в цитоплазме клеток покровного эпителия (рис. 4*A*, 7*A*).

#### Строение пищеварительной системы

Ротовое отверстие ведет в ротовую полость с вентральным фарингеальным органом, она постепенно переходит в пищевод, открывающийся в энтодермальный желудок (рис. 3*B*). Пищевод можно условно разделить на две части — переднюю и заднюю. Передняя свободно лежит в преддиафрагмальной полости и отличается складчатыми стенками с высоким железистым (высота клеток до 25–30 мк) эпителием. Задняя часть пи-

щевода окружена пищеварительной железой, более узкая и имеет мощную мышечную обкладку. В передней части желудка имеется мощный железистый орган — складчатая пищеварительная железа, являющаяся характерной особенностью представителей рода *Terebellides* (рис. 3*B*, 5*A*, 5*C*). У живых экземпляров эта железа ярко желтого цвета, охватывает снизу и с боков заднюю часть пищевода, образуя многочисленные (концентрические на поперечном срезе) эпителиальные складки (рис. 5*A*, 5*C*). Полость железы открывается в переднюю часть желудка. Желудок относительно мускулистый, ярко-красного цвета (рис. 3*B*). За желудком следует кишечник, который занимает значительную часть полости тела и заканчивается короткой ректальной зоной (рис. 3*B*, 5*A*, 6*E*). По данным СЭМ и ТЭМ нам не удалось обнару-



**Рис. 3.** Морфология *Terebellides cf. stroemii*: *A* – Внешний вид сбоку, *B* – препарированная пищеварительная система (*A–B* – световая микроскопия), *C* – общий вид шупалец, *D* – апикальная часть шупалец (*C–D* – сканирующая электронная микроскопия); *br* – жабры, *ci* – реснички, *dg* – пищеварительная железа, *fi* – передняя кишка, *h* – сердце, *hi* – задняя кишка, *hs* – желудок, *m* – рот, *oe* – пищевод, *t* – шупальца.

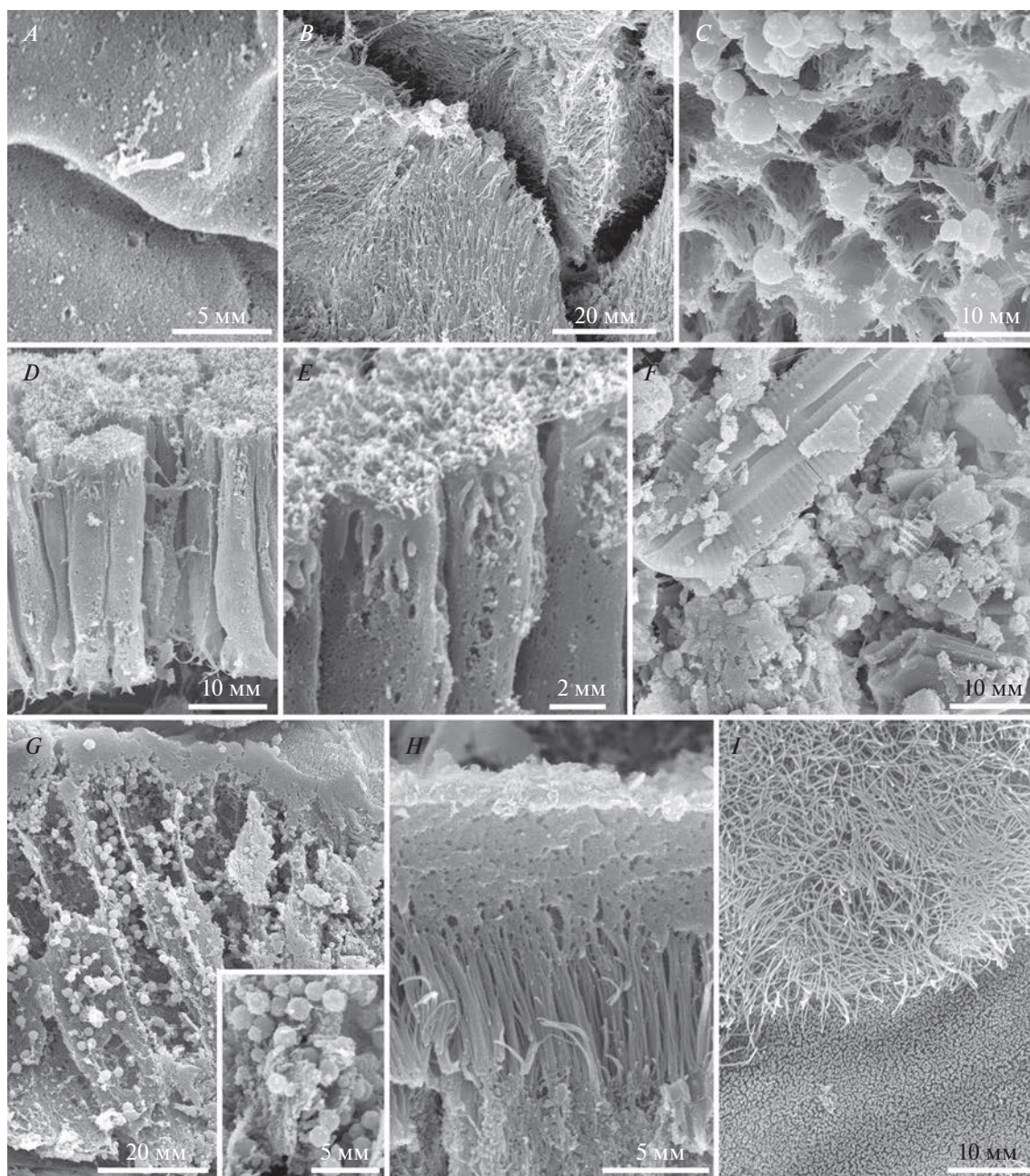
жить бактерий на поверхности различных отделов пищеварительного тракта (пищевод, пищеварительная железа, желудок, кишка (рис. 4*B–4I*, 7*B*). В целомической обкладке кишечника проходят многочисленные лакуны окологлазничного кровеносного плексуса, которые объединяются на дорсальной стороне желудка в дорсальный сосуд. Этот сосуд переходит в трубчатое сердце, направляющее кровь вперед к жаберному комплексу (рис. 3*B*, 5*A*, 5*D*). Внутри сердца располагается характерное для представителей отряда *Terebelliformia* веретенообразное сердечное тело.

#### Анализ состава микробных сообществ, ассоциированных с *Terebellides cf. stroemii*

##### NMDS кластеризация

Общая оценка различий микробиомов внутри одного типа образцов и между группами была проведена с использованием NMDS кластеризации образцов, основанной на представленности различных ОТЕ (рис. 8). Было определено, что составы микробных сообществ внутри всех типов образцов достаточно однородны, за исключением шупалец *T. cf. stroemii*, для которых наблюдалась высокая вариативность состава микробио-





**Рис. 4.** Морфология покровов и выстилки пищеварительной системы *Terebellides* cf. *stroemii*: *A* — общий вид поверхности *T. cf. stroemii*, видна одиночная бактерия; *B* — поверхность пищевода, выстланная ресничками; *C* — увеличенный участок поверхности пищевода с везикулами пищеварительной железы на поверхности; *D* — скол через выстилку кишки; *E* — увеличенный участок выстилки кишки; *F* — пищевой комок, содержащийся в кишке; *G* — скол пищеварительной железы; клетки содержат многочисленные везикулы, которые показаны на вклейке при большем увеличении; *H* — скол через выстилку мышечного желудка; *I* — поверхность кишки. Фото СЭМ.

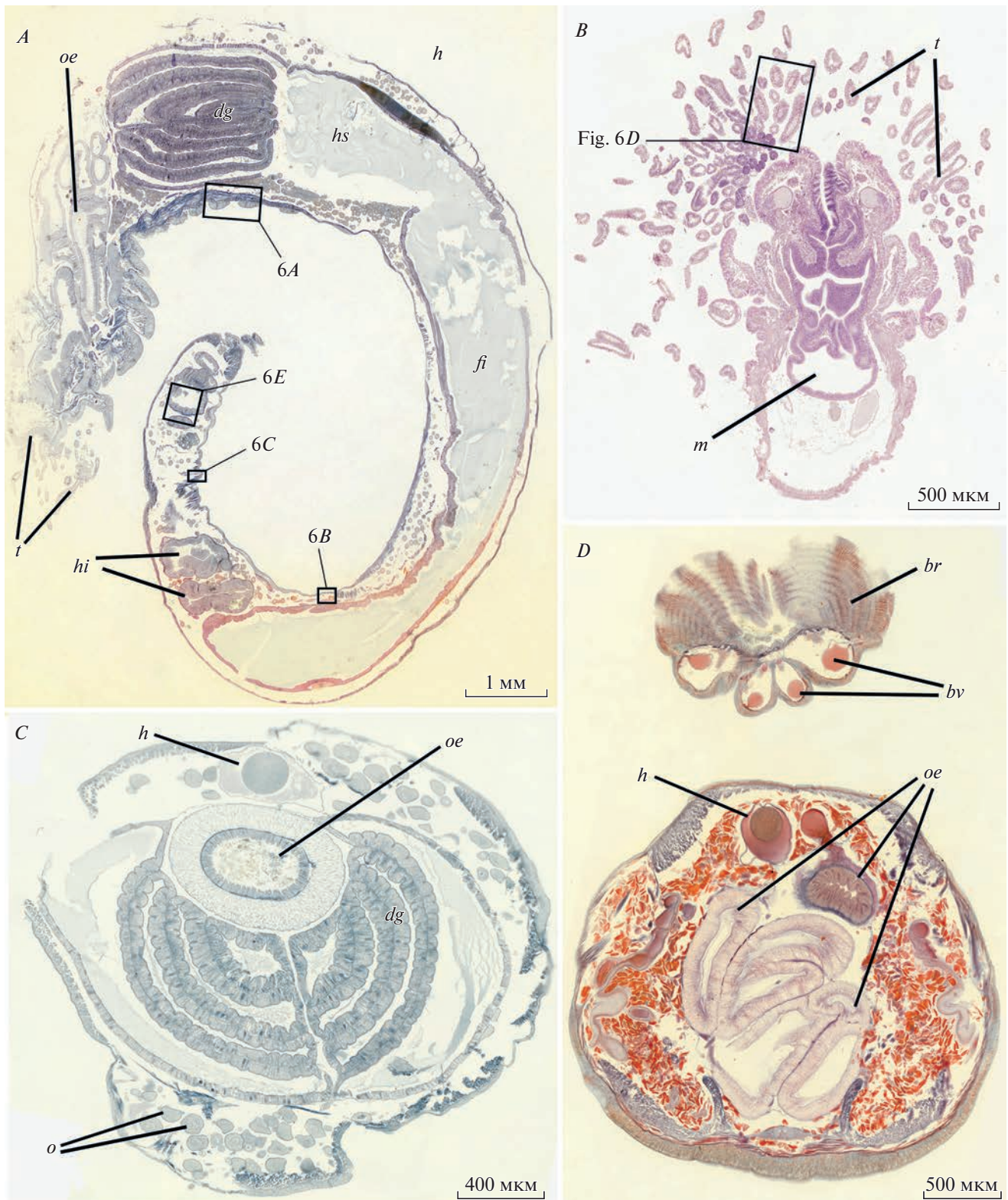
мов. При этом микробиомы донных осадков как поверхностного (0–2 см) горизонта, так и на глубине 10–15 см, а также трубок червя *T. cf. stroemii* оказались схожими. С другой стороны, образцы щупалец и кишечников составляли отдельные кластеры. Детальный анализ таксономического разнообразия микробиомов *T. cf. stroemii*, представленный ниже, подтверждает результаты NMDS.

#### Таксономическое профилирование

##### *Микробиомы трубок Terebellides cf. stroemii*

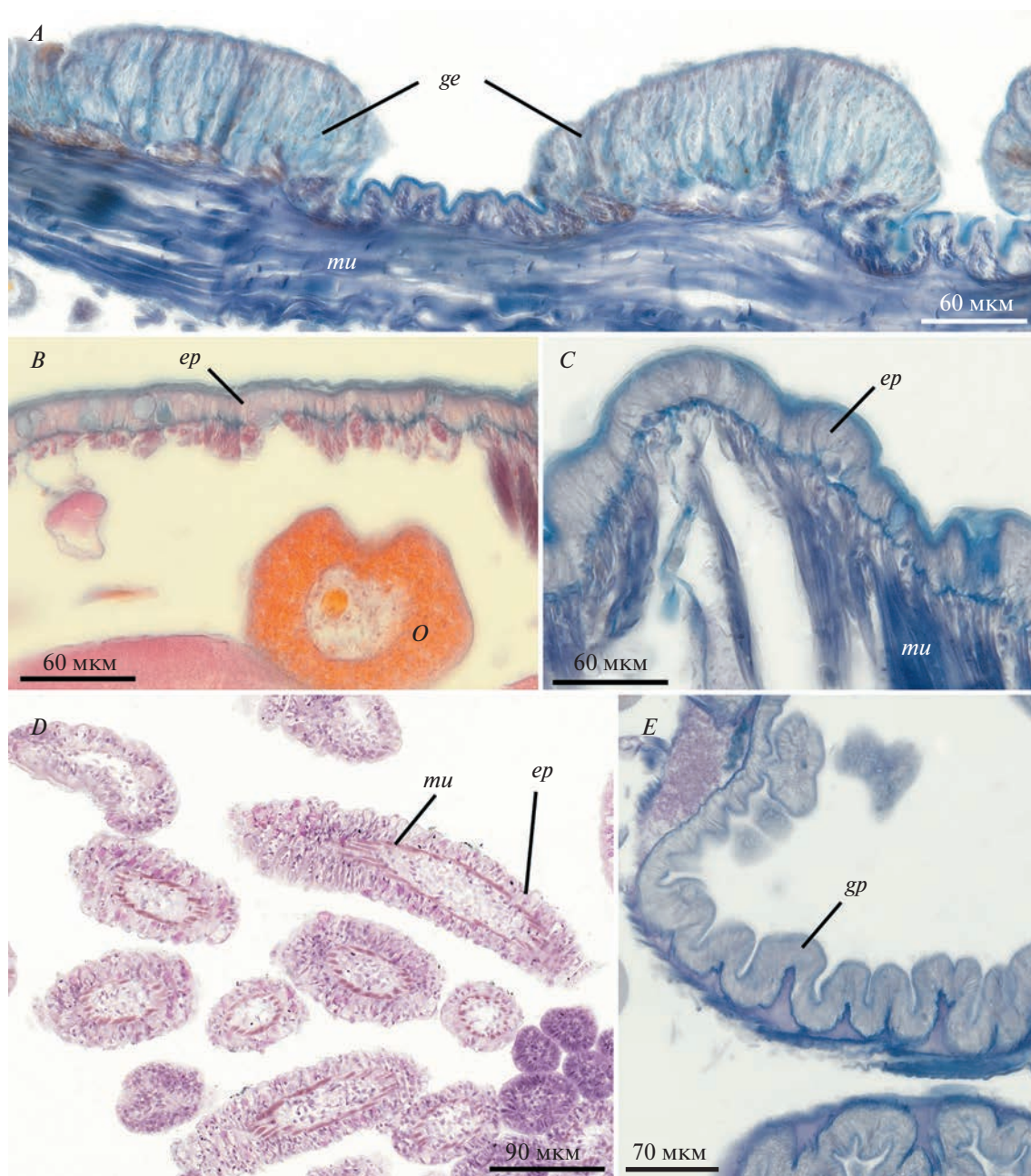
Таксономический анализ микробных сообществ трубок *T. cf. stroemii* на уровне филума выявил массовость представителей *Pseudomonadota*, *Desulfobacterota* и *Bacteroidota*, которые составили 19.1–73, 6.3–22.5 и 1.3–19.2% от всех прокариот,





**Рис. 5.** Гистологическое строение *Terebellides* cf. *stroemii*. *A* – продольный срез через всего червя. Прямоугольниками обозначены увеличенные участки, представленные на рис. 6. *B* – поперечный срез через ротовое отверстие и щупальца. *C* – поперечный срез через пищеварительную железу. *D* – поперечный срез через переднюю кишку, срез также прошел через жабры. *br* – жабры, *bv* – кровеносный сосуд, *dg* – пищеварительная железа, *fi* – передняя кишка, *h* – сердце, *hi* – задняя кишка, *hs* – желудок, *m* – рот, *o* – ооциты, *oe* – пищевод, *t* – щупальца.



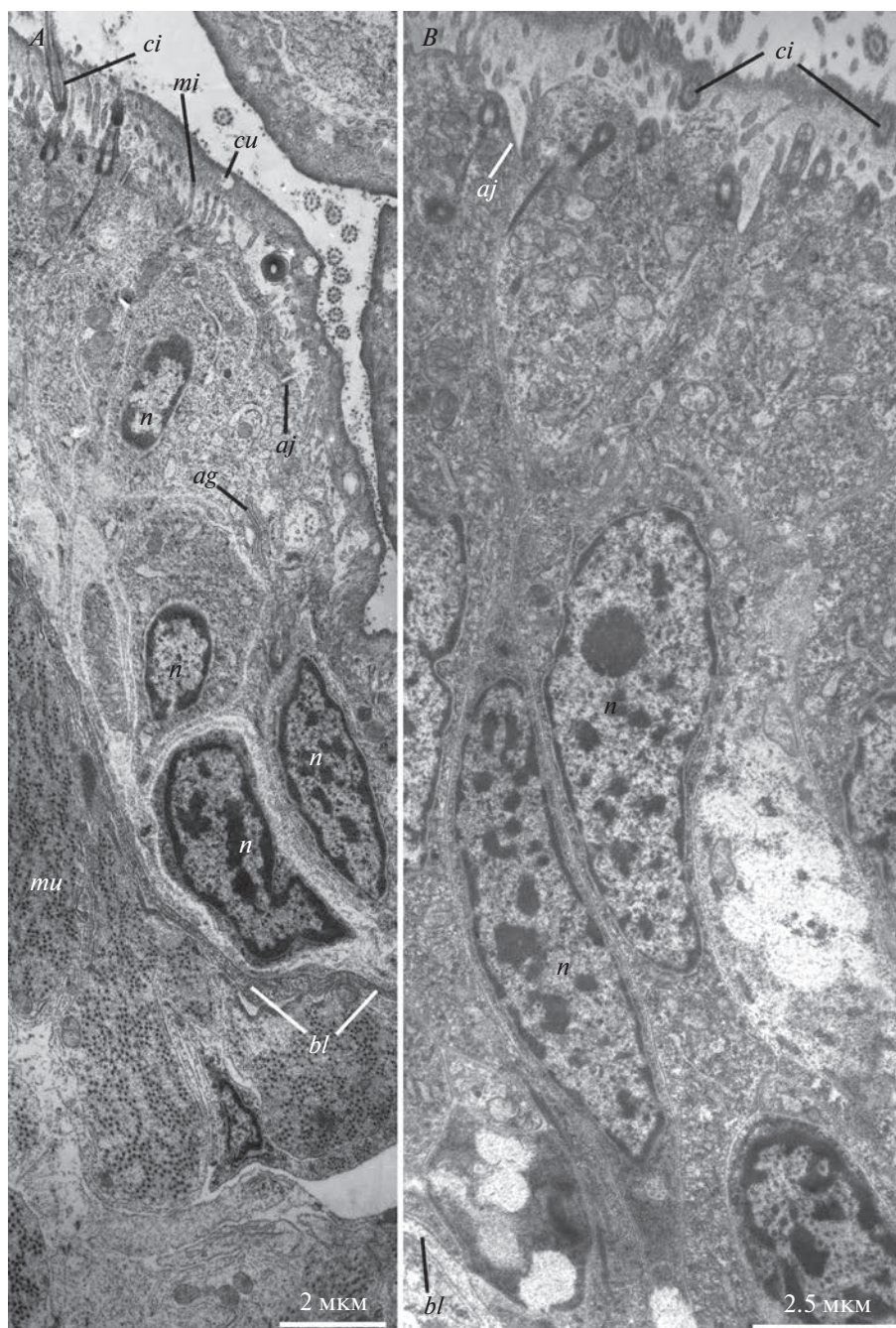


**Рис. 6.** Гистологическое строение различных эпителиев *Terebellides* cf. *stroemii*. *A* – продольный срез через железистый покровный эпителий передней части тела. *B–C* – покровный эпителий из разных участков тела: середины тела (*B*) и заднего отдела тела (*C*). *D* – увеличенный участок шупалец. *E* – увеличенный участок задней кишки. Обозначения: *ep* – покровный эпителий, *ge* – железистый эпителий, *gp* – эпителий кишки, *mu* – мускулатура, *o* – ооцит.

соответственно (рис. 9). Менее многочисленными были представители филумов *Planctomycetota* (0.7–11%), *Actinomycetota* (2.4–9.5%), *Cyanobacteriota* (1.6–13.3%), *Acidobacteriota* (0.7–4.2%), *Мухоскоккота* (0.3–5.7%), *Verucomicrobiota* (0.4–2.3%), *Spirochaetota* и группе NB1-j (0.1–2.7%). В образцах трубок, отобранных в 2019 г., также присутствовала значительная доля архей из филума *Thermoproteota* (3.5 и 8.7%).

Доминирующими классами в филуме *Pseudomonadota* являлись *Alphaproteobacteria*, которые составляли от 0.8–10.8% от всех прокариот, и *Gammaproteobacteria*, составляющие 15.9–71.3% (рис. 10). Большинство представителей филумов *Bacteroidota*, *Planctomycetota* и *Мухоскоккота* относились к классам *Bacteroidia* (1.1–18.2%), *Planctomycetia* (0.4–7.3%) и *Polyangiia* (0.3–5.4%) соответственно. С другой стороны, для филумов *Desulfo-*





**Рис. 7.** Ультратонкое строение покровного эпителия (A) и эпителия передней кишки (B) *Terebellides* cf. *stroemii*. Трансмиссионная электронная микроскопия. *ag* — аппарат Гольджи, *aj* — адгезивный контакт, *bl* — базальная пластинка, *ci* — реснички, *cu* — кутикула, *mu* — мускулатура, *n* — ядра.

*bacterota* и *Actinomycetota* можно отметить сразу несколько распространенных классов: среди первых — *Deltaproteobacteria* и *Desulfobulbia*, а среди актиномицетов — *Actinomycetes*, *Acidimicrobiia* и *Thermoleophilia*. Наблюдалось высокое сходство микробиомов трубок *T. cf. stroemii* и грунтов обоих типов как на уровне филумов, так и на уровне классов, что говорит о значительном влиянии

окружающей среды на состав микробных сообществ, обитающих на трубках.

#### Микробиомы кишечника *Terebellides* cf. *stroemii*

Как и в других образцах, *Pseudomonadota* были определены как один из доминирующих филумов в микробиомах кишечника *Terebellides* cf. *stroemii* (8.4–62.5% от всех прокариот), однако их относи-

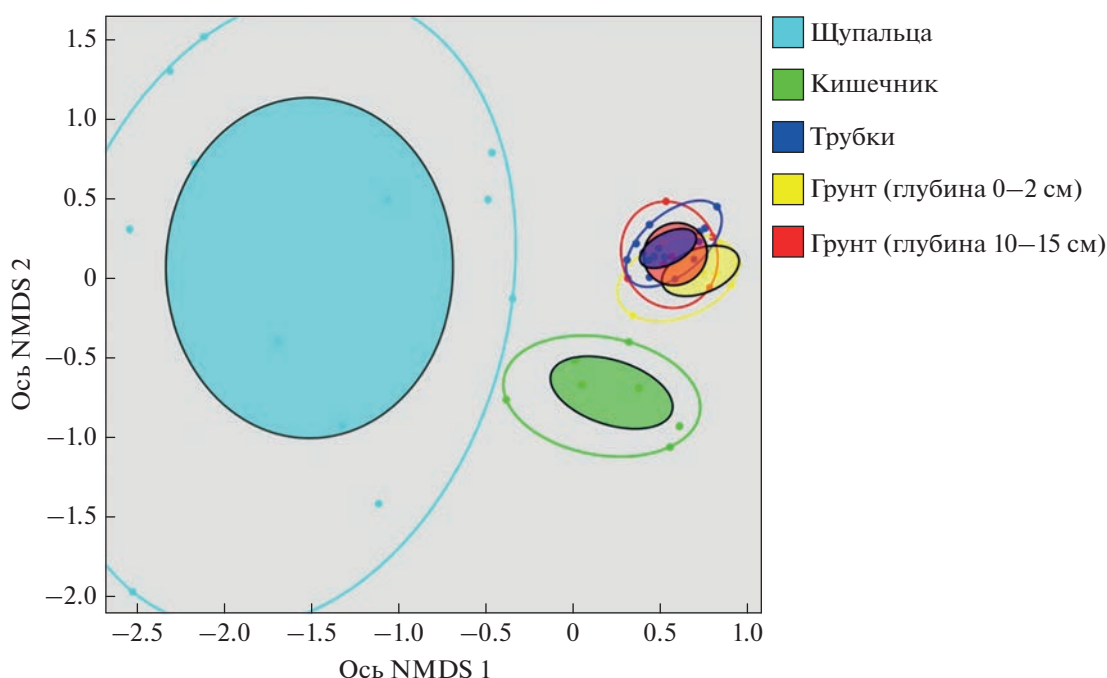


Рис. 8. NMDS кластеризация микробиомов *Terebellides cf. stroemii* и окружающего грунта, основанная на представленности различных ОТЕ (Bray-Curtis,  $k = 2$ , уровень стресса 0.1055).

тельная представленность была в среднем ниже, чем в микробиомах трубок и грунтов (рис. 9). Кроме того, массовыми формами являлись представители филумов *Actinomycetota* (5.9–43.9%), *Bacillota* (3–49.4%), *Cyanobacteriota* (6.2–26.1%), *Chloroflexota* (1.5–9.4%) и *Planctomycetota* (1.1–8.9%), при этом доля первых трех была значительно выше по сравнению с трубками. Также в микробиомах кишечника в умеренных количествах были обнаружены *Bacteroidota* (0.1–11%), *Desulfobacterota* (0.2–4.8%), а минорными компонентами были *Acidobacteriota*, *Dependentiae*, *Мухомоцокота* и *Verucomicrobiota*.

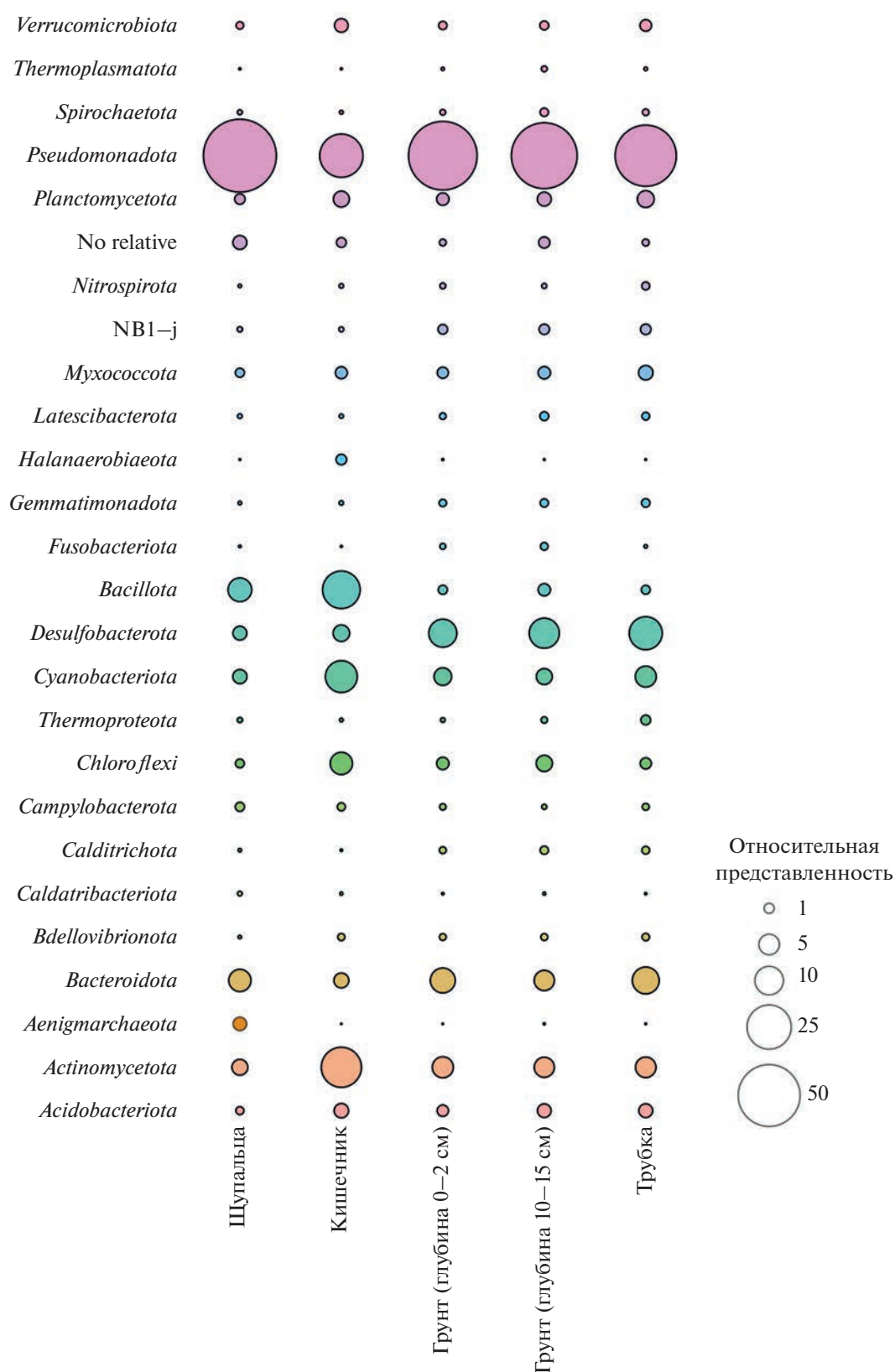
Филум *Pseudomonadota* был представлен классами *Alphaproteobacteria* (3.2–8%) и *Gammaproteobacteria* (3.9–56.9%). В части образцов преобладали последние, однако в других образцах доли этих классов были примерно равными (рис. 11). Классы *Bacilli* и *Clostridia* доминировали среди *Bacillota*, при этом численность *Bacilli* в образцах сильно варьировала, от 0.9 до 47.4%, в то время как доли *Clostridia* в разных образцах были примерно равными (1.8–6.1%). Среди *Chloroflexota* было обнаружено значительное количество представителей группы некультивируемых бактерий KD4-96 и класса *Anaerolineae* – 0.8–6.1% и 0.7–4.1%, соответственно. Классы *Acidimicrobiia* (2.9–21.4%), *Actinomycetes* (1.2–7.8%) и *Thermoleophilum* (1.6–14.1%) представляли филум *Actinomycetota*.

#### Микробиомы щупалец *Terebellides cf. stroemii*

Как и во всех исследуемых микробиомах, представители филума *Pseudomonadota* доминировали в микробиомах щупалец *T. cf. stroemii* (28.1–88% от всех прокариот, рис. 9). Кроме того, в некоторых образцах в значительном количестве присутствуют *Bacillota* (0.7–45.6%) и *Bacteroidota* (1.2–19.9%). В двух образцах щупалец *T. cf. stroemii* наблюдалось значительное количество представителей архейного суперфилума DPANN (*Diapherotrites*, *Parvarchaeota*, *Aenigmarchaeota*, *Nanoarchaeota*, *Nanohaloarchaeota*), которые составляли 10.7 и 13.7% от всех прокариот. Также были обнаружены представители *Cyanobacteriota* (0.7–4.3%), *Desulfobacterota* (0.1–7.9%), *Actinomycetota* (0.5–9.6%). В качестве минорных компонент сообщества присутствовали *Acidobacteriota*, *Chloroflexota*, *Мухомоцокота*, *Planctomycetota*, *Campylobacterota*.

Анализ микробного разнообразия щупалец *T. cf. stroemii* на уровне классов (рис. 12) выявил, что филум *Pseudomonadota* был представлен классами *Alphaproteobacteria* (2.5–80.6%) и *Gammaproteobacteria* (7.4–47.3%), причем в большей части образцов щупалец первый класс преобладал в отличие от образцов других типов. Преобладание *Alphaproteobacteria* во всех случаях, особенно в образцах тканей животного, может быть связано с достаточно большой долей митохондриальной ДНК. Подавляющая часть *Bacillota* относилась к





**Рис. 9.** Таксономический состав микробиомов различных частей *Terebellides stroemii*, его трубок и окружающих донных осадков на уровне филумов ( $\geq 1\%$  от всех прокариот в одном из образцов). Представлены усредненные данные по одному типу образца.

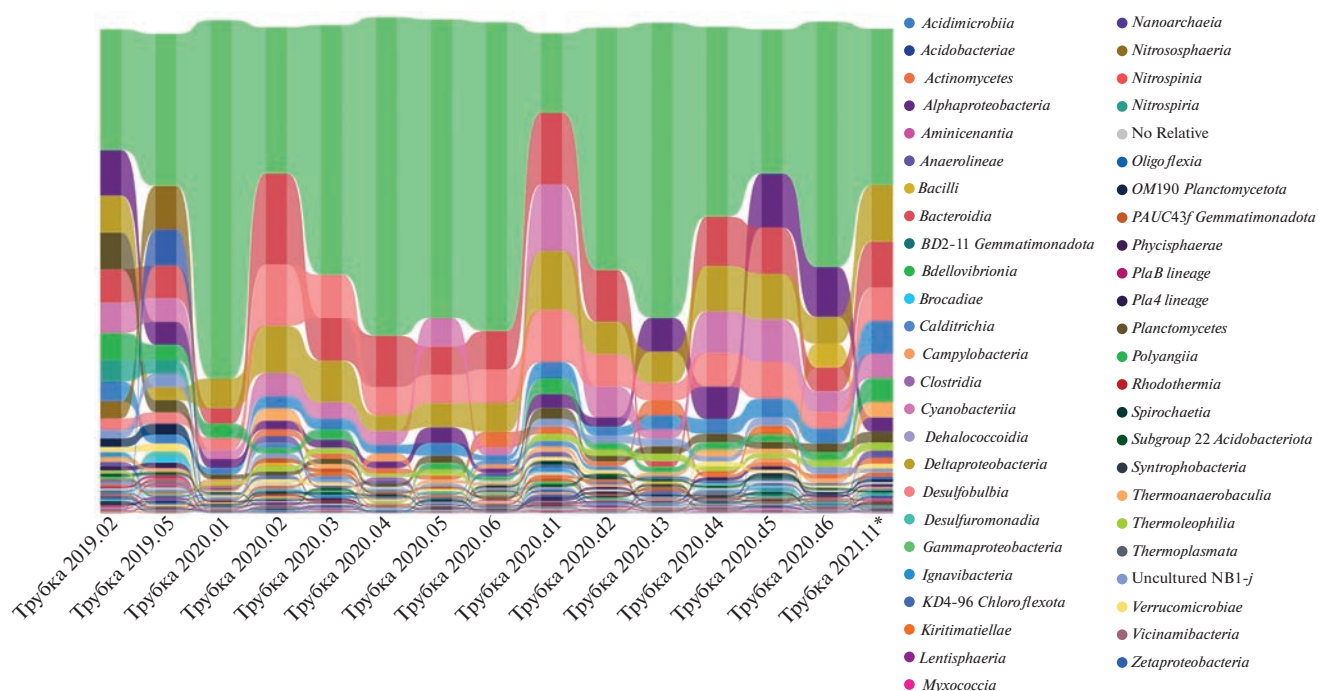


Рис. 10. Таксономический состав микробиомов образцов трубок *Terebellides cf. stroemii* на уровне классов ( $\geq 0.3\%$  от всех прокариот). \* — внутренняя трубка.

классам *Bacilli* (0.4–4.8%) или *Clostridia* (0.2–40.2%). В филуме *Bacteroidota* доминирующим классом являлся *Bacteroidia*, представители которого составляли 1.2–19.9% от всех прокариот. Класс *Cyanobacteriia* (0.3–3.9%) был единственным доминирующим таксоном внутри филума *Cyanobacteriota*. Актиномицеты, относящиеся к классам *Acidimicrobiia*, *Actinomycetes* и *Thermoleophilum*, составляли значимые доли в микробиомах щупалец: 0–4.9, 0.3–3.8 и 0–2.5% соответственно.

#### Микробиомы окружающих грунтов

Был исследован таксономический состав микробиомов грунтов двух типов, которые были отобраны возле мест обитания *T. cf. stroemii*: 1) поверхностный грунт (глубина 0–2 см), и 2) более глубокий грунт (глубина 10–15 см). В грунтах обоих типов бактерии доминировали над археями, составляя от 91 до 99.9% от всего микробного сообщества, при этом доминирующими филумами являются *Pseudomonadota*, которые представляли 13.5–78% от всех прокариот, *Desulfobacterota* (4.5–26.9%) и *Bacteroidota* (2.5–15.9%) (рис. 9). Также было обнаружено значительное количество представителей *Actinomycetota* (2.4–12.8%) и *Cyanobacteriota* (1.4–6.3%). В качестве минорных компонент сообщества присутствовали *Acidobacteriota*, *Chloroflexota*, *Bacillota*, *Myxococcota*, *Planctomycetota*,

*Verrucomicrobiota*, *Calditrichota*, *Gemmatimonadota*, *Latestibacterota*, *Spirochaetota* и группа некультивируемых бактерий NB1-j.

Более детальный анализ микробного разнообразия на уровне классов показал, что *Pseudomonadota* были представлены в основном классами *Alpha-* и *Gammaproteobacteria*, причем последних было больше во всех исследованных образцах, от 10.8 до 70.6% (рис. 13). Филум *Bacteroidota* в основном был представлен классом *Bacteroidia* (2.1–15%). Два класса, входящих в филум *Desulfobacterota*, *Deltaproteobacteria* и *Desulfobulbia*, были представлены в равных пропорциях (2.9–15.2 и 1.5–10.8% соответственно). Актиномицеты были представлены тремя классами, *Acidimicrobiia* (1.5–5.1%), *Actinomycetes* (0.5–6%) и *Thermoleophilum* (0.5–1.9%). Самыми массовыми планктомицетами являлись бактерии класса *Planctomycetes* (0.7–1.9%). Филум *Myxococcota* в основном был представлен одним классом *Polyangiia* (0.5–2%). Стоит отметить, что явных различий в составах микробиомов образцов поверхностного и глубокого грунтов не было выявлено.

Таким образом, филогенетический и кластерный анализы выявили значительные отличия таксономического состава микробиомов червей *T. cf. stroemii* от состава микробиома грунта и позволили определить специфические компоненты микробиомов кишечника и щупалец.

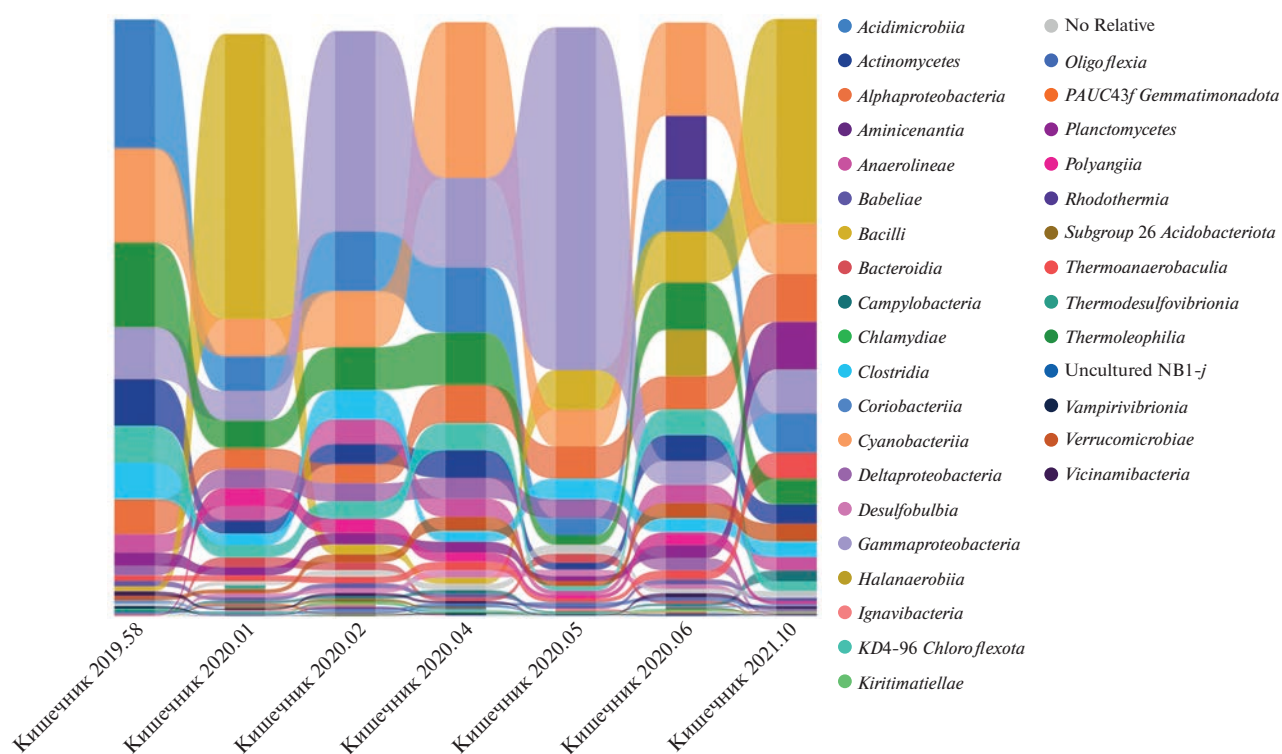


Рис. 11. Таксономический состав микробиомов образцов кишечника *Terebellides cf. stroemii* на уровне классов ( $\geq 0.3\%$  от всех прокариот).

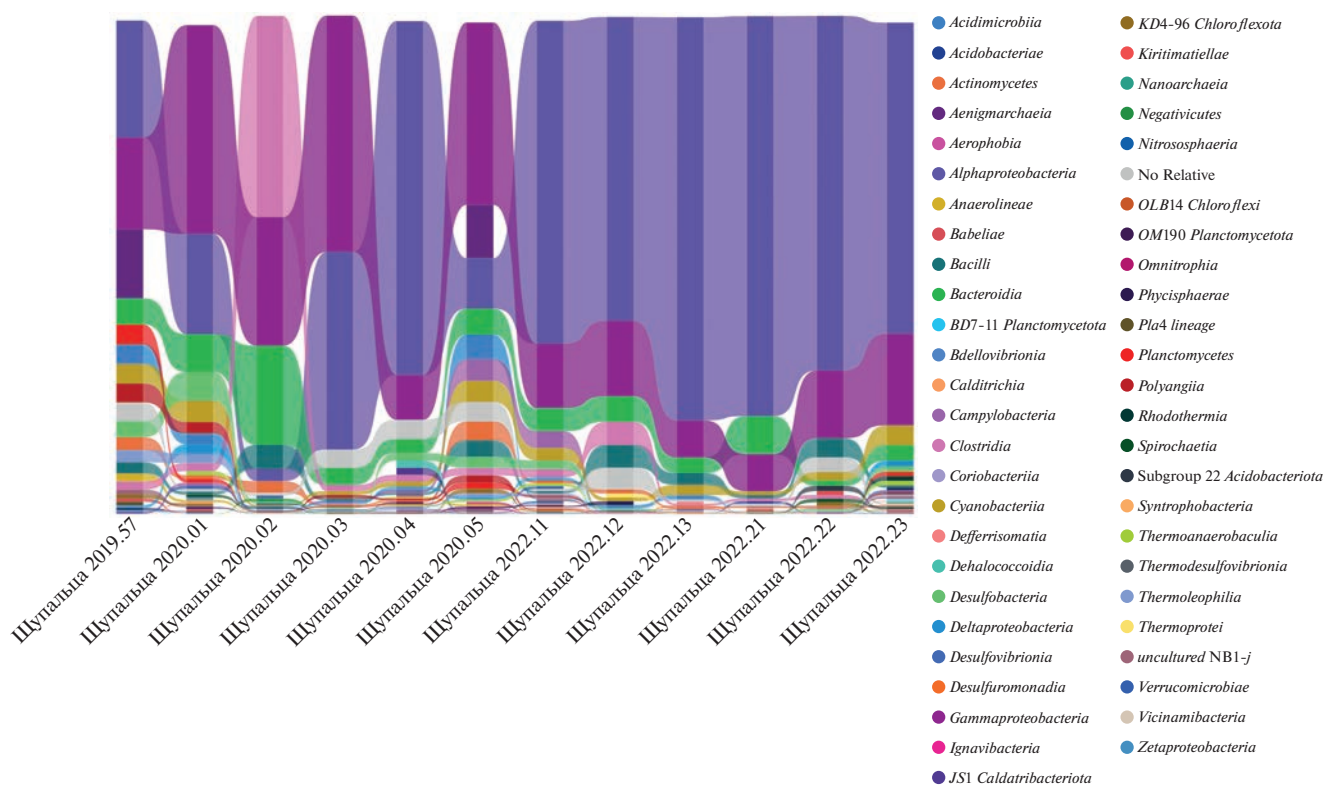


Рис. 12. Таксономический состав микробиомов образцов щупалец *Terebellides cf. stroemii* на уровне классов ( $\geq 0.3\%$  от всех прокариот).



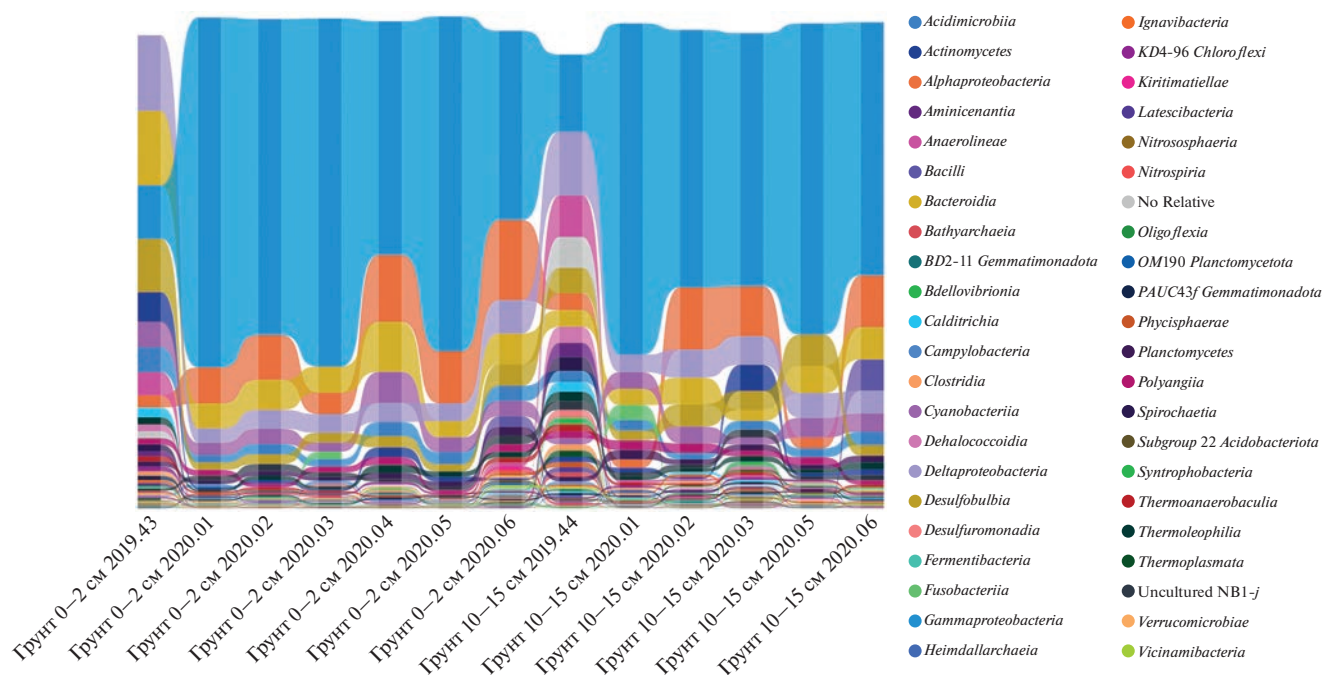


Рис. 13. Таксономический состав микробиомов образцов грунтов на уровне классов ( $\geq 0.3\%$  от всех прокариот).

## ОБСУЖДЕНИЕ

### Образ жизни и морфология *Terebellides cf. stroemii* в Белом море

Данных об образе жизни и способе питания трихобранхид немного. Представители рода *Terebellides* строят трубки из частиц осадка, склеенных секретом эпидермальных желез. Эти трубки чаще всего рыхлые, временные, но у некоторых видов более прочные, инкрустированные спиклами губок (Holthe, 1986; Hutchings, Peart, 2000). Отверстие трубки не приподнято над дном, из него высвываются тонкие щупальца, которыми, как предполагается, червь собирает пищевые частицы с поверхности грунта (Жадан, 2010). Наши данные о строении трубок подтверждают, что они, скорее всего, непостоянные.

Вопрос о подвижности представителей семейства Trichobranchidae, в целом, и *Terebellides cf. stroemii*, в частности, остается открытым. Их образ жизни описывается иногда как роющий (Holthe, 1986), а иногда как сидячий (Hutchings, Peart, 2000). Мишель с соавторами считают *T. cf. stroemii* сидячим животным, демонстрирующим малую подвижность (Michel et al., 1984). Жадан (2010) приводит фотографии, сделанные в Белом море, на которых изображены щупальца *Terebellides cf. stroemii* на поверхности грунта, типичные для представителей отряда Terebelliformia, но пишет, что черви роются в грунте. Jumars et al. (2015) считают Trichobranchidae, в т.ч. *Terebellides cf. stroemii*, активно роющими животными, чьи щупальца

слишком коротки для обеспечения пищи при сидячем образе жизни.

Наши наблюдения показывают, что, по крайней мере, часть времени *T. cf. stroemii* в Белом море проводят с щупальцами, распростертыми по поверхности грунта. Это соответствует фотографии щупалец беломорских *T. cf. stroemii* на дне моря, приведенной Жадан (2010). Вероятно, они собирают пищевые частицы с поверхности осадка, подобно многим представителям отряда Terebelliformia. Это не исключает способности этих червей рыться в толще грунта и питаться под поверхностью этого грунта, как это указывают в своем обзоре Jumars et al. (2015). Интересно, что при содержании в аквариуме с небольшой толщиной грунта беломорские *T. cf. stroemii* также проводили все свое время в толще грунта, не показываясь на поверхности. Однако на основании наблюдений за поведением червей в аквариуме невозможно однозначно судить об их реальной жизни в море.

Данные исследования состава жирных кислот и стабильных изотопов у *Terebellides cf. stroemii* из сублиторали нескольких фиордов Шпицбергена (Legeżyńska et al., 2014) свидетельствуют, что у Шпицбергена представители этого же или близкого к беломорской форме вида питаются не только органическими частицами, осевшими на дно или находящимися на поверхности осадка, но и продуктами переработки этого органического материала за счет бактерий и, возможно, мейобентоса. Однако прямые сравнения с животными

из других районов в таких случаях малоинформативны (Jumars et al., 2015; Kokarev et al., 2023).

Наши данные об общей и тонкой морфологии пищеводовывающего аппарата и пищеварительного тракта *T. cf. stroemii* до деталей соответствуют данным о морфологии и гистологии пищеварительной системы других видов, принадлежащих к комплексу *T. cf. stroemii* (Michel et al., 1984; Barroso et al., 2023). В целом особи, принадлежащие к комплексу видов *Terebellides cf. stroemii*, обитающему в широком диапазоне условий, демонстрируют удивительное морфологическое единообразие, хотя и различаются некоторыми деталями (Barroso et al., 2023).

Анализ данных по морфологии пищеварительной системы и стенки тела не выявил наличия бактерий в покровном эпителии тела и эпителии кишечного тракта, также нам не удалось выявить структур, которые можно было бы интерпретировать как бактерии, на гистологических срезах разных частей тела *T. cf. stroemii*. Тем более интересными являются данные, полученные современными микробиологическими методами, о микробиомах, ассоциированных с *T. cf. stroemii*.

#### Микробные ассоциации *Terebellides cf. stroemii*

В микробиомах трубок доминируют *Gammaproteobacteria* и *Desulfobacterota*, относительная доля которых в других типах образцов была заметно ниже. *Gammaproteobacteria* относятся к одному из пяти классов филума *Pseudomonadota*, представители которого являются преобладающей группой микроорганизмов в структуре донных сообществ (Amaral-Zettler et al., 2010). Кроме того, представители классов *Bacteroidia*, *Deltaproteobacteria*, *Desulfobulbia*, *Cyanobacteriota*, *Alphaproteobacteria*, обнаруженные в трубках в количестве до 5% от общего числа микроорганизмов, также являются широко распространенными микроорганизмами и часто встречаются в составе микробных сообществ морских донных осадков. Поскольку трубка червя состоит из частиц донных осадков, окружающих особей *Terebellides* sp., сходство составов микробных сообществ для этих типов образцов вполне объяснимо. Помимо этого, сходство микробиомов трубок червей и окружающих грунтов указывает на то, что, по всей видимости, секрет брюшных желез беломорских *Terebellides stroemi* не обладает антибактериальным действием.

Микробиомы кишечника отдельных экземпляров *Terebellides cf. stroemii* отличались друг от друга (рис. 10). При этом значимой зависимости степени отличия от года отбора образца не было выявлено. Проведенные нами сравнения показали принципиальное сходство микробиомов образцов трубок и кишечника *Terebellides cf. stroemii*, отобранных в 2020 и 2021 годах. Это свиде-

тельствует о стабильности микробных сообществ *Terebellides cf. stroemii*, что в свою очередь может указывать на глубокое взаимодействие макро- и микроорганизмов. При этом микробиомы индивидуальных животных могут различаться на невысоких таксономических уровнях, что подразумевает наличие индивидуальных особенностей у каждой особи.

Представители DPANN, обнаруженные в некоторых образцах шупалец, являются микроархеями (Rinke et al., 2013), живущими за счет симбиотических/паразитических взаимоотношений с различными экстремофильными археями: термофильными, галофильными или ацидофильными (например, Golyshina et al., 2017, 2019; Dombrowski et al., 2019). В исследуемых образцах шупалец, где были обнаружены представители данного суперфилума (в количестве от 4 до 17% в разных образцах шупалец), по данным филогенетического анализа, других архей, которые могли бы быть хозяевами для обнаруженной группы, выявлено не было. Полученные результаты позволяют предположить существование неизвестных ранее хозяев или новых функций архей DPANN в микробных сообществах.

На основании полученных данных о характере микробиома трубок, кишечника и шупальцевого аппарата *T. cf. stroemii*, можно сделать ряд предположений, касающихся образа жизни особей этого вида в Белом море.

1. Сходство микробиомов трубок червей и окружающего их грунта — это, с одной стороны, свидетельство отсутствия антибактериальной активности слизи, цементирующей трубку. Эти данные существенно контрастируют с данными о микробиомах червей, обитающих в постоянных трубках (Phillips, Lovell, 1999; Rincón-Tomás et al., 2020), а с другой стороны, ставят вопрос о том, насколько постоянными для *T. cf. stroemi* в Белом море являются трубки. Возможно, животные регулярно двигаются в толще грунта и часто строят новые трубки. Наши данные об очень рыхлой механической структуре трубок, без явных колец нарастания, подтверждают, что трубки непостоянные. В то же время, наши наблюдения показали, что, по крайней мере, часть времени в природе *T. cf. stroemii* проводят в типичной позиции для *Terebelliformia*, собирая пищевые частицы с поверхности осадка с помощью шупалец. Существующие представления об образе жизни представителей семейства Trichobranchidae (Jumars et al., 2015), по всей видимости, не полностью отражают реальную картину вариативности поведения червей в природе. Можно предположить, что питание и образ жизни *T. cf. stroemii* могут быть не менее разнообразны и адаптивны, как и пищевое поведение других седентарных аннелид, например Spionidae (Dauer et al., 2003).

2. Тот факт, что микробиом щупалец теребеллидеса существенно отличается от микробиома окружающего грунта, трубки и кишки можно объяснить следующим образом: во время пробоотбора большая часть бактерий может оказаться смытой и остается незначительная часть микробов, которые хорошо прикреплены к щупальцам или которые являются специфической биотой для щупалец. Это подтверждается тем, что микробиом щупалец существенно различается у разных особей, а при микроскопировании на поверхности щупалец не было обнаружено микроорганизмов. Выращивание червем специальной микробиоты с последующим ее поглощением видится крайне маловероятным.

3. Бактериальное сообщество, найденное в кишечниках, сильно отличается от микробиомов окружающего осадка и щупалец. Поэтому, возможно, у *T. cf. stroemii*, помимо микробиома щупалец, имеется еще и специфический микробиом пищеварительного тракта.

4. Исследование особенностей пищеварительного тракта *T. cf. stroemii* из Белого моря классическими морфологическими методами, хотя и позволило получить подробную информацию о гистологическом и ультратонком уровнях, не выявило присутствия бактерий. При этом современные технологии изучения микробиомов животных продемонстрировали наличие ассоциированных с исследованным видом микроорганизмов.

5. Сочетание использованных нами инструментов, на наш взгляд, дает интересные результаты и перспективно для изучения микроорганизмов, ассоциированных с морскими аннелидами, и их функциональных связей с животными. Методы анализа микробиомов, использованные в настоящей работе, на данный момент достаточно трудоемки и имеют ряд ограничений. Их преимущество — в получении конкретных данных по микробиомам животных и среды, в которой они обитают, и в возможности исследования биологии и биотических связей одного конкретного вида.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Мы выражаем благодарность Лорану Ванбосталу за помощь в сборе материала и предоставленные фотографии, А.А. Прудковскому за помощь в аквариальных наблюдениях, Е.А. Бонч-Осмоловской и рецензентам за ценные советы и плодотворное обсуждение результатов работы.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Настоящее исследование было поддержано грантом ФНТП развития генетических технологий № 075-15-2021-1396.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Дерюгин К.М., 1928. Фауна Белого моря и условия ее существования. Л.: Гидрологический институт. 511 с.
- Жадан А.Э., 2010. Тип Annelida, класс Polychaeta (Многощетинковые черви) // Флора и фауна Белого моря: иллюстрированный атлас. Ред. А.Б. Цетлин, А.Э. Жадан, Н.Н. Марфенин. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 108–145.
- Жирков И.А., 2001. Полихеты Северного Ледовитого океана. М.: Янус-К. 632 с.
- Меркель А.Ю., Тарновецкий И.Ю., Подосокорская О.А., Тошаков С.В., 2019. Анализ систем праймеров на ген 16S рРНК для профилирования термофильных микробных сообществ // Микробиология. Т. 88. С. 671–680.
- Ушаков П.В., 1939. Некоторые новые данные по Фауне полихет Белого моря // Труды Государственного гидрологического института. № 8. С. 81–84.
- Ушаков П.В., 1955. Многощетинковые черви дальневосточных морей СССР (Polychaeta). М.—Л.: Изд-во АН СССР. 445 с.
- Цетлин А.Б., 1980. Практический определитель многощетинковых червей Белого моря. М.: Изд-во Моск. ун-та. 113 с.
- Amaral-Zettler L., Artigas L.F., Baross J., Bharathi L., Boettius A., et al., 2010. A global census of marine microbes // Life in the world's Oceans: Diversity, Distribution and Abundance. P. 223–245.
- Bach L., Palmqvist A., Rasmussen L.J., Forbes V.E., 2005. Differences in PAH tolerance between *Capitella* species: underlying biochemical mechanisms // Aquatic toxicology. V. 74. № 4. P. 307–319.
- Barroso M., Candás M., Moreira J., Parapar J., 2023. Interspecific variability in internal anatomy in *Terebellides* Sars, 1835 (Annelida, Trichobranchidae) revealed with micro-CT, Zoologischer Anzeiger. V. 306. P. 79–89. <https://doi.org/10.1016/j.jcz.2023.06.007>
- Blockley A., Elliott D.R., Roberts A.P., Sweet M., 2017. Symbiotic microbes from marine invertebrates: driving a new era of natural product drug discovery // Diversity. V. 9. № 4. P. 1–13.
- Bocchetti R., Fattorini D., Gambi M. C., Regoli F., 2004. Trace metal concentrations and susceptibility to oxidative stress in the polychaete *Sabella spallanzanii* (Gmelin) (Sabellidae): potential role of antioxidants in revealing stressful environmental conditions in the Mediterranean // Archives of Environmental Contamination and Toxicology. V. 46. P. 353–361.
- Bremec C.S., Elias R., 1999. Species of *Terebellides* from South Atlantic waters off Argentina and Brazil (Polychaeta: Trichobranchidae) // Ophelia. V. 51. № 3. P. 177–186. <https://doi.org/10.1080/00785326.1999.10409407>
- Bright M., Giere O., 2005. Microbial symbiosis in Annelida // Symbiosis. V. 38. № 1. P. 1–45.
- Campbell B.J., Stein J.L., Cary C., 2003. Evidence of chemolithoautotrophy in the bacterial community associated with *Alvinella pompejana*, a hydrothermal vent polychaete // Applied and environmental microbiology. V. 69. № 9. P. 5070–5078.



- Capa M., Hutchings P., 2021. Annelid diversity: historical overview and future perspectives // *Diversity*. V. 13. № 3. P. 129.
- Caullery M., 1915. Sur les *Terebellides* Malmgren du Siboga et les Térébelliens voisins. Bulletin de la Société Zoologique de France V. 40. P. 111–116.
- Caullery M., 1944. Polychètes Sédentaires de l'Expédition du Siboga: Ariciidae, Spionidae, Chaetopteridae, Chlorhaemidae, Opheliidae, Oweniidae, Sabelliidae, Sternaspidae, Amphictenidae, Ampharetidae, Terebellidae. Siboga-Expeditie Uitkomsten op Zoologisch, Botanisch, Oceanographisch en Geologisch gebied verzameld in Nederlandsch Oost-Indië 1899–1900. V. XX–IV 2 bis. P. 1–204.
- Day J.H., 1967. A monograph on the Polychaeta of Southern Africa. Part 2. Sedentaria // Trustees of the British Museum (Natural History). London. 878 p. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.8596>
- Dauer D.M., Mahon H.K., Sardà R., 2003. Functional morphology and feeding behavior of *Streblospio benedicti* and *S. shrubsolei* (Polychaeta: Spionidae) // *Hydrobiologia*. V. 496. P. 207–213
- Dombrowski N., Lee J.H., Williams T.A., Offre P., Spang A., 2019. Genomic diversity, lifestyles and evolutionary origins of DPANN archaea // *FEMS microbiology letters*. V. 366(2). fnz008.
- Dubilier N., 1987. Some aspects of the ecophysiology of *Tubificoides benedicti* and ultrastructural observations on endocuticular bacteria // *Hydrobiologia*. V. 155. P. 161. <https://doi.org/10.1007/BF00025644>
- Fadrosch D.W., Ma B., Gajer P., Sengamalai N., Ott S., Brotman R.M., Ravel J., 2014. An improved dual-indexing approach for multiplexed 16S rRNA gene sequencing on the Illumina MiSeq platform // *Microbiome* V. 2. P. 6. <https://doi.org/10.1186/2049-2618-2-6>
- Fenical W., 1993. Chemical studies of marine bacteria: developing a new resource // *Chemical Reviews*. V. 93. № 5. P. 1673–1683.
- Ferraris J.D., Fauchald K., Kensley B., 1994. Physiological responses to fluctuation in temperature of salinity in invertebrates. Adaptations of *Alpheus viridari* (Decapoda, Crustacea), *Terebellides parva* (Polychaeta) and *Golfingia cylindrata* (Sipunculida) to the mangrove habitat // *Marine Biology*. V. 120. P. 397–406.
- Garraffoni A.R.S., Lana P.C., 2003. Species of *Terebellides* (Polychaeta, Terebellidae, Trichobranchinae) from the Brazilian coast // *Iheringia*. V. 93. № 4. P. 355–363.
- Goffredi S.K., Johnson S., Vrijenhoek R.C., 2007. Genetic diversity and potential function of microbial symbionts associated with newly discovered species of *Osedax* polychaete worms // *Applied and environmental microbiology*. V. 73. № 7. P. 2314–2323.
- Gohl D.M., MacLean A., Hauge A., Becker A., Walek D., Beckman K.B., 2016. An optimized protocol for high-throughput amplicon-based microbiome profiling // *Protoc. Exch.* <https://doi.org/10.1038/protex.2016.030>
- Golyshina O.V., Bargiela R., Toshchakov S.V., Chernyh N.A., Ramayah S., et al., 2019. Diversity of “Ca. Micrarchaeota” in two distinct types of acidic environments and their associations with Thermoplasmatales // *Genes*. V. 10. № 6. P. 461.
- Golyshina O.V., Toshchakov S.V., Makarova K.S., Gavrilov S.N., Korzhenkov A.A., La Cono V., Arcadi E., Nechitaylo T.Y., Ferrer M., Kublanov I.V., Wolf Y.I., Yakimov M.M., Golyshin P.N., 2017. ‘ARMAN’ archaea depend on association with euryarchaeal host in culture and *in situ* // *Nature Communication*. V. 5. № 8. P. 1–12.
- Hartman O., 1966. Polychaetous annelids of the Hawaiian Islands // *Occasional Papers of the Bernice P. Bishop Museum*. V. 23. № 11. P. 163–252.
- Henriksson R., 1969. Influence of pollution on the bottom fauna of the Sound (Öresund) // *Oikos*. V. 20. № 2. P. 507–523.
- Hinzke T., Kleiner M., Breusing C., Felbeck H., Häslar R., 2019. Host-microbe interactions in the chemosynthetic *Riftia pachyptila* symbiosis // *mBio*. V. 10. № 6. P. 1–20.
- Holthe T., 1986. Evolution, systematics and distribution of the Polychaeta Terebellomorpha, with a catalogue of the taxa and a bibliography // *Gunneria, Trondheim*. V. 55. P. 1–236.
- Hugert L.W., Wefer H.A., Lundin S., Jakobsson H.E., Lindberg M., Rodin S., Engstrand L., Andersson A.F., 2014. DegePrime, a program for degenerate primer design for broad-taxonomic-range PCR in microbial ecology studies // *Applied and Environmental Microbiology*. V. 80. № 16. P. 5116–5123.
- Hutchings P., Peart R., 2000. A revision of the Australian Trichobranchidae (Polychaeta) // *Invertebrate Taxonomy*. V. 14. P. 225–272.
- Hutchings P., 1998. Biodiversity and functioning of polychaetes in benthic sediments // *Biodiversity & Conservation*. V. 7. P. 1133–1145.
- Imajima M., Williams S.J., 1985. Trichobranchidae (Polychaeta) chiefly from the Sagami and Saruga Bays, collected by R/V Tansei-Maru // *Bulletin of the National Science Museum of Tokyo*. V. 11. № 1. P. 7–18.
- Jumars P.A., Dorgan K.M., Lindsay S.M., 2015. Diet of worms emended: An update of polychaete feeding guilds // *Annual review of marine science*. V. 7. P. 497–520. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-010814-020007>
- Kleiner M., Wentrup C., Lott C., Teeling H., Wetzel S. et al., 2012. Metaproteomics of a gutless marine worm and its symbiotic microbial community reveal unusual pathways for carbon and energy use // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. V. 109. № 19. P. 1173–1182.
- Kokarev V., Zalota A.K., Zuev A., Tiunov A., Kuznetsov P., Kononova O., Rimskaya-Korsakova N., 2023. Opportunistic consumption of marine pelagic, terrestrial, and chemosynthetic organic matter by macrofauna on the Arctic shelf: a stable isotope approach // *PeerJ*. 11:e15595. <https://doi.org/10.7717/peerj.15595>
- Lacoste É., Piot A., Archambault P., McKindsey C.W., Nozais C., 2018. Bioturbation activity of three macrofaunal species and the presence of meiofauna affect the abundance and composition of benthic bacterial communities // *Marine Environmental Research*. V. 136. P. 62–70.
- Legeżyńska J., Kędra M., Walkusz W., 2014. Identifying trophic relationships within the high Arctic benthic community: how much can fatty acids tell? // *Marine biology*. V. 161. P. 821–836. <https://doi.org/10.1007/s00227-013-2380-8>
- Li M., Yang H., Gu J.D., 2009. Phylogenetic diversity and axial distribution of microbes in the intestinal tract of

- the polychaete *Neanthes glandicincta* // Microbial ecology. V. 58. № 4. P. 892–902.
- Michel C., Bhaud M., Boumati P., Halpern S., 1984. Physiology of the digestive tract of the sedentary polychaete *Terebellides stroemi* // Marine Biology. V. 83. № 1. P. 17–31.
- Minic Z., 2009. Organisms of deep-sea hydrothermal vents as a source for studying adaptation and evolution // Symbiosis. V. 47. P. 121–132.
- Moggioli G., Panossian B., Sun Y., Thiel D., Martín-Zamora F.M. et al., 2023. Distinct genomic routes underlie transitions to specialised symbiotic lifestyles in deep-sea annelid worms // Nature communications. V. 14. № 1. P. 2814. <https://doi.org/10.1038/s41467-023-38521-6>
- Neave M.J., Streten-Joyce C., Glasby C.J., McGuinness K.A., Parry D.L., Gibb K.S., 2012. The bacterial community associated with the marine polychaete sp. 1 (Annelida: Opheliidae) is altered by copper and zinc contamination in sediments // Microbial ecology. V. 63. № 3. P. 639–650.
- Nedved B.T., Hadfield M.G., 2008. *Hydroides elegans* (Annelida: Polychaeta): a model for biofouling research // Springer Series on Biofilms. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag. [https://doi.org/10.1007/7142\\_2008\\_15](https://doi.org/10.1007/7142_2008_15)
- Nygren A., Parapar J., Pons J., Meißner K., Bakken T. et al., 2018. A mega-cryptic species complex hidden among one of the most common annelids in the north east Atlantic // PLoS ONE. V. 13. № 6. P. 1–37.
- Perez M., Juniper S.K., 2016. Insights into symbiont population structure among three vestimentiferan tubeworm host species at eastern Pacific spreading centers // Applied and Environmental Microbiology. V. 82. № 17. P. 5197–5205.
- Petersen J.M., Osvatic J., 2018. Microbiomes in natura: importance of invertebrates in understanding the natural variety of animal-microbe interactions // mSystems. V. 3. № 2. P. 1–7.
- Phillips T.M., Lovell C.R., 1999. Distributions of total and active bacteria in biofilms lining tubes of the onuphid polychaete *Diopatra cuprea* // Marine Ecology Progress Series. V. 183. P. 169–178.
- Reveillaud J., Anderson R., Reves-Sohn S., Cavanaugh C., Huber J.A., 2018. Metagenomic investigation of vestimentiferan tubeworm endosymbionts from Mid-Cayman Rise reveals new insights into metabolism and diversity // Microbiome. V. 6. № 1. P. 1–15.
- Rincón-Tomás B., González F.J., Somoza L., Sauter K., Madureira P., Medialdea T., Carlsson J., et al., 2020. Siboglinidae tubes as an additional niche for microbial communities in the Gulf of Cádiz—A microscopical appraisal // Microorganisms. V. 8. № 3. P. 367.
- Rinke C., Schwientek P., Sczyrba A., Ivanova N.N., Anderson I.J. et al., 2013. Insights into the phylogeny and coding potential of microbial dark matter // Nature. V. 499. № 7459. P. 431–437.
- Sampaio C.J.S., de Souza J.R.B., de Carvalho G.C., Quintella C.M., de Abreu Roque M.R., 2019. Analysis of petroleum biodegradation by a bacterial consortium isolated from worms of the polychaeta class (Annelida): Implications for NPK fertilizer supplementation // Journal of environmental management. V. 246. P. 617–624.
- Schreier J.E., Lutz R.A., 2019. Hydrothermal Vent Biota // Encyclopedia of Ocean Sciences. Elsevier. V. 3. P. 308–319.
- Schüller M., Hutchings P.A., 2010. New insights in the taxonomy of Trichobranchidae (Polychaeta) with description of a new *Terebellides* species from Australia // Zootaxa. V. 2395. № 1. P. 1–16.
- Schüller M., Hutchings P.A., 2012. New species of *Terebellides* (Polychaeta: Trichobranchidae) indicate long-distance dispersal between western South Atlantic deep-sea basins // Zootaxa. V. 3254. № 1. P. 1–31.
- Schüller M., Hutchings P.A., 2013. New species of *Terebellides* (Polychaeta: Trichobranchidae) from the deep Southern Ocean, with a key to all described species // Zootaxa. V. 3619. № 1. P. 1–45. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3619.1.1>
- Solis-Weiss V., Fauchald K., Blankensteyn A., 1991. Trichobranchidae (Polychaeta) from shallow warm water areas in the Western Atlantic Ocean // Proceedings of the Biological Society of Washington. V. 104. № 1. P. 147–158.
- Stolyarov A.P., 2019. Some Features of the species, spatial, and trophic structure of macrobenthos in the lagoon systems of the Ermolinskaya and Nikol'skaya inlets (Kandalaksha Bay, the White Sea) // Moscow University Biological Sciences Bulletin. V. 74. P. 176–182. <https://doi.org/10.3103/S0096392519030106>
- Stoykov S., Uzunova S., 2001. Dynamics of macrozoobenthos in the Southern Bulgarian Black Sea coastal and open-sea areas // Mediterranean Marine Science. V. 2. № 1. P. 27–36.
- Tzvetlin A.B., Saphonov M.V., 1995. A new finding of intracellular bacterial symbionts in the Nerillidae (Annelida: Polychaeta) // Russian Journal of Aquatic Ecology. V. 4. № 1. P. 55–60.
- Vijayan N., Lema K.A., Nedved B. T., Hadfield M.G., 2019. Microbiomes of the polychaete *Hydroides elegans* (Polychaeta: Serpulidae) across its life-history stages // Marine Biology. V. 166. № 2. P. 1–13.
- Vortsepneva E., Chevaldonné P., Klyukina A., Naduvaeva E., Todt C. et al., 2021. Microbial associations of shallow-water Mediterranean marine cave Solenogastres (Mollusca) // PeerJ (13) 9:e12655. <https://doi.org/10.7717/peerj.12655>
- Williams S.J., 1984. The status of *Terebellides stroemi* (Polychaeta; Trichobranchidae) as a cosmopolitan species, based on a worldwide morphological survey, including description of new species // Proceedings of the First International Polychaete Conference, Sydney, Australia. P. 118–142.
- Wippler J., Kleiner M., Lott C., Gruhl A., Abraham P.E. et al., 2016. Transcriptomic and proteomic insights into innate immunity and adaptations to a symbiotic lifestyle in the gutless marine worm *Olavius algarvensis* // BMC Genomics. V. 17. № 1. P. 1–19.
- Woyke T., Teeling H., Ivanova N.N., Huntemann M., Richter M. et al., 2014. Symbiosis insights through metagenomic analysis of a microbial consortium // Nature. V. 443. № 7114. P. 950–955.
- Zhang J., Hutchings P., 2018. Taxonomy and distribution of *Terebellides* (Polychaeta: Trichobranchidae) in the northern South China Sea, with description of three new species // Zootaxa. V. 4377. № 3. P. 387–411.

# THE STUDY OF MICROBIAL ASSOCIATIONS HELPS US UNDERSTAND THE LIFESTYLE OF *TEREBELLIDES* CF. *STROEMII* (ANNELIDA, TEREBELLIFORMIA, TRICHOBRANCHIDAE) IN THE WHITE SEA

A. B. Tzetlin<sup>1, \*</sup>, A. A. Klyukina<sup>2</sup>, A. G. Elcheninov<sup>2</sup>, P. A. Shcherbakova<sup>1</sup>, L. A. Gavirova<sup>1</sup>,  
A. I. Shestakov<sup>1</sup>, E. V. Vortsepneva<sup>1</sup>, A. E. Zhadan<sup>1</sup>, I. V. Kublanov<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Lomonosov Moscow State University, Faculty of Biology, Leninskie Gory 1–12, Moscow, 119234 Russia

<sup>2</sup>Vinogradsky Institute of Microbiology, Federal Research Center “Fundamentals of Biotechnology” of the Russian Academy of Sciences”, 60th Anniversary of October Ave., 7, bldg. 2, Moscow, 119071 Russia

\*e-mail: atzetlin@gmail.com

Polychaete annelids are one of the main components of oceanic benthos, but little is known about their microbial symbionts. The purpose of this work is to study the microbiome associated with representatives of *Terebellides* cf. *stroemii* and to describe their lifestyle in the White Sea. To do this, the worms and their tubes were examined using light and electron microscopy, and the composition of the microbiome was studied by sequencing the hypervariable V4 regions of the 16S rRNA gene. The tubes of *Terebellides* cf. *stroemii* are shown to be loose and, most likely, temporary, whereas the worms dig actively into the ground, yet spending part of their time collecting food from the ground surface with the help of tentacles. Bacteria were found neither in integument cells nor in the intestinal epithelium. Phylogenetic and cluster analyses revealed significant differences in the taxonomic composition of the microbiomes of *T. cf. stroemii* worms from the soil microbiome and allowed us to determine specific components of the microbiomes of intestines and tentacles, whereas the microbiomes of bottom sediments and worm tubes appeared to be similar. The microbiomes of the tubes are dominated by *Pseudomonadota*, *Desulfobacterota* and *Bacteroidota*. While the intestines are home to *Pseudomonadota*, *Actinomycetota*, *Bacillota*, *Cyanobacteriota*, *Chloroflexota* and *Planctomycetota*, this bacterial community is very different from the microbiomes both of the surrounding sediment and the tentacles. The microbiome of the tentacles of *T. cf. stroemii* differs significantly from that of the surrounding soil, tube and intestine, as it contains *Pseudomonadota*, *Bacillota* and *Bacteroidota*, in addition to a significant number of representatives of the archaeal superfamily DPANN observed in two samples. Modern technologies for studying microbiomes demonstrate the presence of specific communities of microorganisms associated with the study species, with a combination of morphological and molecular methods being promising for studying the microbiomes associated with marine annelids and their functional relationships with the animals.

**Keywords:** polychaetes, biology, digestive tract, microbiome, metagenomic methods, *Proteobacteria*, *Desulfobacterota*, *Bacteroidota*, DPANN



УДК 594.3

## НОВЫЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ НЕКОТОРЫХ ГИГРОМИИД (GASTROPODA, STYLOMMATORPHORA, HYGROMIIDAE) НА ЮГЕ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

© 2023 г. А. В. Удалой\*

Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН,  
Томск, 634055 Россия

\*e-mail: udaloy@mail.ru

Поступила в редакцию 25.04.2023 г.

После доработки 27.09.2023 г.

Принята к публикации 01.10.2023 г.

Новое местонахождение *Chilanodon bicallosa* находится рядом с поселком Басандайка в Томском районе Томской области. *Lindholmomneme nordenskioldi* распространен к северу до широты села Парабель Парабельского района Томской области. *Noneulota surprisa* был найден в окрестностях села Яйлю в Турочакском районе Республики Алтай. *Euomphalia strigella* зарегистрирован в окрестностях села Бакчар в Бакчарском районе Томской области.

**Ключевые слова:** улитки, распространение, равнина, тайга, горы, Алтай

**DOI:** 10.31857/S0044513423120139, **EDN:** GRAUDS

Для некоторых видов гигромиид сведения об их распространении на территории Западной Сибири весьма скудны. Уточнение границ ареалов этих видов потребовало выявления их новых местонахождений.

*Chilanodon bicallosa* (L. Pfeiffer 1853) распространен на Алтае, в Кемеровской и Новосибирской областях. На юге Томской обл. было известно лишь одно местонахождение — в окрестностях платформы “41-й км” железнодорожной ветки “Тайга — Томск” (Шилейко, 1978; Sysoev, Schileuko, 2009; Удалой, Новиков, 2005).

*Lindholmomneme nordenskioldi* (Westerlund 1876) обитает, исходя из данных Кузнецова и Шилейко (1999), на территории Алтае-Саянской горной области. Вид отмечался также на территории Западно-Сибирской равнины (Удалой, 2015).

Для *Noneulota surprisa* Schileiko et Horsák 2007 было известно только одно местонахождение — вблизи поселка “Ust'-Lyzha” в Турочакском р-не Республики Алтай (Schileiko, Horsák, 2007).

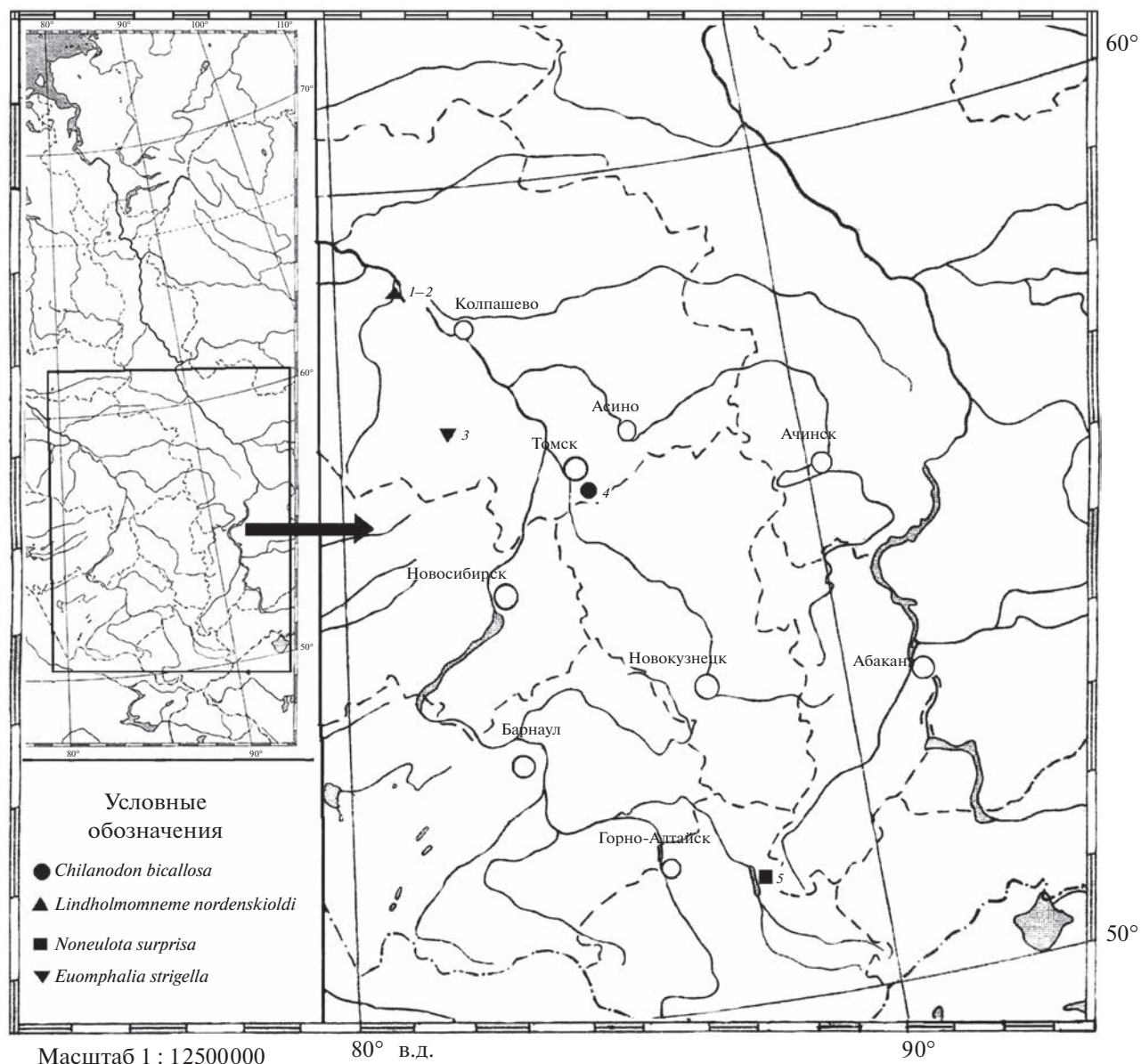
*Euomphalia strigella* (Draparnaud 1801) распространен на Восточно-Европейской равнине, включая южное побережье Крыма. Изолированные популяции известны на Урале (Sysoev, Schileuko, 2009). Ранее *E. strigella* был найден Даниловским (1940) в бассейнах рек Оби и Томи — как в отложениях нижних террас, так и в составе современной фауны. Хохуткин и Ерохин (Хохуткин и др., 2003) нашли его в сборах из Надымского р-на

Тюменской обл. и г. Ханты-Мансийска. Также он был найден в окрестностях пос. Тарутино (Ачинский р-н Красноярского края) и в голоценовых отложениях в Неня-Чумышской впадине (Удалой, 2005; Удалой, Лукьянцев, 2015; Русанов, Терина, 2021).

Из перечисленных видов алтайскими, по происхождению, являются *Ch. bicallosa*, *L. nordenskioldi* и *N. surprisa*.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

На территории Западно-Сибирской равнины и Алтае-Саянской горной области экземпляры гигромиид отбирались из подстилки, с травянистой и кустарниковой растительности. Применялся ручной сбор моллюсков (рис. 1). Период взятия образцов: 22.07.2011–15.07.2021. При определении материала по *Ch. bicallosa* и *E. strigella* использовались определительные таблицы из работы Шилейко (1978). Внешний вид полового аппарата *E. strigella* сравнивался с рисунком из работы Шилейко (1978) (рис. 2, 5.2). При определении экземпляров *Lindholmomneme* применялся диагностический ключ из работы Кузнецова и Шилейко (1999). Особенности раковины *N. surprisa* сравнивались с описанием этого вида, предложенным Шилейко и Хорсаком (Schileiko, Horsák, 2007). Все экземпляры находятся в коллекции автора.



**Рис. 1.** Карта местонахождений на юге Западной Сибири некоторых видов гигромиид, охваченных настоящим фаунистическим исследованием. Новые локалитеты: Томская обл.: 1–2 – Парабельский р-н, вблизи с. Парабель; 3 – Бакчарский р-н, вблизи с. Бакчар; 4 – Томский р-н, вблизи пос. Басандайка; Республика Алтай; 5 – Турочакский р-н, вблизи с. Яйлю.

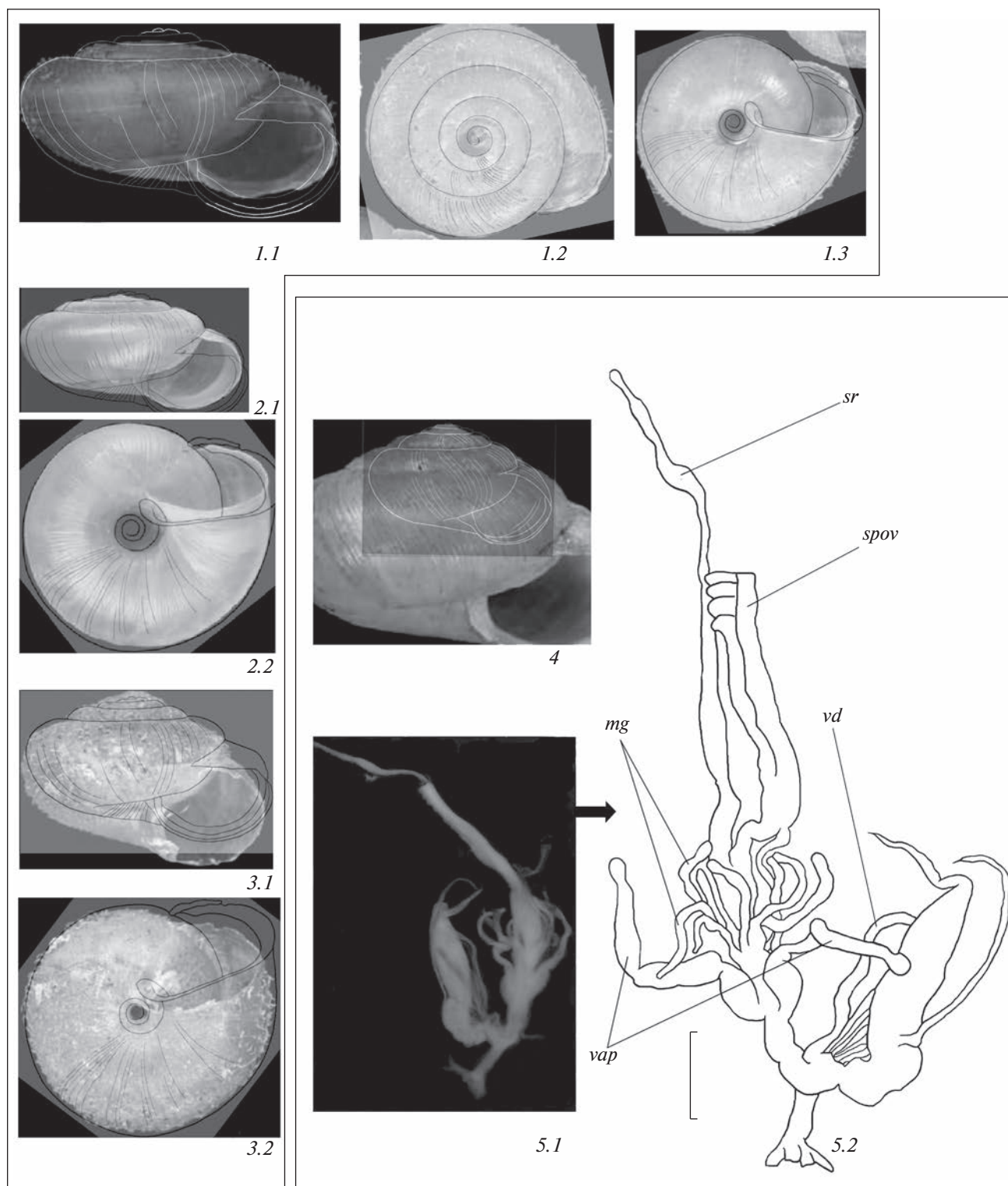
## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Новое местонахождение *Ch. bicallosa* на границе горных и равнинных районов (междуречье “Томь–Яя” в пределах Томского р-на Томской обл.): окрестности пос. Басандайка (34-й км железнодорожной ветки “Тайга–Томск”), пихтово-осиновый лес (56°17'14" с.ш., 85°27'30" в.д.), подстилка, 03.10.2014. Материал: 1 экз. (рис. 3, 1.1–1.3). Коллектор: А.В. Удалой.

Новые местонахождения *L. nordenskioldi* на Западно-Сибирской равнине (в окрестностях с. Парабель Парабельского р-на Томской обл.): осино-

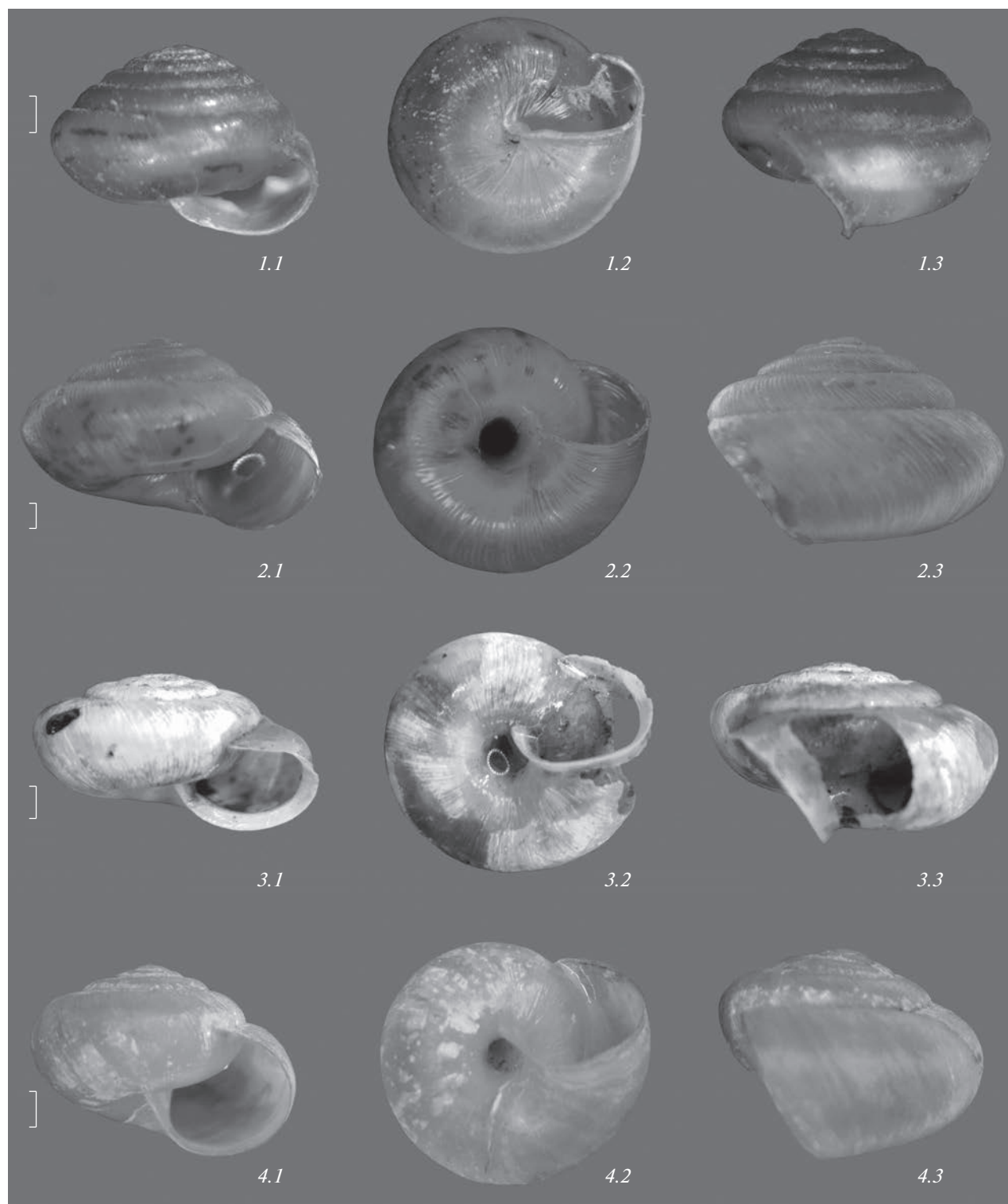
во-березово-пихтово-кедровый лес (58°38'42" с.ш., 81°30'15" в.д.), на высокотравье (*Crepis* sp.) и в подстилке, 20.08.2017; осиново-елово-кедровый лес (58°39'56" с.ш., 81°27'34" в.д.), подстилка, 21.08.2017. Материал: 4 и 1 экз. соответственно (рис. 3, 2.1–2.3). Коллектор: А.В. Удалой.

Новое местонахождение *N. surprisa* в горных районах юга Западной Сибири относится к территории Турочакского р-на Республики Алтай: окрестности с. Яйлю, склон горы у водопада Корбу (51°42'21" с.ш., 87°41'2" в.д.), склон порос березой и кустарником, в подстилке, 22.07.2011. Мате-



**Рис. 2.** К диагностике наших экземпляров *N. surprisa* и *E. strigella*. Масштаб 1 мм.

1.1–1.3 – сравнение *N. surprisa* с голотипом *N. surprisa* (по: Sysoev, Schileyko, 2009). 2.1–2.2 – сравнение *N. surprisa* с голотипом *L. westerlundi* (по: Sysoev, Schileyko, 2009). 3.1–3.2 – сравнение *N. surprisa* с голотипом *P. rubiginosa* (по: Sysoev, Schileyko, 2009). 4 – сравнение *E. strigella* со взрослым экземпляром *E. strigella* (по: Sysoev, Schileyko, 2009). 5.1–5.2 – половой аппарат *E. strigella*. mg – слизистые железы (mucus glands), spov – семяйцевод (spermovidukt), sr – семяприемник (seminal receptacle), vd – семяпровод (vas deferens), vap – вагинальные придатки (vaginal appendages).



**Рис. 3.** Раковины гигромиид в различных положениях: 1.1–1.3 – *Ch. bicallosa*, 2.1–2.3 – *L. nordenskioldi*, 3.1–3.3 – *N. surprisa*, 4.1–4.3 – *E. strigella*. Масштаб 1 мм.

риал: 1 экз. (рис. 3, 3.1–3.3). Коллектор: А.В. Уда-  
лой. Шилейко и Хорсак (Schileyko, Horsák, 2007)  
отмечают наибольшее конхологическое сходство

*N. surprisa* с *Lindholmomneme westerlundi* Kuznetsov  
in Kuznetsov et Schileyko 1999 и с представителями  
рода *Pseudotrichia*. Поэтому было проведено срав-



нение нашего экземпляра с голотипами *N. surprisa*, *L. westerlundi* и *Pseudotrichia rubiginosa* (A. Schmidt 1853) (рис. 2, 1.1–3.2). Наиболее просто отличить *N. surprisa* от *L. westerlundi* и *P. rubiginosa* по характеру кривизны базального и колумеллярного краев устья. Сквозь пупок у *N. surprisa* видно большее число оборотов раковины, чем у *P. rubiginosa*.

Новое местонахождение *E. strigella* на Западно-Сибирской равнине (в пределах Бакчарского р-на Томской обл.): окрестности с. Бакчар, территория питомника ОГУП “Бакчарское” (56°59'48" с.ш., 82°2'10" в.д.), кустарник, 15.07.2021 (рис. 3, 4.1–4.3). Материал: 2 экз. Особи — ювенильные (рис. 2, 4). Коллектор: А.В. Удалой.

Первое местонахождение *Ch. bicallosa*, зарегистрированное на границе горных и равнинных районов (междуречье “Томь—Яя”), находится в пихтово-осиновом лесу на небольшом удалении от Памятника природы “Таловские чаши” в окрестностях платформы “41-й км” железнодорожной ветки “Тайга—Томск” (Удалой, Новиков, 2005). Это местонахождение было отмечено в Красной книге Томской обл. (Агафонова и др., 2013). В “Красной книге” составителями было рекомендовано продолжать исследования по выявлению мест обитания *Ch. bicallosa*. В связи с этим на территории Томской обл. проводился поиск его новых местонахождений. В результате было зарегистрировано еще одно местонахождение в окрестностях пос. Басандайка, также в пихтово-осиновом лесу. Расстояние между этими двумя местонахождениями по прямой составляет около 5 км. Улитки были найдены, в обоих случаях, только в подстилке. Равнинная тайга, к которой относятся местонахождения в Томской обл., южнее переходит в низкогорную тайгу соседних районов Новосибирской и Кемеровской обл., где этот вид обычен (рис. 1).

*L. nordenskioldi* также обитает на границе горных и равнинных районов юга Западной Сибири (Кузнецов, Шилейко, 1999; Удалой, 2015). Кроме того, он распространен на Западно-Сибирской равнине. Встречается в биотопах междуречий, приречных террас и пойм (Удалой, Лукьянцев, 2015). Зарегистрирован в мелколиственных лесах и в биотопах с преобладанием темно- или светлохвойных пород деревьев. Обитает также на лесных полянах и лугах. Населяет антропогенные ландшафты. Отмечен на стволах деревьев, на траве, в подстилке и на валежнике (Удалой, 2015; Удалой, Лукьянцев, 2015). Местонахождения в окрестностях г. Колпашево и у с. Парабель находятся, по данным Жукова и Потаповой (1972), в подзоне южной тайги. При этом местонахождения у с. Парабель максимально приближены к границе с подзоной средней тайги.

В работе Шилейко и Хорсака (2007) для *N. surprisa* указано местонахождение вблизи поселка

“Усть-Лызха”. Вероятно, это опечатка и авторы имели в виду село Усть-Пыжа Турочакского р-на Республики Алтай. В этом случае, местонахождения *N. surprisa*, расположенные у водопада Корбу и вблизи села Усть-Пыжа, находятся на расстоянии приблизительно 40 км друг от друга. Можно предположить, что *N. surprisa* локально распространен, прежде всего, между этими двумя местонахождениями, и встречается вдоль берегов Телецкого оз. и р. Бия.

Таким образом, алтайские виды *Ch. bicallosa*, *L. nordenskioldi* и *N. surprisa*, проявляют различия в способности к распространению за пределы Алтае-Саянской горной области. Из них только *L. nordenskioldi* выходит далеко за ее пределы, почти достигая на Западно-Сибирской равнине границы подзон южной и средней тайги. *E. strigella* — европейско-сибирский вид с дизъюнктивным ареалом.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Автор искренне признателен за помощь участковому лесничему Н.В. Павлову (Парабельское участковое лесничество), инженерам-лесопатолам Центра защиты леса Томской обл., государственным инспекторам А.А. Шайбаковой и Ю.В. Ивановой (Россельхознадзор Томской обл.), ведущему научному сотруднику ЗИН РАН П.В. Кияшко. Автор также искренне благодарен за содействие в работе сотрудникам ИМКЭС СО РАН Е.Н. Пац, И.А. Керчеву и Н.А. Черновой.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Агафонова Н.Н., Амельченко В.П., Баранова А.Л., Беляева Т.Н., Блинова Т.К. и др., 2013. Красная книга Томской области. Под ред. А.М. Адама. Томск: Печатная мануфактура. С. 204–205.
- Даниловский И.В., 1940. Материалы к изучению ископаемых наземных и пресноводных моллюсков Западной Сибири // Известия Всесоюзного географического общества. № 6. С. 751–761.
- Жуков В.М., Потапова Л.С., 1972. Важнейшие особенности погоды и климата междуречья Обь—Иртыш // Природные условия освоения междуречья Обь—Иртыш. Под ред. М.И. Нейштадта и Г.Д. Рихтера. М.: Институт географии АН СССР. С. 43.
- Кузнецов А.Г., Шилейко А.А., 1999. Ревизия наземных моллюсков рода *Lindholmomneme* Naas, 1936 (Pulmonata, Hygromiidae) // Ruthenica. Т. 9. № 1. С. 31–37.
- Русанов Г.Г., Тетерина И.И., 2021. О строении, возрасте и условиях формирования отложений высокой поймы реки Неня в Неня-Чумышской впадине // Вестник Сибирского государственного индустриального университета. № 4. С. 12–16.
- Удалой А.В., 2005. К видовому составу наземных моллюсков надсемейства Helicoidea юго-востока Западно-Сибирской низменности // Материалы конференции молодых ученых “Экология: от генов

- до экосистем”, 25–29 апреля 2005 г. Екатеринбург: Академкнига. С. 292–293.
- Удалой А.В., 2015. Новые сведения о распространении улиток *Lindholmomneme nordenskioldi* (Westerlund 1876) и *Lindholmomneme rhyssota* (Westerlund 1896) (Pulmonata, Hygromiinae) на юге Западной Сибири // Зоологический журнал. Т. 94. № 3. С. 298–302.
- Удалой А.В., Лукьянцев С.В., 2015. О биотопической приуроченности улитки *Lindholmomneme nordenskioldi* (Westerlund 1876) на юге Западной Сибири // Любищевские чтения. Сборник материалов международной конференции “Современные проблемы эволюции и экологии”, 6–8 апреля 2015. Ульяновск: УлГПУ. С. 501–508.
- Удалой А.В., Новиков Е.А., 2005. Новые данные о распространении наземных моллюсков семейства Hygromiidae (Pulmonata, Geophila) на юге Западной Сибири // Зоологический журнал. Т. 84. № 5. С. 633–635.
- Хохуткин И.М., Ерохин Н.Г., Гребенников М.Е., 2003. Моллюски. Биоразнообразие, экология. Екатеринбург: ИЭРиЖ УрО РАН. С. 119–123.
- Шилейко А.А., 1978. Наземные моллюски надсемейства Helicoidea // Фауна СССР. Моллюски. Т. 3. Вып. 6. Л.: Наука. С. 80–271.
- Schileyko A.A., Horsák M., 2007. A new genus and two new species of Hygromiidae (Pulmonata) from southern Siberia // Ruthenica. Т. 17. № 1–2. С. 69–72.
- Sysoev A., Schileyko A., 2009. Land Snails and Slugs of Russia and Adjacent Countries. Sofia-Moscow: Pensoft. P. 201–213.

## NEW LOCATIONS OF SOME HYGROMYIDS (GASTROPODA, STYLOMMATOPHORA, HYGROMIIDAE) IN THE SOUTH OF WESTERN SIBERIA

A. V. Udaloj\*

*Institute for Monitoring the Climatic and Ecological Systems, Siberian Branch, Russian Academy of Science, Tomsk, 634055 Russia*

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

A new locality of *Chilanodon bicallosa* is recorded from near the village of Basandaika in the Tomsk District of the Tomsk Region. *Lindholmomneme nordenskioldi* is distributed north to the latitude of the village of Parabel in the Parabel District of the Tomsk Region. *Noneulota surprisa* was found in the vicinity of the village of Yaylyu in the Turochak District of the Altai Republic. *Euomphalia strigella* is recorded in the vicinity of the village of Bakchar in the Bakcharsky District of the Tomsk Region.

**Keywords:** snails, distribution, plain, taiga, mountains, Altai

## A CONTRIBUTION TO THE KNOWLEDGE OF THE ORIBATID MITE GENUS *FENICHELIA* BALOGH 1970 (ACARI, ORIBATIDA, MICREREMIDAE)

© 2023 S. G. Ermilov<sup>a</sup>, \*, V. M. Salavatulin<sup>a, b</sup>, \*\*

<sup>a</sup>Tyumen State University, Tyumen, 625003 Russia

<sup>b</sup>Joint Russian-Vietnamese Tropical Research and Technological Center,  
Southern Branch, Ho Chi Minh City, Vietnam

\*e-mail: ermilovacari@yandex.ru

\*\*e-mail: v.salavatulin@gmail.com

Received May 31, 2023

Revised June 1, 2023

Accepted June 4, 2023

The genus *Fenichelia* (Oribatida, Micreremidae) is recorded from the Oriental Region for the first time. A new species — *Fenichelia arborea* sp. n. — is described, based on adults collected from tree branches of *Dipterocarpus alatus* in the Cat Tien National Park, Vietnam. The morphology of the gnathosoma and the identification of leg setae and solenidia are presented for the first time for a representative of this genus. A revised generic diagnosis of, an identification key to, as well as distribution and habitat data for the known species of *Fenichelia* are provided.

**Keywords:** arboreal mites, taxonomy, generic diagnosis, morphology, identification key, distribution, habitat, Cat Tien National Park, Vietnam

**DOI:** 10.31857/S0044513423120048, **EDN:** XPRIHC

The genus *Fenichelia* (Acari, Oribatida, Micreremidae) was proposed from New Guinea by Balogh (1970), with *Fenichelia biroi* Balogh 1970 as type species. Later, two new species of the genus have been described from the Afrotropical Region: *F. latipilosa* Mahunka 1982 from Ethiopia and *F. porosa* (Mahunka, 1985) from South Africa.

During the taxonomic identification of arboreal oribatid mites collected from Vietnam, we found one new species belonging to *Fenichelia*; this is the first record of the genus from the Oriental Region. The main goals of our paper are: to describe this species based on adults; to revise the generic diagnosis; to present an identification key to the known species of *Fenichelia*; and to provide data on the distribution and habitats of the representatives of the genus.

### MATERIALS AND METHODS

**S p e c i m e n s.** Samples of branches were collected via climbing trees (using spikes and other special equipment). Mites were subsequently extracted by high-pressure flushing and further heptane flotation in laboratory conditions. Detailed descriptions of ar-

boreal acarofauna collection and extraction techniques are presented in Salavatulin (2019).

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

**Terminology and conventions.** Morphological terminology used herein mostly stems from the following papers on Licneremaeoidea (Behan-Pelletier et al., 2005; Behan-Pelletier, Walter, 2007; Ermilov, 2020). Leg setal nomenclature follows Norton (1977); for overview see Norton and Behan-Pelletier (2009).

**Abbreviations and notations.** *Prodorsum*: *lc* = lateral carina; *dep* = depression; *ro*, *le*, *in*,

*bs, ex* = rostral, lamellar, interlamellar, bothridial, and exobothridial setae, respectively. *Notogaster*: *c, da, la, dm, lm, dp, lp, h, p* = setae; *Sa* = sacculi; *ia, im, ip, ih, ips* = lyrifissures; *gla* = opisthonotal gland opening. *Gnathosoma*: *a, m, h* = subcapitular setae; *or* = adoral seta; *d, l, sup, inf, cm, acm, ul, su, vt, lt* = palp setae;  $\omega$  = palp solenidion; *cha, chb* = cheliceral setae; *Tg* = Trägårdh's organ. *Epimeral and lateral podosomal regions*: *1a, 1b, 1c, 2a, 3a, 3b, 4a, 4c* = epimeral setae; *PdI, PdII* = pedotecta I, II, respectively; *z* = aperture of supracoxal gland. *Anogenital region*: *g, an, ad* = genital, anal and adanal setae, respectively; *iad* = adanal lyrifissure; *po* = preanal organ. *Legs*: *Tr, Fe, Ge, Ti, Ta* = trochanter, femur, genu, tibia, and tarsus, respectively;  $\omega, \phi, \sigma$  = solenidia;  $\epsilon$  = famulus; *d, l, v, bv, ev, ft, tc, it, p, u, a, s, pv* = setae; *pa* = porose area.

### Generic diagnosis of *Fenichelia*

With many main character states of Micreremidae (Sitnikova, 1975; Norton, Behan-Pelletier, 2009). *Measurements*: Small, length less than 350. *Integument*: Prodorsum smooth or with some rugosities/ridges; notogaster with polygonate pattern; ventral plate smooth or foveolate/rugose. *Prodorsum*: Rostrum rounded. Lamella, prolamella, translamella, sublamella, tutorium, and sublamellar porose area absent. Rostral seta setiform; lamellar and interlamellar setae phylliform; exobothridial seta as microseta; bothridial seta capitate. Bothridium cup-shaped. *Notogaster*: Anterior notogastral margin medially triangular or rounded. Notogaster posteriorly triangular. Octotaxic system with porose areas or sacculi. With 14 pairs of notogastral setae: *p<sub>2</sub>, p<sub>3</sub>* setiform or phylliform; other setae phylliform. *Gnathosoma*. Subcapitulum diarthric. Palp setation: 0–2–1–3–9(+ $\omega$ ); solenidion bacilliform, attached to eupathidium medioidistally. Axillary sacculi absent. Chelicera chelate-dentate, with two setae. *Epimeral and lateral podosomal regions*: Epimeral setal formula: 3–1–2–1[2]. Humero-sejugal porose areas absent. Pedotecta I, II represented by small laminae. Discidium and circumpedial carina absent. *Anogenital region*: Four pairs of genital, two pairs of anal and two or three pairs of adanal setae; aggenital setae absent. Adanal lyrifissure located close and anterolateral to anal plate. Two oblique ridges fused into sharp angle, posterior to anal aperture. *Legs*: All legs homotridactylous. Porose area present on tarsi I–IV, femora I–IV and trochanters III, IV. Setation of all tarsi reduced. Solenidia  $\phi$  on tibia IV terminating in flattened disc.

***Fenichelia arborea*** Ermilov et Salavatulin sp. n.  
(Figs 1, 2)

**Type material.** Holotype (♂) and seven paratypes (3♂♂, 4♀♀): Vietnam, Dong Nai Province,

Dong Nai Biosphere Reserve, Cat Tien National Park, 11°26'34.97" N 107°26'02.64" E, about 130 m a.s.l., branches from one tree *Dipterocarpus alatus* at the height of 25 m (sample: PrD6), 01.XII.2022–5.XII.2022 (collected by V.M. Salavatulin and A.A. Kudrin).

The holotype is deposited in the collection of the Senckenberg Museum of Natural History, Görlitz, Germany; seven 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: 210–232. Medial part of prodorsum with transverse and oblique rugosities; notogaster with large polygonate cells; medial part of anogenital region with comparatively large foveolae. Bothridial seta barbed. Distinct concavity anterior to bothridium. Anterior notogastral margin medially triangular. Notogastral setae *c<sub>1</sub>, c<sub>2</sub>, da, la, dm, dp, lm* shorter than *lp, h<sub>1</sub>–h<sub>3</sub>, p<sub>1</sub>*. One pair of sacculi (*Sa*). Epimeral setal formula: 3–1–2–2. Three pairs of adanal setae; *ad<sub>2</sub>* located slightly anterolateral to *ad<sub>1</sub>, ad<sub>3</sub>* distanced from anal aperture. Two oblique ridges fused posteriorly anal aperture into sharp angle. Leg solenidion  $\phi$  on tibia IV terminating in flattened disc.

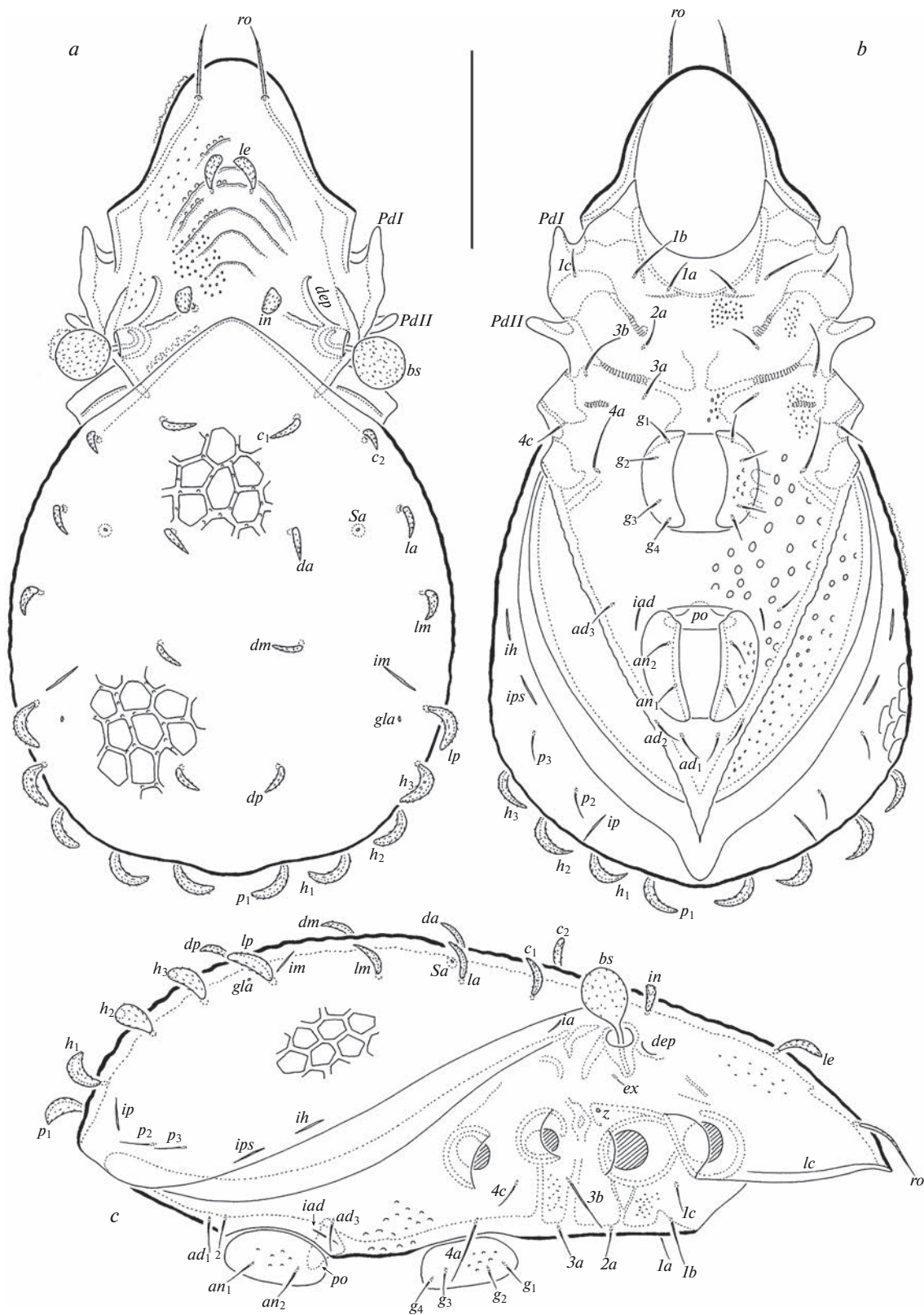
**Description. Measurements.** Body length: 210 (holotype), 210–225 (male paratypes), 225–232 (female paratypes); notogaster width: 105 (holotype), 97–105 (male paratypes), 120–135 (female paratypes).

**Integument.** Body brown, covered by thin layer of gel-like cerotegument, comprising tubercles. Prodorsum and epimeral region minutely and densely foveolate; medial part of prodorsum with transverse and oblique rugosities; notogaster with polygonal pattern comprising large cells; medial part of anogenital region with comparatively large foveolae (up to 6); subcapitular mentum and gena, genital and anal plates and lateral part of anogenital region with minute and medium-sized foveolae.

**Prodorsum.** Rostrum broadly rounded. Rostral seta (20–22) setiform, barbed; lamellar and interlamellar setae (11–15) phylliform, acuminate, barbed; exobothridial seta (4) setiform, thin, smooth; bothridial seta (22–26) capitate, barbed. Distinct concavity anterior to bothridium.

**Notogaster.** Anterior notogastral margin medially triangular, narrowly rounded. Setae *c<sub>1</sub>, c<sub>2</sub>, da, la, dm, dp* (11–13), *lm* (11–15), *lp, h<sub>1</sub>–h<sub>3</sub>, p<sub>1</sub>* (15–19) phylliform, acuminate, barbed; *p<sub>2</sub>, p<sub>3</sub>* (7–9) setiform, slightly roughened. One pair of sacculi (*Sa*) observed. Opisthonotal gland opening and all lyrifissures well visible.





**Fig. 1.** *Fenichelia arborea* sp. n., adult (gnathosoma and legs not shown): *a* – dorsal view, *b* – ventral view, *c* – right lateral view. Scale bar 50  $\mu$ m.



**Fig. 2.** *Fenichelia arborea* sp. n., adult: *a* – posterior view; *b* – subcapitulum, ventral view; *c* – palp, left, paraxial view; *d* – chelicera, left, paraxial view; *e* – leg I, left, paraxial view; *f* – leg IV, left, antiaxial view. Scale bar ( $\mu\text{m}$ ): *a* – 50; *b*–*d* – 10; *e*, *f* – 20.

**Table 1.** Leg setation and solenidia of adult *Fenichelia arborea* sp. n.

| Leg | <i>Tr</i> | <i>Fe</i>          | <i>Ge</i>    | <i>Ti</i>        | <i>Ta</i>                                                             |
|-----|-----------|--------------------|--------------|------------------|-----------------------------------------------------------------------|
| I   | $v'$      | $d, l', bv'', v''$ | $l', \sigma$ | $(l), (v), \phi$ | $(fi), (tc), (it), (p), (u), (a), s, \varepsilon, \omega_1, \omega_2$ |
| II  | $v'$      | $d, l', bv'', v''$ | $l', \sigma$ | $(l), (v), \phi$ | $fi', (tc), (it), (p), (u), (a), s, \omega$                           |
| III | $l', v'$  | $d, l', ev'$       | $l'$         | $l', (v), \phi$  | $(fi), (tc), (p), (u), (pv)$                                          |
| IV  | $v'$      | $d, ev'$           | $d, l'$      | $l', (v), \phi$  | $ff'', (tc), (p), (u), (pv)$                                          |

Notes. Roman letters refer to normal setae, Greek letters – to solenidia (except  $\varepsilon$  = famulus). Single prime (') marks setae on the anterior and double prime (") – setae on the posterior side of a given leg segment. Parentheses refer to a pair of setae.

*Gnathosoma*. Subcapitulum size: 45–49 × 37–41; all subcapitular setae (11) setiform, thin, roughened; both adoral setae (6) setiform, slightly barbed. Palp length: 37–41; postpalpal seta (4) spiniform, slightly roughened. Chelicera length: 49–52; setae (*cha*: 17–19; *chb*: 11) setiform, barbed.

*Epimeral region*. Epimeral setal formula: 3–1–2–2; setae (*1b*, *3b*, *4a*: 19–26; others: 7–9) setiform, thin, slightly roughened.

*Anogenital region*. Genital, anal and adanal (three pairs) setae (7–9) setiform, slightly roughened;  $ad_2$  located slightly anterolateral to  $ad_1$ ,  $ad_3$  distanced from anal aperture. Adanal lyrifissure distinct.

*Legs*. Median and lateral claws strong, slightly barbed on dorsal side. Tarsal pulvillus comparatively long. All tibiae with anterodorsal apophysis bearing solenidium. Dorsoparaxial porose area on femora I, II and on trochanters III, IV; proximal porose area on bulge of femora III, IV; proximoventral porose area on tarsi I–IV with; ventrodistal porose area on tibiae I–IV not observed. Formulas of leg setation and solenidia: I (1–4–1–4–14) [1–1–2], II (1–4–1–4–12) [1–1–1], III (2–3–1–3–10) [0–1–0], IV (1–2–2–3–9) [0–1–0]; homology of setae and solenidia indicated in Table 1. Solenidia  $\omega_2$  on tarsus II and  $\phi_2$  on tibia I not observed; solenidia  $\omega_1$ ,  $\omega_2$  on tarsus I and  $\omega$  on tarsus II long, setiform;  $\phi$  on tibiae I, II and IV very long, subflagellate;  $\phi$  on tibia III and  $\sigma$  on genua I, II medium-sized, bacilliform;  $\phi$  on tibia IV terminating in flattened disc.

**Comparison.** *Fenichelia arborea* sp. n. is similar to *Fenichelia biroi* Balogh 1970 in having notogastral saccules and a notogaster with polygonal pattern comprising large cells. However, the new species differs from *F. biroi* in: smaller body size (210–232 × 97–135 versus 304 × 157); presence (versus absence) of rugosities in the medial part of the prodorsum; the length of notogastral setae  $c_1$ ,  $c_2$ ,  $da$ ,  $la$ ,  $dm$ ,  $lm$ ,  $dp$  (shorter than  $lp$ ,  $h_1$ – $h_3$ ,  $p_1$  versus similar to  $lp$ ,  $h_1$ – $h_3$ ,

$p_1$ ); ornamentation of anogenital region (foveolate versus rugose); presence of three (versus two) pairs of adanal setae ( $ad_3$  present in the new species).

**Etymology.** The specific epithet *arborea* is Latin for “tree” and alludes to the habitat of the new species.

## GENERAL REMARKS

The monotypic genus *Porofenichelia* was described by Mahunka (1985), with *Porofenichelia porosa* Mahunka 1985 as type species. It differs from the related genus *Fenichelia* mostly in the presence of notogastral porose areas instead of sacculi. The generic diagnosis has been supported by several authors (e.g., Balogh, Balogh, 1998; Norton, Behan-Pelletier, 2009). Subías (2004) synonymized *Porofenichelia* with *Fenichelia*. We support his opinion because both genera are morphologically very similar in their main characters. Also, the presence of a different octotaxic system within the same genus is known in other genera of Oribatida (e.g., *Anachipteria* Grandjean 1932; *Peloptulus* Berlese 1908; *Oribatella* Banks 1895).

## KEY TO SPECIES OF *FENICHELIA*

1 Prodorsum and anogenital region polygonate; notogaster with porose areas (sacculi absent); notogastral setae  $p_1$ ,  $p_2$  and adanal setae  $ad_1$ ,  $ad_2$  phylliform; body length: 324 ..... *Fenichelia porosa* (Mahunka 1985)

– Prodorsum and anogenital region not polygonate; notogaster with sacculi (porose areas absent); notogastral setae  $p_1$ ,  $p_2$  and adanal setae  $ad_1$ ,  $ad_2$  setiform ..... 2

2 Interbothridial region with one transverse and two oblique strong ridges forming trapezoid structure; anterior notogastral margin medially broadly rounded; notogastral polygonate cells of notogaster small;

body length: 322 ..... *Fenichelia latipilosa* Mahunka 1982

– Interbothridial region without ridges forming trapezoid structure; anterior notogastral margin medially triangular; notogastral polygonate cells of notogaster large ..... 3

3 Medial part of prodorsum with rugosities; notogastral setae  $c_1$ ,  $c_2$ ,  $da$ ,  $la$ ,  $dm$ ,  $lm$ ,  $dp$  shorter than  $lp$ ,  $h_1$ – $h_3$ ,  $p_1$ ; anogenital region foveolate; three pairs of adanal setae ( $ad_3$  present); body length: 210–232 ..... *Fenichelia arborea* sp. n.

– Medial part of prodorsum without rugosities; notogastral setae  $c_1$ ,  $c_2$ ,  $da$ ,  $la$ ,  $dm$ ,  $lm$ ,  $dp$ ,  $lp$ ,  $h_1$ – $h_3$ ,  $p_1$  similar in length; anogenital region rugose; two pairs of adanal setae ( $ad_3$  absent); body length: 304 ..... *Fenichelia biroi* Balogh 1970

#### DISTRIBUTION AND HABITAT OF *FENICHELIA*

Species of *Fenichelia* are collectively known from the Australasian, Afrotropical and Oriental regions; three species (out of four) have a highly circumscribed geographic distribution, i.e., they are endemic to a single country.

*Fenichelia biroi* was collected from New Guinea (from a thin layer of litter and roots in an alpine forest; Balogh, 1970). *Fenichelia latipilosa* was described from Ethiopia (from decaying wood in an alpine forest; Mahunka, 1982); also, this species was recorded from Zaire (from woodland and dense forest soil; Noti et al., 1996). *Fenichelia porosa* was registered from South Africa (from moss; Mahunka, 1985). A new species (*F. arborea*) has been collected from Vietnam (canopy branches of *Dipterocarpus alatus* in a tropical forest; data from this paper).

According to the data summarized above, three representatives of *Fenichelia* (*F. biroi*, *F. latipilosa*, *F. porosa*) prefer to inhabit soil/litter/moss microhabitats; one species (*F. arborea*) is arboreal.

#### ACKNOWLEDGEMENTS

We cordially thank Dr. Alexey A. Kudrin (Institute of Biology of the Komi Scientific Centre, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Syktyvkar, Russia) for sampling assistance; Dr. Denis V. Sharapov (Tyumen State University, Tyumen, Russia) for English language editing; and the staff of the Cat Tien National Park for their support during fieldwork. The work was performed within the framework of the Joint Russian-Vietnamese Biological Expedition, financially supported by the Russian Academy of Sciences. The collection of materials was conducted under the Agreement № 505/HĐ about scientific cooperation between the Cat Tien National Park and the Joint Russian-

Vietnamese Tropical Research and Technological Center. The study was partially supported by the cooperative agreement No. FEWZ-2021-0004 from the Russian Ministry of Science and Higher Education.

#### REFERENCES

- Balogh J., 1970. New oribatids (Acari) from New Guinea. II // Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae. V. 16. № 3–4. P. 291–344.
- Balogh J., Balogh P., 1998. On the family Micreremidae Grandjean, 1954 (Acari, Oribatei) // Opuscula Zoologica Budapest. V. 31. P. 17–23.
- Behan-Pelletier V.M., Walter D.E., 2007. *Phylleremus* n. gen. from leaves of deciduous trees in eastern Australia (Oribatida: Licneremaeoidea) // Zootaxa. V. 1386. P. 1–17.
- Behan-Pelletier V.M., Eamer B., Clayton M., 2005. Dendroeremaeidae n. fam., from forest trees in Western North America (Acari: Oribatida: Licneremaeidae) // Acarologia. V. 45. № 4. P. 321–339.
- Ermilov S.G., 2020. First record of the genus *Lamellarea* (Acari, Oribatida, Lamellareidae) from the Neotropical region // Ecologica Montenegrina. № 27. P. 74–79.
- Mahunka S., 1982. Oribatids from the Eastern Part of the Ethiopian Region (Acari) I // Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae. V. 28. № 3–4. P. 293–336.
- Mahunka S., 1985. Oribatids from Africa (Acari: Oribatida) II // Folia Entomologica Hungarica. V. 46. № 1. P. 73–113.
- Norton R.A., 1977. A review of F. Grandjean's system of leg chaetotaxy in the Oribatei (Acari) and its application to the family Damaeidae // In: Dindal D.L., editor. Biology of oribatid mites. Syracuse: SUNY College of Environmental Science and Forestry. P. 33–61.
- Norton R.A., Behan-Pelletier V.M., 2009. Oribatida // A Manual of Acarology (TX). Lubbock: Texas Tech University Press. P. 430–564.
- Noti M.I., Andre H., Dufrene M., 1996. Soil oribatid mite communities (Acari: Oribatida) from high Shaba (Zaire) in relation to vegetation // Applied Soil Biology. V. 5. № 1. P. 81–96.
- Salavatulin V., 2019. Microhabitat distribution of arboreal oribatid mites (Oribatida), associated with the Siberian pine (*Pinus sibirica*) of Western Siberia // Experimental and Applied Acarology. V. 78. P. 469–483.
- Sitnikova L.G., 1975. The family Micreremidae Grandjean, 1954 // In: Ghilyarov M.S., editor. Key to Soil Inhabiting Mites. Sarcopitiformes. Moscow: Nauka Press. P. 240–242.
- Subías L.S., 2004. Listado sistemático, sinónimo y biogeográfico de los ácaros oribátidos (Acariformes, Oribatida) del mundo (1758–2002) // Graellsia. № 60. P. 3–305.



## К ИЗУЧЕНИЮ ПАНЦИРНЫХ КЛЕЩЕЙ РОДА *FENICHELLA* BALOGH 1970 (ACARI, ORIBATIDA, MICREREMIDAE)

С. Г. Ермилов<sup>1, \*</sup>, В. М. Салаватулин<sup>1, 2, \*\*</sup>

<sup>1</sup>Тюменский государственный университет, Тюмень, 625003 Россия

<sup>2</sup>Совместный Российско-Вьетнамский Тропический научно-исследовательский и технологический центр,  
Южное отделение, Хошимин, Вьетнам

\*e-mail: ermilovacari@yandex.ru

\*\*e-mail: v.salavatulin@gmail.com

Род *Fenichelia* (Oribatida, Micreremidae) впервые зарегистрирован в Ориентальной области. Описан новый вид (*Fenichelia arborea* sp. n.), собранный с ветвей дерева *Dipterocarpus alatus* в национальном парке Кат Тьен, Вьетнам. Впервые для рода представлены описание морфологии ротового аппарата и идентификация щетинок и соленидиев ног. Приведены родовой диагноз, идентификационный ключ, распространение и местообитание для известных видов *Fenichelia*.

**Ключевые слова:** арбореальные клещи, таксономия, родовой диагноз, морфология, идентификационный ключ, распространение, местообитание, Национальный парк Кат Тьен, Вьетнам

УДК 595.62(471.50)

## ПЕРВАЯ НАХОДКА МНОГОНОЖКИ *CRYPTOPS HORTENSIS* (DONOVAN 1810) (SCOLOPENDROMORPHA, CRYPTOPIDAE) В ПРИУРАЛЬЕ

© 2023 г. Г. Ш. Фарзалиева<sup>а</sup>, \*, Е. С. Вилкова<sup>а</sup>, \*\*

<sup>а</sup>Пермский государственный национальный исследовательский университет,  
Пермь, 614068 Россия

\*e-mail: g.farzalieva@yandex.ru

\*\*e-mail: kvilkova2001@gmail.com

Поступила в редакцию 09.09.2023 г.

После доработки 15.10.2023 г.

Принята к публикации 16.10.2023 г.

Вид *Cryptops hortensis* (Donovan 1810), а также семейство Cryptopidae и отряд Scolopendromorpha, к которым этот вид принадлежит, впервые отмечены в Приуралье. Находки этого вида в Приуралье и азиатской части России были сделаны в теплицах. Приведены краткое иллюстрированное описание, замечания по распространению и карта находок *C. hortensis* в России.

**Ключевые слова:** Cryptopidae, *Cryptops hortensis*, новая находка, оранжерея, биологическая инвазия, Приуралье, распространение

**DOI:** 10.31857/S0044513423120061, **EDN:** HРВНТУ

В мировой фауне насчитывается около 700 видов отряда Scolopendromorpha (Edgecombe, Bonato, 2011). Наибольшее разнообразие отряда наблюдается в тропических и субтропических регионах. Фауна умеренных областей значительно беднее. Большая ее часть — это представители семейства Cryptopidae (Залеская, Шилейко, 1991). В фауне России отмечено шесть видов сколопендровых: *Scolopendra canidens* Newport 1844, *S. cingulata* Latreille 1829, *Otostigmus scaber* Porat 1876, *Cryptops caucasicus* Verhoeff 1934, *C. anomalans* Newport 1844 и *C. hortensis* (Donovan 1810) (Залеская, Шилейко, 1991; Zaleskaja, Schileyko, 1992). Последний вид, в отличие от подавляющего большинства сколопендровых многоножек, имеющих ограниченные ареалы, широко распространен по всему миру.

Сведения о распространении *C. hortensis* на территории России носят фрагментарный характер. В европейской части России данный вид обитает на юге Московской обл., в Краснодарском и Ставропольском краях, на Кавказе (Залеская, Шилейко, 1991; Zaleskaja, Schileyko, 1992; Сигида, Зуев, 2016; Zuev, 2016). В азиатской части России *C. hortensis* был обнаружен в теплицах Сибирского Ботанического сада (г. Томск) и в г. Барнаул (Nefediev et al., 2016) (рис. 1). Такое расширение первоначальных ареалов известно для инвазивных видов, случайно занесенных с сельскохозяй-

ственной продукцией или посадочным материалом (Алимов и др., 2004).

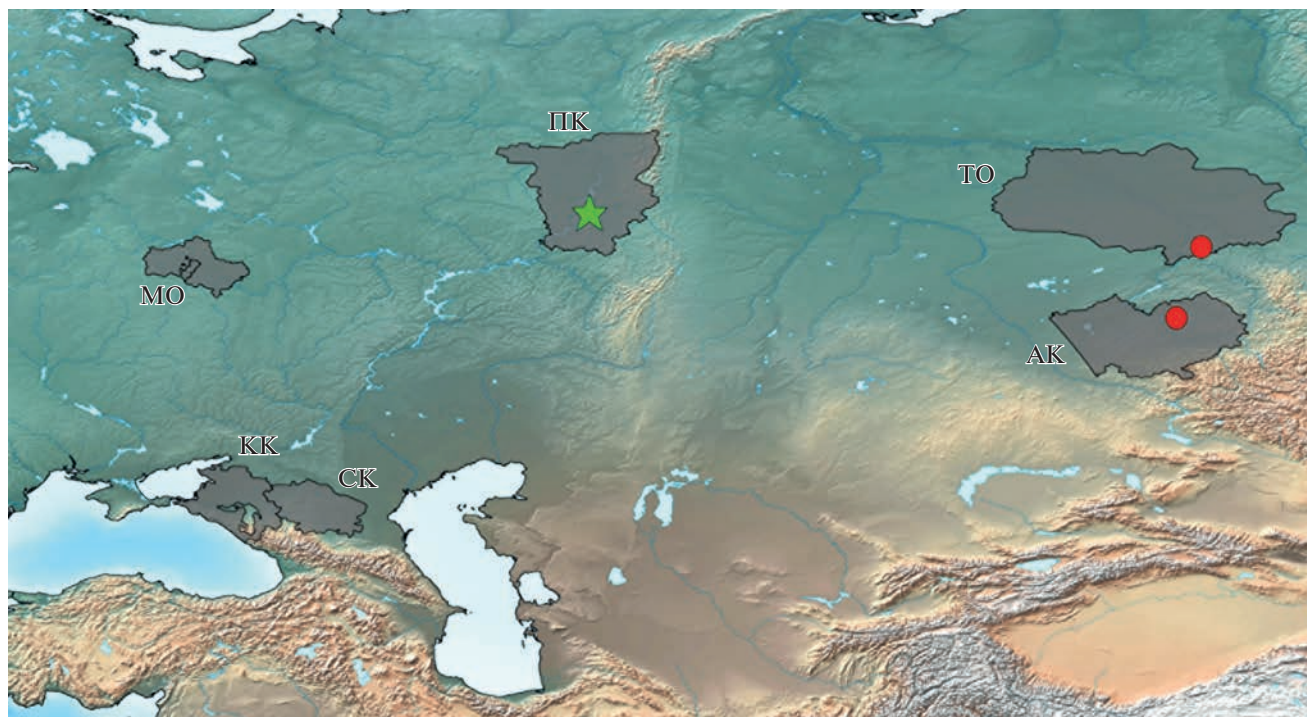
В небольшом материале из оранжерей Ботанического сада Пермского государственного национального исследовательского университета (ПГНИУ) обнаружен один экземпляр *C. hortensis*. Ранее в этих же оранжереях было обнаружено несколько новых для региона, явно инвазивных видов пауков (Plakkhina, Esysunin, 2022).

Материал хранится в коллекции ПГНИУ. Рисунки выполнены Е.С. Вилковой, фотографии изготовлены Г.Ш. Фарзалиевой при помощи фотокамеры Olympus OMD EM-10 с объективом M. Zuiko Digital ED 60 mm f/2.8 и микроскопа Zeiss Axio Imager.A2, в ведущей лаборатории микробных и клеточных технологий биологического факультета ПГНИУ.

### *Cryptops hortensis* (Donovan 1810) (рис. 2, 3)

Материал. 1 экз. г. Пермь, Ботанический сад ПГНИУ, теплица, секция “тропические растения”, под бетонной плиткой, 17.03.2022, В.Е. Ефимик.

Диагноз. Цвет тела оранжево-желтый (рис. 2А, 2В). Длина тела при фиксации в 75% этаноле около 17 мм. Головной щиток почти круглый, соотношение длины и ширины 1.1 : 1 (рис. 3А).



**Рис. 1.** Карта находок *Cryptops hortensis* в России: серые участки — административные области (АК — Алтайский край, МО — Московская область, ПК — Пермский край, КК — Краснодарский край, СК — Ставропольский край, ТО — Томская область). Синантропные находки: красные кружки — литературные данные, зеленая звездочка — новая находка.

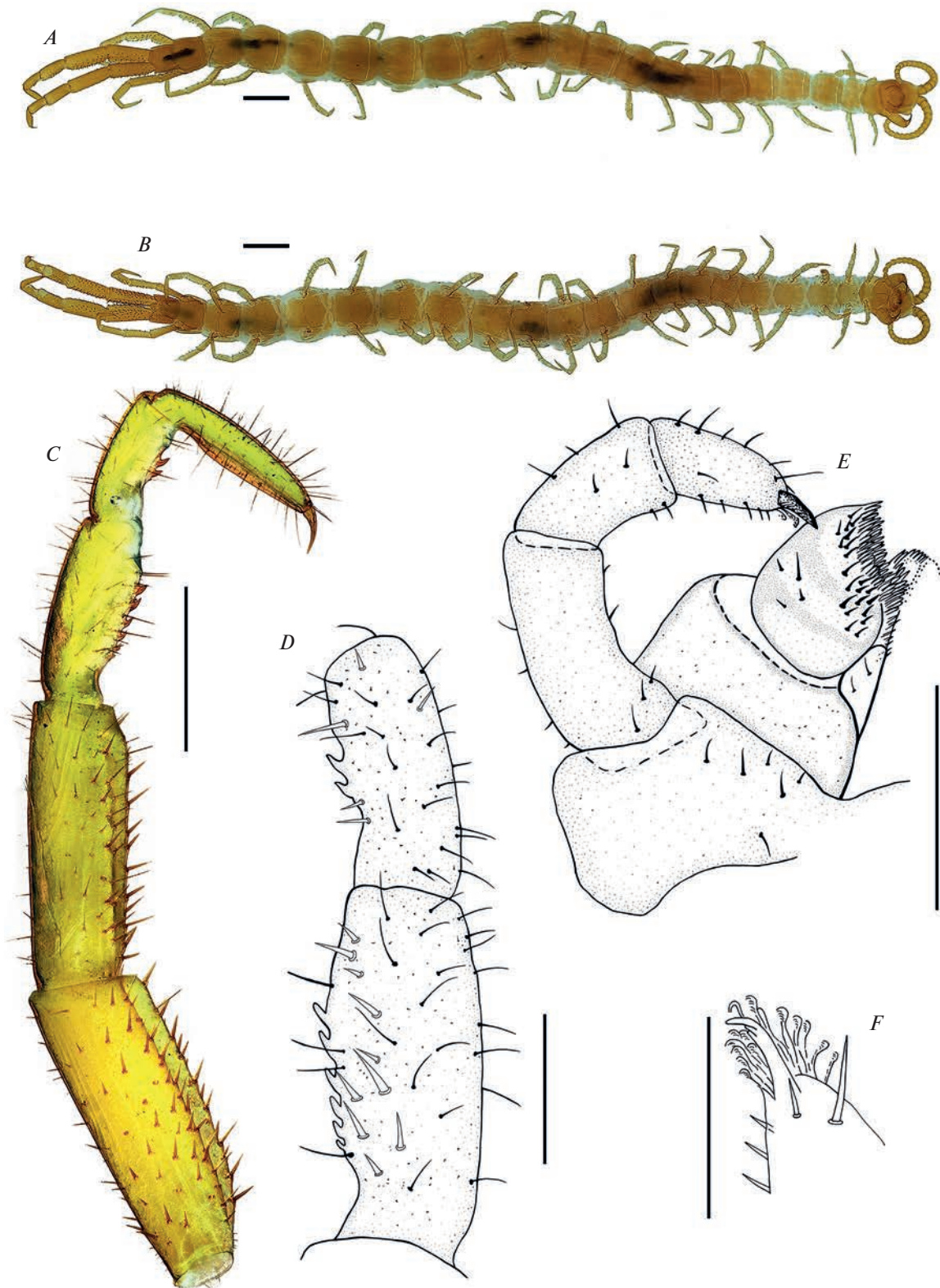
Антенны из 17 коротких сегментов (рис. 3С). Парамедиальные бороздки заметны в задней части тергита уже со 2-го сегмента, с 5-го по 20-й тергиты они становятся полными. Латеральные изогнутые бороздки более или менее выражены со 2-го по 19-й тергиты; поперечные бороздки — с 3-го по 20-й тергиты. Предбедро и бедро конечных ног с хорошо выраженной продольной бороздкой и толстыми щетинками; голень с шестью, первый членик лапки с двумя пальчатыми зубцами (рис. 2С, 2D). Длина члеников конечных ног, мм: предбедро 1.04, бедро 0.93, голень 0.58, лапка 1 0.56, лапка 2 0.56, коготок 0.16 мм. Коксоплевры с 30–32 мелкими порами (рис. 3D). Губа с одним медиальным зубом, задний край клипеуса с 8 короткими щетинками (рис. 3Е, 3F). Телоподит максиллы II с нижней коготковой шпорой и без коготка (рис. 2Е), щеточка на конце телоподита из крючкообразно загнутых полупрозрачных щетинок (рис. 2F). Ногочелюсть как на рис. 3В. Остальные морфологические характеристики как у Залесской и Шилейко (1991).

**З а м е ч а н и я.** Данный экземпляр имеет формулу конечной ноги  $6 + 2$ , что, согласно данным Залесской и Шилейко (1991), соответствует кавказскому подвиду *Cryptops hortensis paucidens* Latzel 1814.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Известен с Канарских о-вов, Мадейры, о-ва Святой Елены, из Африки

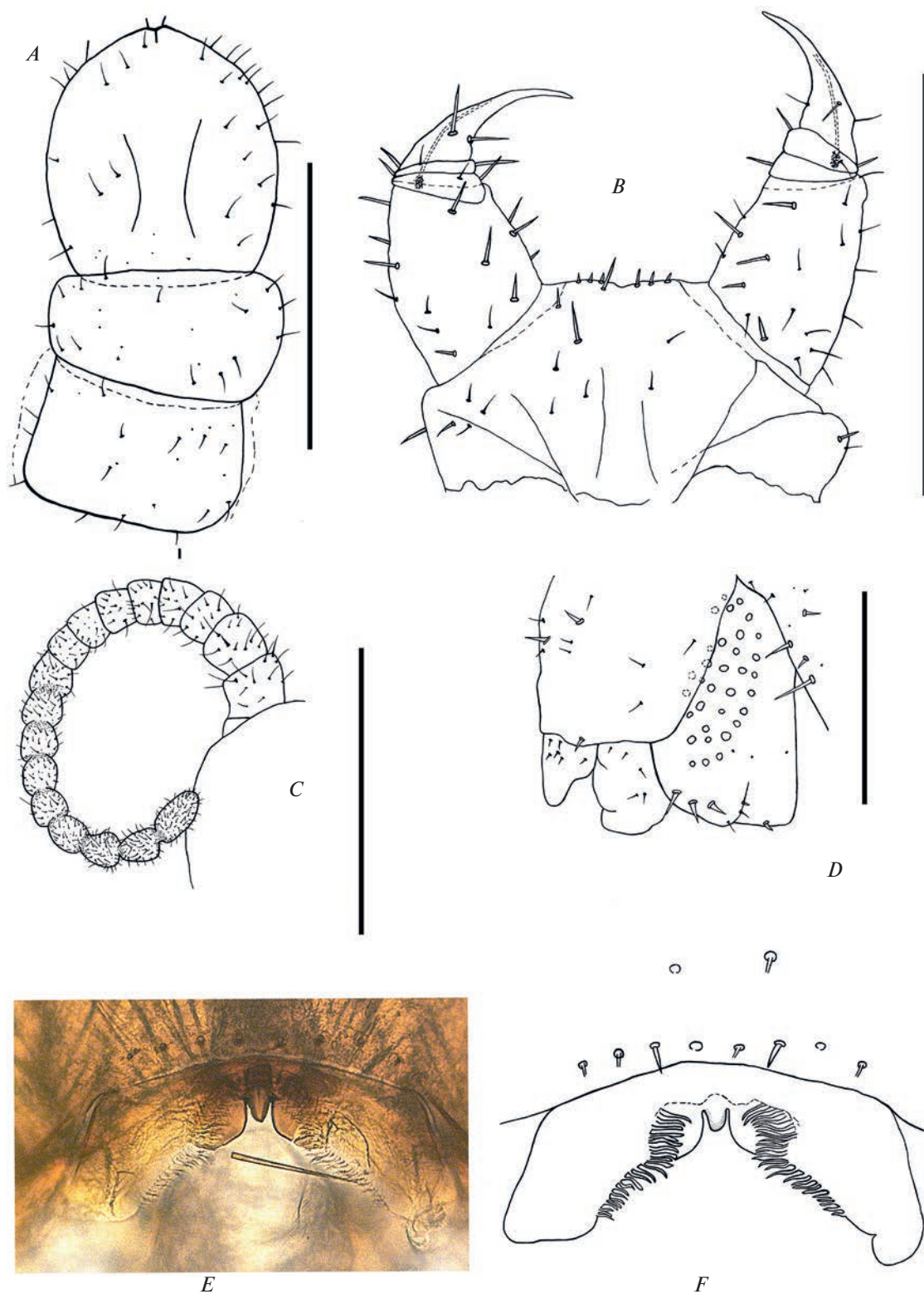
(Марокко), Закавказья (Армения, Азербайджан, Грузия), Средней Азии (Таджикистан, Туркменистан, Узбекистан), Тропической Азии (о-в Рождества), с Тасмании и из Европы (Португалия, Ирландия, Испания, Великобритания, Франция, Нидерланды, Норвегия, Германия, Швейцария, Италия, Дания, Корсика, Австрия, Чешская Республика, Словения, Хорватия, Польша, Босния и Герцеговина, Венгрия, Словакия, Черногория, Албания, Греция, Македония, Румыния, Болгария, Украина, Белоруссия, Турция). Синантропен в Скандинавии (Швеция, Финляндия). Известен из Северной Америки (Британская Колумбия) и Тихоокеанского региона (Гавайские о-ва) (Залеская, Шилейко, 1991; Zaleskaja, Schileyko, 1992; Bonato et al., 2016; Ostrovsky, 2018). В России вид распространен преимущественно в Предкавказье и на Северном Кавказе. Все находки этого вида в России восточнее Пермского края сделаны исключительно в закрытом грунте (рис. 1). На современном этапе ареал *C. hortensis* можно охарактеризовать как космополитный, с учетом синантропных находок.

**З а к л ю ч е н и е.** Формально новыми для Приуралья являются отряд, семейство и вид *Cryptops hortensis* (Donovan 1810) (Scolopendromorpha, Cryptopidae).



**Рис. 2.** Детали строения *Cryptops hortensis*: *A* — общий вид, дорсально; *B* — то же, вентрально; *C* — конечная нога, латерально; *D* — голень и первый членик лапки, латерально; *E* — левая часть максилл I и II, снаружи; *F* — вершина телоподита максилл II, изнутри. Масштаб, мм: *A*, *B* — 1; *C* — 0.5; *D*, *E* — 0.25; *F* — 0.1.





**Рис. 3.** Детали строения *Cryptops hortensis*: *A* – головной щиток и первых два тергита, дорсально; *B* – ногочелюсть, снаружи; *C* – левая антенна, дорсально; *D* – задняя часть тела, латероventрально; *E, F* – верхняя губа, снаружи. Масштаб, мм: *A–C* – 1, *D* – 0.5. *E, F* – без масштаба.

# БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю признательность А.А. Шилейко (Зоологический музей МГУ, Москва) и С.И. Головачу (ИПЭЭ РАН, Москва) за научные консультации.

# СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алимов А.Ф., Богуцкая Н.Г., Орлова М.И., Паевский В.А., Резник С.Я., 2004. Антропогенное распространение видов животных и растений за пределы исторического ареала: процесс и результат // Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 16–43.
- Залеская Н.Т., Шилейко А.А., 1991. Сколопендровые многоножки (Chilopoda, Scolopendromorpha). М.: Наука. 102 с.
- Сигида С.И., Зуев Р.В., 2016. Структура населения членистоногих – обитателей поверхности почвы (герпетобий, хортобий) в условиях г. Ставрополя // Якаевские чтения. Сборник материалов Международной науч.-практ. конференции “Современные научные исследования: исторический опыт и инновации”. Краснодар: Академия маркетинга и социально-информационных технологий. С. 190–198.
- Bonato L., Chagas A.Jr., Edgecombe G.D., Lewis J.G.E., Minelli A., Pereira L.A., Shelley R.M., Stoev P., Zapparoli M., 2016. ChiloBase 2.0 – A World Catalogue of Centipedes

- (Chilopoda). Available online at <http://chilobase.biologia.unipd.it> (accessed 9 May 2016).
- Edgecombe G.D., Bonato L., 2011. Chilopoda – Taxonomic review. Order Scolopendromorpha // Minelli A. (ed.). Treatise on Zoology – Anatomy, Taxonomy, Biology. The Myriapoda. V.1. Leiden–Boston: Brill. P. 392–407.
- Nefediev P.S., Tuf I.H., Dyachkov Yu.V., 2016. First record of *Cryptops (Cryptops) hortensis* (Donovan 1810) in southwestern Siberia, Russia (Chilopoda: Scolopendromorpha: Cryptopidae) // Biological Bulletin of Bogdan Chmelnytskyi Melitopol State Pedagogical University. V. 6. № 2. P. 107–109.
- Ostrovsky A.M., 2018. The first record of *Cryptops hortensis* (Donovan, 1810) (Chilopoda: Scolopendromorpha: Cryptopidae) in Belarus // Arthropoda Selecta. V. 27. № 1. P. 1–2.
- Plakkhina E.V., Esyunin S.L., 2022. New data on introduced spider species (Arachnida: Aranei) from the Urals // Arthropoda Selecta. V. 31. № 3. P. 363–371.
- Zalasskaja N.T. Shileyko A.A., 1992. The distribution of Scolopendromorpha in the USSR (Chilopoda) // Meyer E., Thaler K., Schedl W. (eds). Advances in Myriapodology. Berichte des Naturwissenschaftlich-Medizinischen Vereins in Innsbruck. Suppl. 10. P. 367–372.
- Zuev R.V., 2016. Centipedes (Chilopoda) from the Stavropol Territory, northern Caucasus, Russia // Arthropoda Selecta. V. 25. № 1. P. 23–38.

## FIRST RECORD OF *CRYPTOPS HORTENSIS* (DONOVAN 1810) (SCOLOPENDROMORPHA, CRYPTOPIDAE) IN THE CIS-URALS

G. Sh. Farzalieva<sup>1, \*</sup>, E. S. Vilkova<sup>1, \*\*</sup>

<sup>1</sup>Perm State University, Perm, 614068 Russia

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

\*\*e-mail: [kvilkova2001@gmail.com](mailto:kvilkova2001@gmail.com)

The species *Cryptops hortensis* (Donovan 1810), as well as the family Cryptopidae and the order Scolopendromorpha to which it belongs, were first discovered in the Urals. All records of this species in the Cis-Urals and in the Asian part of Russia were made in greenhouses. Distribution notes are given, and all records of *Cryptops hortensis* in Russia are mapped.

**Keywords:** Cryptopidae, *Cryptops hortensis*, new record, greenhouse, biological invasion, Cis-Urals, distribution

УДК 595.713:591.5(470.65)

## ФОРМИРОВАНИЕ СООБЩЕСТВ КОЛЛЕМБОЛ (HEXARODA, COLLEMBOLA) ПРИ ОТСТУПАНИИ ЦЕЙСКОГО ЛЕДНИКА (СЕВЕРНАЯ ОСЕТИЯ – АЛАНИЯ)

© 2023 г. М. Д. Антипова<sup>а, \*</sup>, А. Б. Бабенко<sup>а, \*\*</sup>

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

\*e-mail: antimar.2410@gmail.com

\*\*e-mail: lsdс@mail.ru

Поступила в редакцию 29.09.2023 г.

После доработки 04.10.2023 г.

Принята к публикации 05.10.2023 г.

Изучены сукцессионные смены населения коллембол (=ногохвосток) по мере отступления Цейского ледника в пределах десяти участков возрастом от 1 до 170 лет на высотах от 2336 до 2071 м над ур. м. Участки охватывали основные стадии зарастания поверхности: от голого грунта, через травянисто-кустарниковую стадию до смешанного, а затем зрелого соснового леса. Показано, что коллемболы из рода *Desoria*, представленные специфичным обитателем открытого каменисто-песчаного грунта у самого подножия ледника, появляются уже в течение первого года после отступления льда. В течение первых 7–14 лет сукцессии происходят быстрые смены населения, и состав группировок неоднократно меняется. На травянисто-кустарниковой стадии зарастания поверхности (14 лет) наблюдается резкое увеличение как численности, так и видового разнообразия коллембол, однако своего максимального уровня эти значения достигают на самых поздних стадиях. С этого момента основу населения коллембол составляют эвритопные виды с широкими ареалами, принадлежащие, как правило, к эуэдафической и гемизадафической группам жизненных форм, а сукцессия постепенно замедляется. Примерно через 100 лет комплексы коллембол становятся сопоставимыми по уровню разнообразия с таковыми в развитых сообществах горно-лесного пояса региона, хотя их состав и структура обладают выраженным локальным характером. Проведенное сравнение с аналогичными зарубежными исследованиями показало, что состав перигляциальных группировок коллембол на сопоставимых по возрасту участках демонстрирует высокий уровень региональной специфики.

**Ключевые слова:** ногохвостки, первичная сукцессия, пионерные виды, перигляциальный ландшафт, Кавказ

DOI: 10.31857/S0044513423120036, EDN: GRRFPH

Уже более века глобальные климатические изменения приводят к повсеместному таянию горных ледников (Roe et al., 2017; Hock et al., 2019; Zemp et al., 2019). Регион Большого Кавказа не является исключением: было показано, что за последние 20 лет общая площадь его оледенения сократилась на 23%, и все ледники находятся в стадии отступления (по 10–20 м/год) (Tielidze et al., 2022). В результате этого процесса открываются обширные и практически безжизненные поверхности, которые становятся доступными для заселения разными группами организмов. На сегодняшний день существует комплекс методик (дистанционное зондирование, лихенометрия, дендрохронология, картография), которые позволяют получить точные сведения о положении границ ледников для разных временных срезов (Бушуева, Соломина, 2012; Бушуева, 2013; Бушуе-

ва и др., 2015; Solomina et al., 2022). Эти данные о хронологии отступления ледников отражают точный возраст той или иной территории после дегляциации, а значит, и максимальный возраст экосистем. Подобные участки представляют собой удобную модель для изучения первичных сукцессий и механизмов формирования биотических сообществ (Hågvær et al., 2020; Ficetola et al., 2021).

Пионерные сообщества самых ранних стадий постгляциальных сукцессий, еще до появления растительности, как правило, представлены преимущественно хищными членистоногими, которые существуют за счет аллохтонных источников пищи, привносимых на эти участки с окружающих территорий. Такое радикальное нарушение классических правил трофической пирамиды, со сдвигом в сторону гетеротрофной фазы, получило название “predators first paradox” (Hodkinson et al.,

2002). За последние десятилетия было, однако, выяснено, что еще одними претендентами на роль первопоселенцев, заселяющих поверхности уже в первые несколько лет, являются клещи (Acari) (Skubała, Gulvik, 2005; Seniczak et al., 2006; Hågvar et al., 2009) и коллемболы (Collembola), они же ногохвостки (Hågvar, 2010; Hågvar et al., 2020; Hågvar, Gobbi, 2022; Valle et al., 2021, 2022). Изучение содержимого кишечника пионерных видов жуков и пауков на ледниках выявило значительный вклад коллембол в рацион их питания (König et al., 2011; Raso et al., 2014; Sint et al., 2019). Во всех исследованных перигляциальных территориях Европы, включая как высокогорные, так и арктические экосистемы, коллемболы были обнаружены на самых ранних этапах сукцессии (Kaufmann et al., 2002; Hodkinson et al., 2004; Hågvar, 2010; Hågvar et al., 2020). Раннее появление коллембол на поверхностях, недавно освободившихся от льда, обычно связывают с их экологической пластичностью и высоким потенциалом к расселению, включая воздушный перенос и активную миграцию (Hawes, 2008; Hawes et al., 2007; Flø, Hågvar, 2013). В дальнейшем этот факт даже послужил основанием для формулировки специального принципа “The Collembola first” (Hågvar, Gobbi, 2022). Осваивая открытые после таяния льда поверхности, коллемболы не только способствуют процессам минерализации и гумификации, но и, по всей видимости, поддерживают жизнедеятельность популяций пионерных хищников, тем самым играя ключевую роль в развитии пионерных экосистем. Вместе с тем данные об участии коллембол в сукцессионных процессах на перигляциальных поверхностях едва ли можно считать полными. На Кавказе, да и в России в целом, подобные исследования ранее не проводились.

Основная цель настоящей работы — описание разновозрастных группировок коллембол, сформировавшихся у подножия Цейского ледника (Кавказ, Северная Осетия) при его отступании. При этом решались две основные задачи: (1) выявление состава и специфики пионерных группировок и (2) анализ характера и скорости сукцессионных изменений, а также особенностей группировок коллембол в разновозрастных биотопах в диапазоне от 1 до 170 лет.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКА

### Район исследования

Долинный ледник Цей, расположенный на северном склоне Большого Кавказа, не только является одним из крупнейших ледников Северной Осетии, но и одним из самых низко опускающихся на Кавказе. По данным Бушуевой (2013), в 2007 г. его длина достигала 8.9 км, а площадь составляла

12 км<sup>2</sup>. Однако ледник находится в стадии деградации, по крайней мере, с середины XIX века и к 2020 г. его язык отступил приблизительно на 1.8 км. В последнее время скорость его таяния, похоже, увеличилась, и за период с 11.09.2020 по 23.06.2021 он отступил на целых 15.6 м (Северо-Осетинский Центр по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды, запрос от 07.07.2021).

### Пробные участки

Выбор конкретных участков для работ был основан на специально подготовленной карте, отражающей динамику отступления Цейского ледника (рис. 1). Данная карта была составлена И.С. Бушуевой (Институт географии РАН) на базе многолетних исследований ледников Северного Кавказа (Бушуева, Соломина, 2012; Бушуева, 2013 и др.) и современных спутниковых снимков. Датированные стадии отступления Цейского ледника охватывали период с середины XIX века до 2020 г.

На этой территории возрастом от 0 до примерно 170 лет, именуемой в дальнейшем перигляциальной зоной, были выбраны 10 пробных участков (I–X), охватывающих основные стадии первичной сукцессии растительного покрова: от практически голого грунта у самого подножия ледника через “луговую” и “кустарниковую” стадии до смешанного, а затем зрелого соснового (*Pinus sylvestris* ssp. *hamata*) леса (табл. 1, рис. 2–3). Участки располагались в диапазоне высот от 2071 до 2336 м над ур. м. Дополнительно были обследованы два леса, расположенные вне датированных участков ниже по склону: кленовый (*Acer trautvetteri*), выросший на месте сошедшего около 70 лет назад селевого вала реки Медик (участок IX, 1984 м над ур. м.) и буковый (*Fagus orientalis*) (1865 м над ур. м.).

### Сбор материала

Работы в Цейском ущелье были проведены в июле 2021 г. в рамках комплексных работ по изучению первичных сукцессий членистоногих в перигляциальных ландшафтах Северного Кавказа. Для сбора коллембол был использован набор стандартных почвенно-зоологических методик. Крупные подстилочные и атмобиотические формы отлавливали с помощью ловушек (пластиковые стаканы объемом 200 мл и диаметром 6.5 см) в течение 10 дней. Для этого на каждом из выбранных участков, кроме букового леса, было установлено по 15 ловушек, заполненных на треть водой, которые проверяли через день. Общий объем сборов составил 1470 ловушко/суток; часть ловушек на наиболее молодых участках в силу естественных (обрушение льда, затопление) или антропогенных причин временами не “работала”.



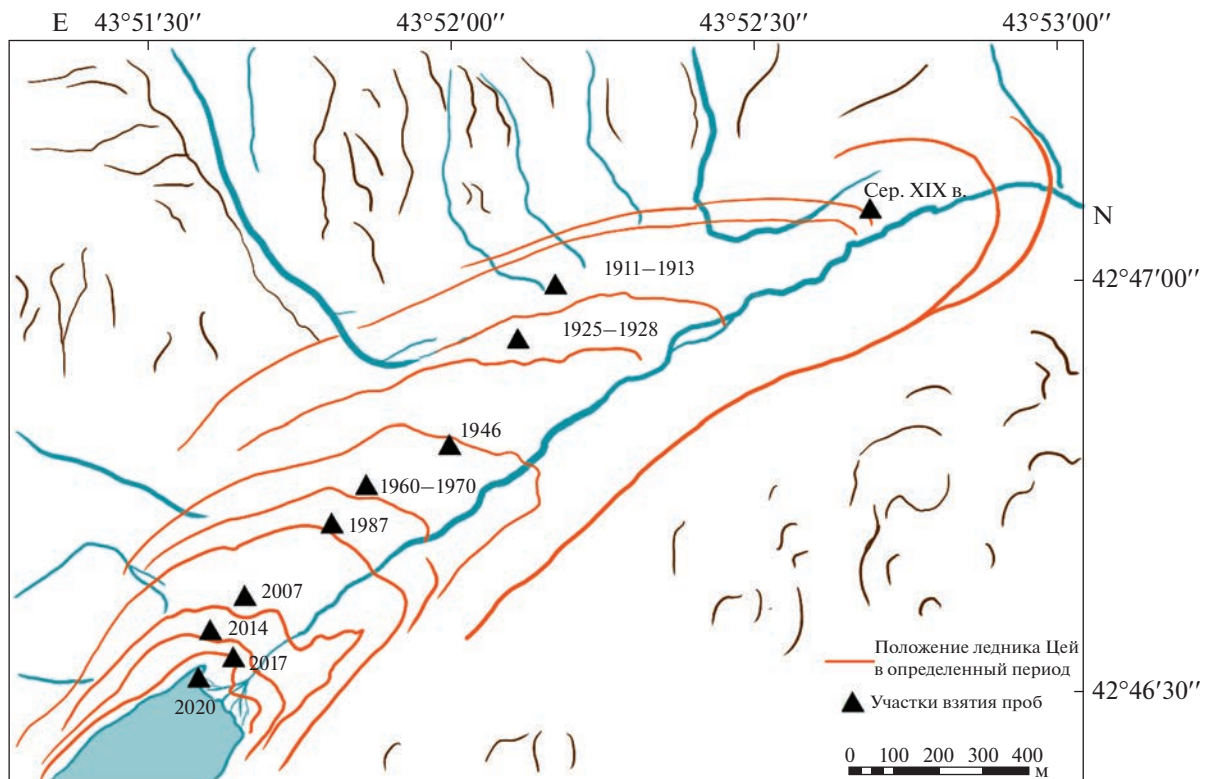


Рис. 1. Карта верховий Цейского ущелья с указанием на положение края ледника в разный период (авт. И.С. Бушуева).

Для оценки плотности и состава почвенного населения применяли эклекторный метод. В самом конце экспедиционных работ на пробных участках (I–X) были отобраны почвенные монолиты размером  $5 \times 5 \times 5$  см. Повторность для первых двух участков была 8-кратная, во всех остальных случаях было отобрано по 10 проб на каждом участке. Пробы перевозили в лабораторию, взвешивали для определения относительной влажно-

сти и размещали в эклекторах; время выгонки без подогрева составляло  $\sim 7$  суток. Сбор материала в кленовом лесу проводили аналогичным образом, как и на датированных участках (ловушки, почвенные пробы и ручной сбор), а в буковом лесу были отобраны по 3 сборные пробы мха, подстилки и почвы и проведен ручной отлов.

С “появлением” на участках подстилки применяли сифтер (по 10–30 л подстилки на участок)

Таблица 1. Краткое описание пробных участков

| № участка | Год обнажения     | Возраст поверхности | Краткая характеристика                                          |
|-----------|-------------------|---------------------|-----------------------------------------------------------------|
| I         | 2020              | 1                   | Песчано-галечная поверхность без явных признаков растительности |
| II        | 2017              | 4                   | Песчано-галечная поверхность с одиночными цветковыми растениями |
| III       | 2014              | 7                   | Вейниковый луг                                                  |
| IV        | 2007              | 14                  | Разреженная кустарниковая ассоциация                            |
| V         | 1987              | 34                  | Молодой смешанный лес                                           |
| VI        | 1960–1970         | $\sim 60$           | Высокотравный березняк                                          |
| VII       | 1946              | 75                  | Частый разнотравный березняк                                    |
| VIII      | 1921–1925         | $\sim 96$           | Разреженный сосняк                                              |
| IX        | 1911–1913         | $\sim 110$          | Смешанный лес                                                   |
| X         | Середина XIX века | $\sim 170$          | Зрелый сосняк                                                   |

и ловили ногохвосток вручную при помощи экс-гаустера. В биотопах с голым песчаным грунтом (участки I и II) применяли метод флотации. Для регистрации переносимых ветром коллембол были установлены липкие ловушки, представляющие собой конструкцию из алюминиевой трубки длиной 1 м с прикрепленными к верхнему концу двумя пластиковыми чашками Петри. Внутренние поверхности чашек смазывали тонким слоем энтомологического клея. Ловушки устанавливали вдоль каменистой гряды на участке I таким образом, чтобы одна клейкая поверхность была ориентирована к краю ледника, а другая — в противоположную сторону. Всего было установлено 5 таких ловушек, длительность их работы составила 8 суток. После этого ловушки демонтировали, а поверхность чашек Петри просматривали под стереоскопическим микроскопом в лабораторных условиях. Обнаруженных животных промывали в растворе бензина и при необходимости монтировали в препараты для дальнейшей видовой идентификации.

В целом на обследованных участках было отловлено и определено около 13 тыс. экземпляров коллембол.

Статистическая обработка материалов и визуализация полученных результатов осуществлялась с помощью программы PAST 4.13 (Hammer et al., 2001) и Microsoft Excel.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

### Фауна

Всего на обследованных участках был обнаружен 81 вид ногохвосток из 51 рода 16 семейств (табл. 4). У 17 из этих видов по разным причинам (проблемы таксономии отдельных родов, еди-

ничные или ювенильные экземпляры, а также, очевидно, новые виды) не удалось установить точную видовую принадлежность. Подавляющее большинство обнаруженных видов принадлежит к семействам Isotomidae (28 видов) и Entomobryidae (10 видов); наиболее разнообразно представленные рода — *Mesaphorura* (7 видов) и *Folsomia* (6 видов). Ядро фауны сложено в основном видами с европейским (23%) и голарктическим (21%) распространением, при этом многие виды, зарегистрированные в районе, — обычные обитатели лесного пояса восточной Европы. Количество видов со специфическим горным характером распределения оказалось на удивление невелико. К ним можно причислить лишь *Friesea albida*, *Folsomia alpina*, *F. inoculata*, *Uzelia setifera*, *Tetracanthella caucasica*, *Protaphorura unari*, *Superodontella* cf. *montemaceli* и *Desoria* sp. aff. *duodecimoculata*. Несмотря на то, что Кавказ часто рассматривают как регион с повышенной долей эндемизма у многих групп, среди коллембол Цейского ущелья к эндемикам можно с уверенностью отнести лишь *Tetracanthella caucasica*, *Entomobrya kuznetsovae*, *E. wojtusiaki*, *Orchesella irregularilineata*, *O.* cf. *caucasica*, *Sminthurus* cf. *causicus* и *D.* sp. aff. *duodecimoculata*, которые составляют всего около 8% от общего списка зарегистрированных нами видов. При этом стоит учитывать крайне слабую изученность фауны коллембол на Северном Кавказе, о чем свидетельствует большое число форм с неустановленной видовой принадлежностью. Нет сомнения, что при детальном их изучении выявятся новые для науки виды, которые, по нашим оценкам, могут увеличить показатель эндемизма как минимум в три раза.

**Таблица 2.** Видовой состав группировок ногохвосток на начальных стадиях сукцессии

| Вид                                            | I (1 год) | II (4 года) | III (7 лет) |
|------------------------------------------------|-----------|-------------|-------------|
| <i>Desoria</i> sp. aff. <i>duodecimoculata</i> | +         | +           |             |
| <i>Ballistura</i> sp.                          |           | +           |             |
| <i>Tomocerus</i> sp.                           |           | +           | +           |
| <i>Friesea albida</i>                          |           | +           |             |
| <i>Orchesella</i> cf. <i>caucasica</i>         |           | +           | +           |
| <i>Ceratophysella</i> sp. aff. <i>succinea</i> |           | +           | +           |
| <i>Folsomia quadrioculata</i>                  |           | +           |             |
| <i>Parisotoma notabilis</i>                    |           | +           |             |
| <i>Folsomia alpina</i>                         |           |             | +           |
| <i>Folsomides parvulus</i>                     |           |             | +           |
| <i>Mesaphorura hylophila</i>                   |           |             | +           |
| <i>M. macrochaeta</i>                          |           |             | +           |
| <i>M. tenuisensillata</i>                      |           |             | +           |



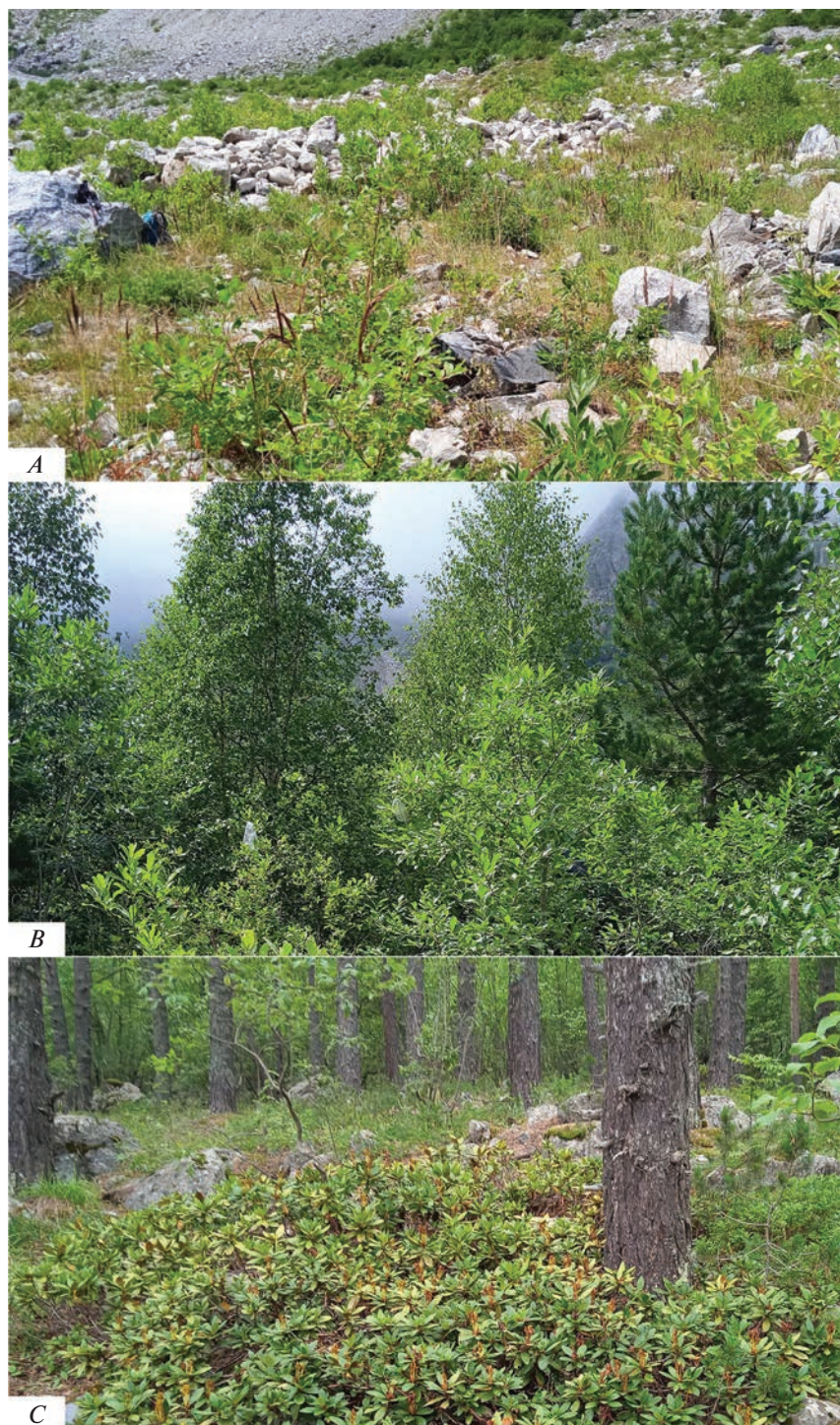
**Рис. 2.** Пробные площадки в Цейском ущелье: А — участок I (голый песчано-каменистый грунт у края ледника), В — участок II, С — участок III (луговая стадия).

### Структура населения

Коллемболы появляются на обследованном профиле практически сразу после отступления ледника. На участке I (2020 г.) был зарегистрирован единственный вид — *Desoria* sp. aff. *duodecimoculata* (табл. 2). Это, очевидно, новый вид из группы *nivalis*, включающей несколько высокогорных европейских форм, требующих современ-

ного переописания. Несмотря на довольно низкую плотность в почвенных пробах ( $0.08 \text{ экз./дм}^2$ ), вид был выловлен практически всеми использованными методами: флотация, ловушки, почвенные пробы и сбор вручную эксгаустером. Один экземпляр был найден на поверхности липкой ловушки, что подтверждает способность вида к воздушному переносу. Низкая численность в поч-





**Рис. 3.** Пробные площадки в Чейском ущелье: *A* — участок IV (разнотравно-кустарниковая стадия), *B* — участок V (молодой смешанный лес), *C* — участок X (зрелый сосновый лес).

венных образцах возможно связана со сложностью выгонки вида из песчано-глинистого субстрата, а регистрация разными методами косвенно отражает его довольно высокую встречаемость в данном биотопе. За пределами I и II участков, т.е. после появления выраженного растительного покрова, вид не встречался.

На поверхности, освободившейся ото льда не более четырех лет назад (участок II), наблюдается заметное увеличение видового и родового разнообразия (до 8 видов и 8 родов), хотя общая плотность почвенного населения невелика и многие виды представлены здесь единичными особями. В составе этой группировки уже присутствуют не



Таблица 3. Относительное обилие (%) массовых видов ногохвосток перигляциальных участков Цейского ущелья

| Вид                                            | Номер участка, возраст поверхности (лет) |             |             |             |             |             |              |               |              |             |
|------------------------------------------------|------------------------------------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|--------------|---------------|--------------|-------------|
|                                                | I (1 год)                                | II (4 года) | III (7 лет) | IV (14 лет) | V (34 года) | VI (60 лет) | VII (75 лет) | VIII (96 лет) | IX (110 лет) | X (170 лет) |
| <i>Ceratophysella</i> sp. aff. <i>succinea</i> | —                                        | <b>92.4</b> | —           | —           | —           | —           | 1.3          | <b>12.8</b>   | <b>12.9</b>  | <b>23.4</b> |
| <i>Desoria</i> sp. aff. <i>duodecimoculata</i> | <b>100.0</b>                             | —           | —           | —           | —           | —           | —            | —             | —            | —           |
| <i>Entomobrya kuznetsovae</i>                  | —                                        | —           | —           | —           | 7.3         | —           | —            | 0.7           | —            | 0.1         |
| <i>Folsomia quadrioculata</i>                  | —                                        | 3.3         | —           | <b>27.0</b> | <b>60.1</b> | —           | 0.3          | —             | —            | —           |
| <i>F. ksenemani</i>                            | —                                        | —           | —           | 0.4         | —           | —           | <b>14.0</b>  | —             | 4.5          | 0.1         |
| <i>Folsomides parvulus</i>                     | —                                        | —           | 10.0        | 4.5         | —           | —           | —            | —             | —            | —           |
| <i>Isotomiella minor</i>                       | —                                        | —           | —           | —           | —           | <b>28.5</b> | 5.0          | <b>34.2</b>   | <b>32.9</b>  | <b>19.4</b> |
| <i>Lepidocyrtus</i> cf. <i>lignorum</i>        | —                                        | —           | —           | 0.4         | 2.2         | 0.6         | 7.3          | —             | —            | 0.1         |
| <i>Megalothorax willemi</i>                    | —                                        | —           | —           | 2.5         | 0.4         | 5.1         | 2.2          | 0.1           | 3.0          | 6.4         |
| <i>Mesaphorura hylophila</i>                   | —                                        | —           | 3.3         | —           | 2.6         | 8.2         | —            | 0.2           | —            | —           |
| <i>M. macrochaeta</i>                          | —                                        | —           | <b>46.7</b> | <b>40.3</b> | 9.9         | 0.6         | 0.3          | 3.1           | 2.4          | 2.6         |
| <i>M. tenuisensillata</i>                      | —                                        | —           | <b>33.3</b> | 1.5         | 7.7         | 2.7         | 0.1          | <b>18.5</b>   | 3.5          | 1.8         |
| <i>Oligaphorura absoloni</i>                   | —                                        | —           | —           | —           | —           | 1.0         | —            | 1.8           | 1.4          | 8.6         |
| <i>Parisotoma notabilis</i>                    | —                                        | —           | —           | 8.7         | 6.8         | <b>23.2</b> | <b>48.9</b>  | <b>12.8</b>   | <b>20.5</b>  | <b>24.9</b> |
| <i>Pseudanurophorus binoculatus</i>            | —                                        | —           | —           | —           | —           | 5.5         | 1.7          | 1.8           | 7.4          | 2.0         |
| <i>Tetracanthella caucasica</i>                | —                                        | —           | —           | 4.0         | —           | —           | —            | —             | —            | —           |
| <i>Vertagopus</i> sp.                          | —                                        | —           | —           | —           | —           | <b>12.7</b> | 11.8         | 3.3           | 2.3          | 2.6         |
| <i>Willemia anophthalma</i>                    | —                                        | —           | —           | —           | —           | 2.7         | 1.0          | 9.9           | 3.3          | 6.1         |
| Число проб                                     | 8                                        | 8           | 10          | 10          | 10          | 10          | 10           | 10            | 10           | 10          |
| Общее обилие, экз./дм <sup>2</sup>             | 5.0                                      | 46.0        | 12.0        | 373.6       | 181.6       | 210.4       | 352.0        | 392.0         | 418.0        | 547.2       |
| Число видов*                                   | 1                                        | 4 (8)       | 6 (8)       | 21(25)      | 12 (20)     | 25 (30)     | 20 (23)      | 16 (28)       | 25 (35)      | 21 (30)     |

Примечания. Жирным шрифтом выделены доминанты (относительное обилие более 12%).  
\* По данным электорной выгонки; в скобках — с учетом дополнительных методов сбора (ручной отлов, ловушки, флогация, сифтование).

Таблица 4. Общий список зарегистрированных видов коллембол на пробных участках в Цейском ущелье

| Семейство, вид                                                    | Номера участков |    |     |    |   |    |     |      |    |   | Кленовый лес | Буковый лес |
|-------------------------------------------------------------------|-----------------|----|-----|----|---|----|-----|------|----|---|--------------|-------------|
|                                                                   | I               | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X |              |             |
| <b>Нипогаструриды</b>                                             |                 |    |     |    |   |    |     |      |    |   |              |             |
| <i>Ceratophysella</i> sp. aff. <i>succinea</i> (Gisin 1949)       |                 | +  | +   |    |   |    | +   | +    | +  | + | +            |             |
| <i>Ceratophysella denticulata</i> (Bagnall 1941)                  |                 |    |     | +  |   |    |     |      |    |   |              |             |
| <i>Hypogastrura vernalis</i> (Carl 1901)                          |                 |    |     |    |   | +  |     |      |    |   |              |             |
| <i>Schoettella ununguiculata</i> (Tullberg 1869)                  |                 |    |     |    |   |    |     |      |    |   | +            |             |
| <i>Xenylla szeptyckii</i> Skarżyński. Piwnik et Porco 2018        |                 |    |     |    |   |    |     | +    |    | + | +            | +           |
| <i>Willemia anophthalma</i> Börner 1901                           |                 |    |     |    |   | +  | +   | +    | +  | + |              |             |
| <i>Willemia intermedia</i> Mills 1934                             |                 |    |     |    | + |    |     |      |    |   |              |             |
| <b>Неануриды</b>                                                  |                 |    |     |    |   |    |     |      |    |   |              |             |
| <i>Endonura ossetica</i> Smolis et Kuznetsova 2016                |                 |    |     |    |   |    |     |      |    |   |              | +           |
| <i>Friesea albida</i> Stach 1949                                  |                 | +  |     | +  |   |    |     |      |    |   |              |             |
| <i>Friesea mirabilis</i> (Tullberg 1871)                          |                 |    |     |    |   | +  |     |      |    |   |              |             |
| <i>Neanura muscorum</i> (Templeton 1835)                          |                 |    |     |    |   | +  |     |      | +  | + | +            | +           |
| <i>Micranurida forsslundi</i> Gisin 1949                          |                 |    |     |    |   | +  |     |      | +  | + |              |             |
| <i>Micranurida pygmaea</i> Börner 1901                            |                 |    |     | +  |   | +  |     | +    | +  | + |              |             |
| <i>Pseudachorutes vitalii</i> Kaprus et Weiner 2009               |                 |    |     |    | + | +  | +   | +    | +  | + | +            |             |
| <b>Одонтеллиды</b>                                                |                 |    |     |    |   |    |     |      |    |   |              |             |
| <i>Superodontella</i> cf. <i>montemaceli</i> Arbea et Weiner 1992 |                 |    |     | +  |   |    | +   |      | +  |   |              |             |
| <b>Оничуриды</b>                                                  |                 |    |     |    |   |    |     |      |    |   |              |             |
| <i>Hymenaphorura</i> sp.                                          |                 |    |     | +  |   |    |     |      |    |   |              |             |
| <i>Oligaphorura absoloni</i> (Börner 1901)                        |                 |    |     |    |   | +  |     | +    | +  | + | +            | +           |
| <i>Oligaphorura</i> sp.                                           |                 |    |     |    |   | +  |     |      | +  |   |              |             |
| <i>Protaphorura</i> sp.                                           |                 |    |     | +  | + | +  |     |      |    |   |              |             |
| <i>Protaphorura sakatoi</i> (Yosii 1966)                          |                 |    |     |    |   |    | +   |      | +  |   |              | +           |
| <i>Protaphorura unari</i> Rusek 1995                              |                 |    |     | +  |   |    |     |      |    |   |              |             |
| <b>Туллбергииды</b>                                               |                 |    |     |    |   |    |     |      |    |   |              |             |
| <i>Mesaphorura critica</i> Ellis 1976                             |                 |    |     |    |   |    |     |      | +  |   | +            | +           |
| <i>Mesaphorura hylophila</i> Rusek 1982                           |                 |    | +   |    | + | +  |     | +    |    |   |              |             |
| <i>Mesaphorura italica</i> (Rusek 1971)                           |                 |    |     |    |   |    |     |      | +  | + | +            |             |
| <i>Mesaphorura macrochaeta</i> Rusek 1976                         |                 |    | +   | +  | + | +  | +   | +    | +  | + |              |             |
| <i>Mesaphorura pongoi</i> Rusek 1982                              |                 |    |     |    |   |    |     |      | +  | + | +            |             |
| <i>Mesaphorura sylvatica</i> Rusek 1971                           |                 |    |     |    |   |    |     |      | +  | + |              |             |
| <i>Mesaphorura tenuisensillata</i> Rusek 1974                     |                 |    | +   | +  | + | +  | +   | +    | +  | + | +            | +           |
| <i>Metaphorura denisi</i> Simón Benito 1985                       |                 |    |     |    |   | +  |     |      |    |   |              |             |
| <b>Исотомиды</b>                                                  |                 |    |     |    |   |    |     |      |    |   |              |             |
| <i>Anurophorus palearcticus</i> Potapov 1997                      |                 |    |     |    |   |    |     | +    | +  |   |              |             |
| <i>Ballistura</i> sp.                                             |                 | +  |     |    |   |    |     |      |    |   |              |             |
| <i>Desoria</i> sp. aff. <i>duodecimoculata</i> Denis 1927         | +               | +  |     |    |   |    |     |      |    |   |              |             |
| <i>Desoria grisea</i> (Lubbock 1870)                              |                 |    |     |    |   |    |     |      |    |   | +            |             |
| <i>Desoria nivea</i> (Schäffer 1896)                              |                 |    |     |    |   |    |     |      | +  |   | +            |             |
| <i>Desoria</i> cf. <i>tolya</i> Fjellberg 2007                    |                 |    |     | +  |   |    |     |      |    |   |              |             |
| <i>Folsomia alpina</i> Kseneman 1936                              |                 |    | +   |    |   |    |     |      |    |   |              |             |
| <i>Folsomia inoculata</i> Stach 1947                              |                 |    |     |    |   |    |     |      |    |   | +            | +           |
| <i>Folsomia litsteri</i> Bagnall 1939                             |                 |    |     |    |   | +  |     |      | +  | + |              | +           |
| <i>Folsomia manolachei</i> Bagnall 1939                           |                 |    |     | +  | + |    |     |      |    |   |              |             |
| <i>Folsomia ksenemani</i> Stach 1947                              |                 |    |     | +  |   |    | +   |      | +  | + | +            | +           |
| <i>Folsomia quadrioculata</i> (Tullberg 1871)                     |                 | +  |     | +  | + |    | +   |      |    | + |              | +           |
| <i>Folsomides parvulus</i> Stach 1922                             |                 |    | +   | +  |   |    |     |      |    |   |              |             |
| <i>Hemisotoma thermophila</i> (Axelson 1900)                      |                 |    |     |    |   |    |     | +    |    |   |              |             |
| <i>Isotoma viridis</i> Bourlet 1839                               |                 |    |     |    | + |    |     | +    |    |   |              |             |
| <i>Isotomiella minor</i> (Schäffer 1896)                          |                 |    |     |    |   | +  | +   | +    | +  | + | +            | +           |

Таблица 4. Окончание

| Семейство, вид                                           | Номера участков |    |     |    |   |    |     |      |    |   | Кленовый лес | Буковый лес |
|----------------------------------------------------------|-----------------|----|-----|----|---|----|-----|------|----|---|--------------|-------------|
|                                                          | I               | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X |              |             |
| <i>Isotomurus</i> sp. juv.                               |                 |    |     |    | + |    |     |      |    |   |              |             |
| <i>Pachyotoma caucasica</i> (Stach 1947)                 |                 |    |     |    |   | +  |     |      |    |   |              |             |
| <i>Parisotoma notabilis</i> (Schäffer 1896)              |                 | +  |     | +  | + | +  | +   | +    | +  | + | +            | +           |
| <i>Proisotoma minima</i> Absolon 1901                    |                 |    |     |    |   |    |     | +    | +  |   |              |             |
| <i>Proisotoma minuta</i> (Tullberg 1871)                 |                 |    |     |    |   | +  |     |      |    |   |              |             |
| <i>Pseudanurophorus binoculatus</i> Kseneman 1934        |                 |    |     |    |   | +  | +   | +    | +  | + | +            | +           |
| <i>Pseudisotoma sensibilis</i> (Tullberg 1876)           |                 |    |     |    |   |    | +   |      |    |   |              | +           |
| <i>Tetracanthella caucasica</i> (Stach 1947)             |                 |    |     | +  |   |    |     |      |    |   |              |             |
| <i>Uzelia setifera</i> Absolon 1901                      |                 |    |     |    |   |    |     |      |    |   | +            |             |
| <i>Vertagopus cinereus</i> Nicolet 1842                  |                 |    |     |    |   | +  | +   | +    | +  | + |              | +           |
| <i>Vertagopus haagvari</i> Fjellberg 1996                |                 |    |     |    |   |    |     | +    |    |   |              | +           |
| <i>Vertagopus</i> sp.                                    |                 |    |     |    |   | +  | +   | +    | +  | + | +            | +           |
| <b>Orchesellidae</b>                                     |                 |    |     |    |   |    |     |      |    |   |              |             |
| <i>Orchesella</i> cf. <i>caucasica</i> Stach 1960        |                 | +  | +   | +  | + |    |     |      |    |   |              |             |
| <i>Orchesella irregularilineata</i> Stach 1960           |                 |    |     |    |   |    |     |      | +  | + | +            | +           |
| <b>Entomobryidae</b>                                     |                 |    |     |    |   |    |     |      |    |   |              |             |
| <i>Entomobrya kuznetsovae</i>                            |                 |    |     | +  | + | +  | +   | +    | +  | + | +            | +           |
| Jordana. Potapov et Baquero 2011                         |                 |    |     |    |   |    |     |      |    |   |              |             |
| <i>Entomobrya nivalis</i> (Linnæus 1758)                 |                 |    |     |    |   |    | +   | +    |    | + |              |             |
| <i>Entomobrya</i> cf. <i>multisetis</i>                  |                 |    |     |    |   |    |     |      | +  |   |              |             |
| Baquero. Potapov et Jordana 2021                         |                 |    |     |    |   |    |     |      |    |   |              |             |
| <i>Entomobrya wojtusiaki</i> (Stach 1963)                |                 |    |     |    |   |    |     |      |    | + |              |             |
| <i>Entomobrya</i> spp. undet.                            |                 |    |     |    | + | +  | +   | +    | +  | + | +            |             |
| <i>Entomobryoides purpurascens</i> (Packard 1873)        |                 |    |     | +  |   |    | +   |      |    |   | +            |             |
| <i>Lepidocyrtus</i> cf. <i>lignorum</i> (Fabricius 1793) |                 |    |     | +  | + | +  | +   | +    | +  | + |              | +           |
| <i>Lepidocyrtus</i> cf. <i>violaceus</i> (Geoffroy 1762) |                 |    |     |    |   |    |     |      |    |   |              | +           |
| <i>Pseudosinella octopunctata</i> (Börner 1901)          |                 |    |     | +  |   |    |     |      |    |   |              |             |
| <i>Willowsia platani</i> (Nicolet 1842)                  |                 |    |     |    |   |    |     | +    |    |   | +            |             |
| <b>Tomoceridae</b>                                       |                 |    |     |    |   |    |     |      |    |   |              |             |
| <i>Tomocerina minuta</i> (Tullberg 1876)                 |                 |    |     |    |   |    |     |      | +  |   |              |             |
| <i>Tomocerus</i> sp.                                     |                 | +  | +   | +  |   |    |     |      |    |   |              |             |
| <i>Tomocerus vulgaris</i> (Tullberg 1871)                |                 |    |     |    | + | +  | +   | +    | +  | + | +            |             |
| <b>Neelidae</b>                                          |                 |    |     |    |   |    |     |      |    |   |              | +           |
| <i>Megalothorax willemi</i> Schneider et D'Haese 2013    |                 |    |     | +  | + | +  | +   | +    | +  | + | +            | +           |
| <i>Neelus murinus</i> Folsom 1896                        |                 |    |     |    |   |    |     |      |    |   | +            |             |
| <b>Mackenziellidae</b>                                   |                 |    |     |    |   |    |     |      |    |   |              |             |
| <i>Mackenziella psocoides</i> Hammer 1953                |                 |    |     | +  |   |    |     |      |    |   |              |             |
| <b>Sminthurididae</b>                                    |                 |    |     |    |   |    |     |      |    |   |              |             |
| <i>Sphaeridia pumilis</i> (Krausbauer 1898)              |                 |    |     |    |   | +  |     |      |    |   | +            |             |
| <b>Arrhopalitidae</b>                                    |                 |    |     |    |   |    |     |      |    |   |              |             |
| <i>Pygmarrhopalites principialis</i> (Stach 1945)        |                 |    |     |    |   |    | +   |      |    |   |              |             |
| <b>Sminthuridae</b>                                      |                 |    |     |    |   |    |     |      |    |   |              |             |
| <i>Lipotrix lubbocki</i> (Tullberg 1872)                 |                 |    |     |    |   |    |     |      | +  |   | +            |             |
| <i>Spatulosminthurus flaviceps</i> (Tullberg 1871)       |                 |    |     |    |   |    |     |      | +  |   | +            |             |
| <i>Sminthurus</i> cf. <i>causicus</i> Karsch 1893        |                 |    |     |    | + | +  |     |      | +  | + |              |             |
| <b>Dicyrtomidae</b>                                      |                 |    |     |    |   |    |     |      |    |   |              |             |
| <i>Dicyrtomina</i> sp.                                   |                 |    |     |    |   |    |     |      |    |   | +            |             |
| <b>Bourletiellidae</b>                                   |                 |    |     |    |   |    |     |      |    |   |              |             |
| <i>Fasciosminthurus obtectus</i> Bretfeld 1992           |                 |    |     | +  | + |    |     | +    |    |   |              |             |

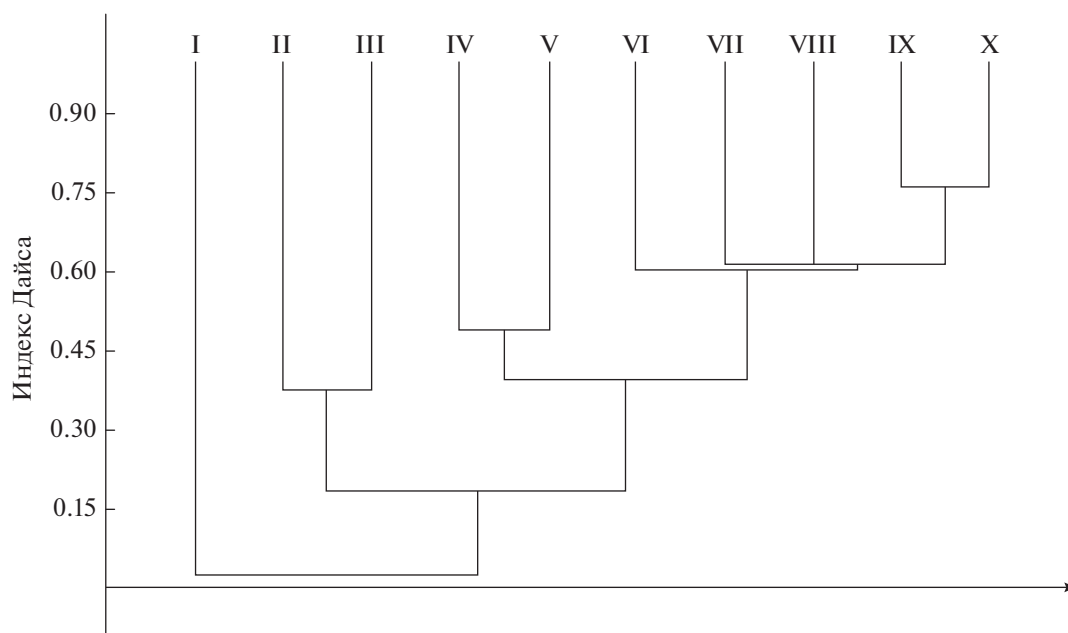


Рис. 4. Фаунистическое сходство группировок коллембол обследованных участков Цейского ущелья по индексу Дайса (Dice) (Программа PAST). Описание пробных участков см. табл. 1.

только кавказские эндемики и горные европейские формы (*Orchesella* cf. *caucasica* и *Friesea albida*), но и такие широко распространенные эврибионты, как *Parisotoma notabilis* и *Folsomia quadrioculata*. При этом статус целого ряда зарегистрированных здесь видов, *Tomocerus* sp. и *Ballistura* sp. требует отдельного таксономического анализа. К ним же относится *Ceratophysella* sp. aff. *succinea*, предположительно являющийся широко распространенным, но пока неописанным эндемиком Кавказа.

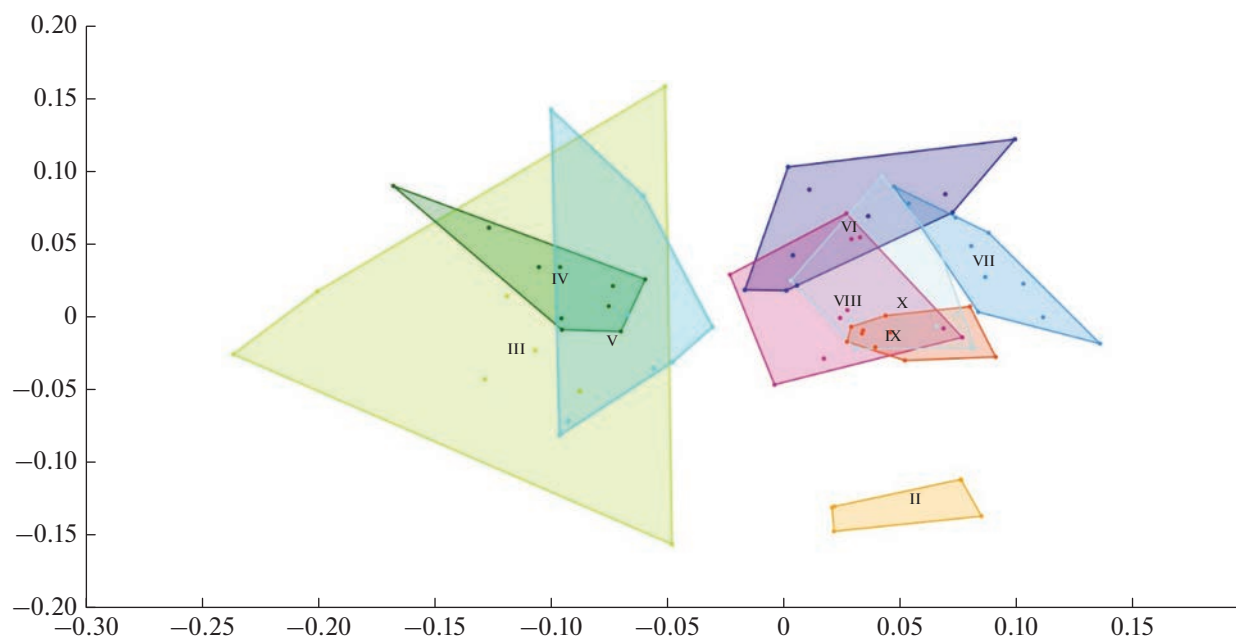
Спустя 7 лет с момента обнажения поверхности (участок III) количество видов осталось неизменным, однако структура населения претерпела определенные изменения. Отличительной особенностью этой “луговой” стадии является появление настоящих почвенных форм из рода *Mesaphorura* (*M. macrochaeta*, *M. tenuisensillata* и *M. hylophila*), для которых характерен партеногенез, а также ксерорезистентного вида *Folsomides parvulus*. Вторая яркая особенность этой группировки — высокая встречаемость в ловушках атмобионтного вида *O.* cf. *caucasica*, который практически отсутствовал в почвенных пробах. Экземпляры этого вида были отмечены и на более поздних стадиях (II–V участки), однако именно на участке III вид был представлен столь массово.

Анализ фаунистической структуры группировок ногохвосток на датированных участках постгляциальной сукцессии показал выделение нескольких отчетливых кластеров (рис. 4). Естественно, обособилась группировка наиболее молодого биотопа (I участок), представленная единственным

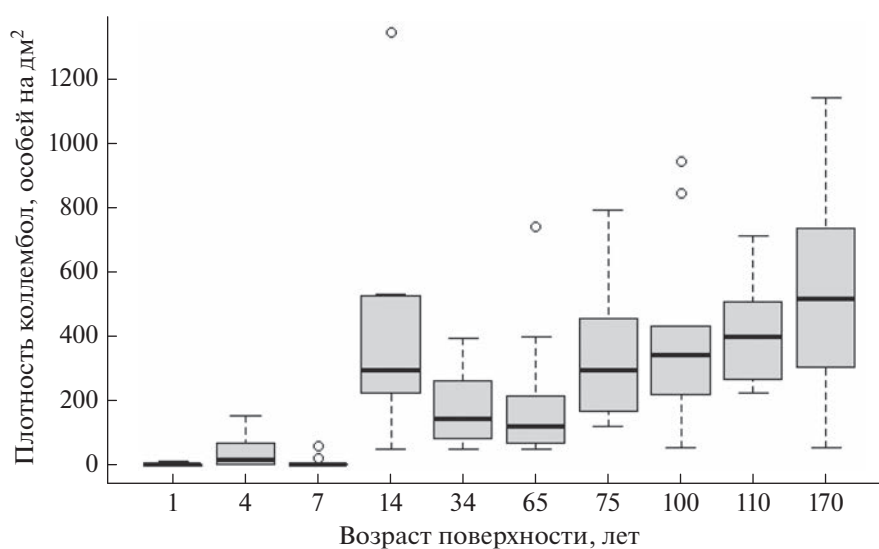
видом *D.* sp. aff. *duodecimoculata*. Второй кластер сформировали сообщества травянистых стадий сукцессии (II–III участки). Все лесные группировки (VI–X) объединились в единый кластер с 60% фаунистического сходства, а промежуточные заняли кустарниковые сообщества (IV–V участки). Сходное разделение продемонстрировано и с помощью результатов многомерного шкалирования, проведенного на основе рангового распределения Спирмана (рис. 5). Так, абсолютно изолированное положение заняли точки, соответствующие группировке пионерного участка II, остальные же биотопы поделились на две большие группы. Первая группа отражает “средние” стадии растительной сукцессии (участки III–V), чьи диапазоны широко перекрываются, вторая — оформилась в единое облако группировок более зрелых лесных сообществ (участки VI–X).

По данным эклекторных сборов, общая плотность населения коллембол на обследованной территории варьировала от 5 до 547 экз./дм<sup>2</sup>, в среднем составляя 266.7 экз./дм<sup>2</sup> ± 28.2 SE (медиана 198 экз./дм<sup>2</sup>) (рис. 6). Минимальное значение плотности коллембол было зарегистрировано на самой ранней сукцессионной стадии (участок I), а максимальное — на самой поздней, представленной зрелым сосновым лесом (участок X). В пределах горно-лесного пояса на перигляциальных участках сначала наблюдается снижение численности группировок, а затем дальнейший постепенный рост этого показателя. Состав массовых видов и их относительное обилие для каж-





**Рис. 5.** Сходство перигляциальных группировок коллембол Цейского ущелья (nonmetric MDS, индекс Rho, программа PAST 4.03). Описание пробных участков см. табл. 1.



**Рис. 6.** Плотность населения коллембол (особей/дм<sup>2</sup>) на пробных участках разного возраста.

дого из обследованных участков представлены в табл. 3.

При переходе к кустарниковой стадии зарастания (14 лет после дегляциации, участок IV) отмечено довольно резкое увеличение как численности, так и разнообразия. На этом участке было зафиксировано 25 видов коллембол (рис. 7), что составило 33% от общего видового состава ногохвосток на обследованном профиле. Начиная с этой стадии, в составе сообществ встречаются

представители всех основных жизненных форм коллембол (рис. 8). Средняя плотность на участке возросла в 30 раз по сравнению с предыдущей стадией, составив 373.6 экз./дм<sup>2</sup>. Это значение во многом было обусловлено доминированием широко распространенных по всей Голарктике видов — *Mesaphorura macrochaeta* 150.4 экз./дм<sup>2</sup> (40% от общего обилия коллембол на участке) и *Folsomia quadrioculata* 100.8 экз./дм<sup>2</sup> (27% от общего обилия коллембол на участке), а также субдоми-

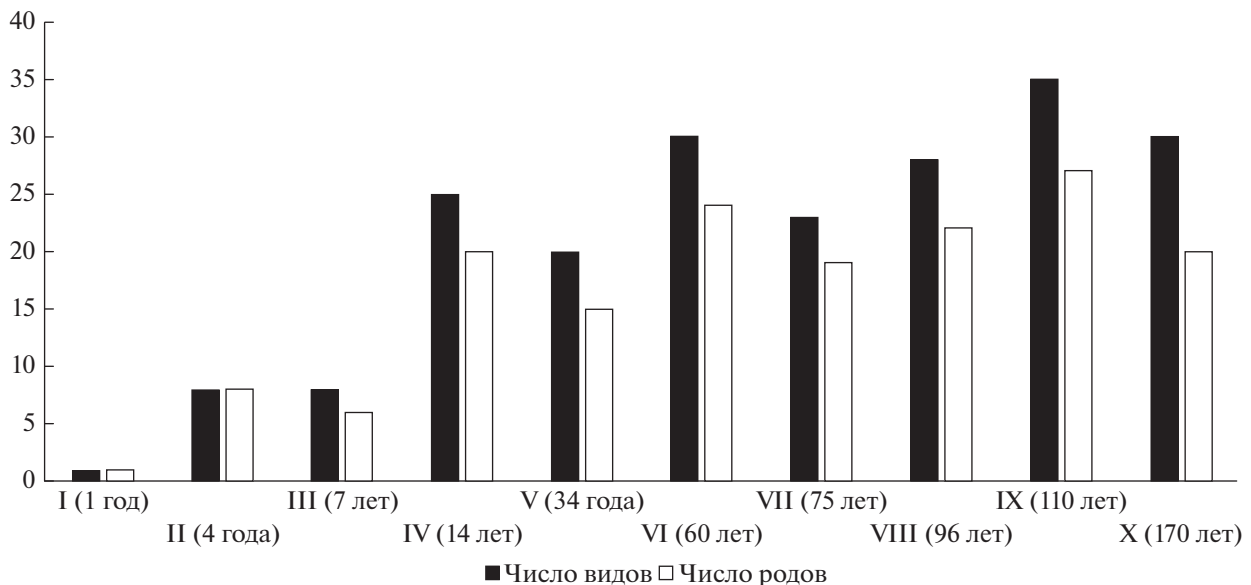


Рис. 7. Соотношение числа видов и числа родов на перигляциальных участках Цейского ущелья (по данным количественных и качественных учетов).

нанта — *P. notabilis* (9%). В ловушках были зарегистрированы первые представители слитнобрюхих коллембол — *Fasciosminthurus cf. obtectus*. Наличие большого числа гнезд муравьев обусловило появление ассоциированного вида *Entomobryoides purpurascens*. При этом относительное обилие большинства остальных видов составляло менее 3%. Уникальными видами, не обнаруженными ни на предыдущих, ни на последующих стадиях, были *Tetracanthella caucasica*, *Pseudosinella cf. octopunctata*, *Protaphorura unari*, *Desoria cf. tolya*, *Ceratophysella denticulata*. Интересна находка здесь довольно редкого вида *Mackenziella psocoides*, чья экология и реальное распространение до сих пор остаются мало изученными (Fjellberg, 1989; Pomorski, 2000).

На стадии молодого смешанного леса с богатым разнотравьем (участок V, 34 года) произошла явная переорганизация сообщества: средняя численность коллембол снизилась в два раза, а видовое богатство сократилось до 20 видов. Начиная с этого участка, *Tomocerus* sp. замещается на *T. vulgaris*, типичного обитателя лесной подстилки; исчезают *Folsomides parvulus* и *Friesea albida*; появляются *Sminthurus cf. caucasicus*, *Isotoma viridis* и *Pseudachorutes vitalii*. К “уникальным” видам этой стадии можно отнести *Willemia intermedia*. Доминирующий вид, *F. quadrioculata*, составил 60% (109 экз./дм<sup>2</sup>) от общего обилия коллембол на этом участке. Данные ловушечных учетов численно были скудны, без выделения доминирующего ядра.

В более зрелых лесных сообществах общее видовое богатство варьировало в пределах 23–35 видов, жизненные формы представлены весьма полно

(рис. 8). Формируется типичная для хвойных лесов структура доминирования (Кузнецова, 2007) с преобладанием двух “традиционных” доминантов — *P. notabilis* и *I. minor*, обилие каждого из которых составило в среднем 34% на всех лесных участках (VI–X) (табл. 3). Появляются многие обычные для восточно-европейских лесов виды, такие как *Oligaphorura absoloni*, *W. anophthalma*, *Lipotrix lubbocki*, *Anurophorus palearcticus*, *Micranurida forsslundi*, *Entomobrya nivalis*, кортициколы *Neanura muscorum* и *Vertagopus cinereus*, а также бореомонтанный *Pseudanurophorus binoculatus* и арктомонтанный *Tomocerina minuta*. При переходе к лесным сообществам в пределах одного рода часто наблюдалась смена одних видов на другие. Так, *Protaphorura* sp. и *P. unari* сменяются на *P. sakatoi*, вид многочисленный в нижерасположенных сосновых лесах (Кузнецова и др., 2019). Подобным же образом происходило замещение видов в роде *Orchesella*, где лесная *O. irregularilineata* сменяла *O. cf. caucasica*, господствующую на первых стадиях постгляциальной сукцессии. Совокупно на лесных сукцессионных стадиях было обнаружено 32 вида, не отмеченных выше по профилю, т.е. 43% от всей выявленной фауны.

Два обследованных типа лесов, расположенных вне датированных участков (буковый и кленовый леса), добавили в общий видовой список всего 8 видов. Так, в кленовом лесу единично были обнаружены *Desoria grisea*, *Dicyrtomina* sp., *Neelus murinus*, *Uzelia setifera*, а на коре деревьев под лишайниковым покровом — агрегации *Schoettella ununguiculata*. Для букового леса специфичным оказался только *Endonura ossetica*, обитатель гни-

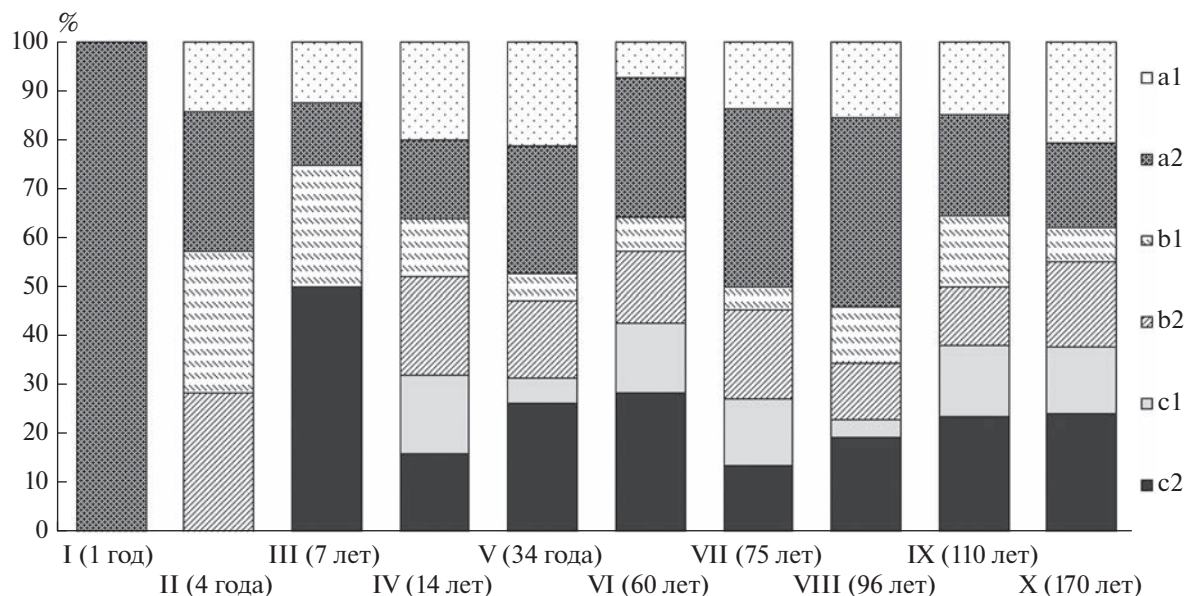


Рис. 8. Спектр жизненных форм коллембол (по: Стебаева, 1970) на разновозрастных перигляциальных участках сукцессионного ряда Цейского устья: a1 — атмобионты, a2 — верхнеподстилочные, b1 — нижнеподстилочные, b2 — подстильно-почвенные, c1 — верхнепочвенные, c2 — нижнепочвенные.

лой древесины. В почве и подстилке обоих лесов был весьма обычен *Folsomia inoculata*, который не был нами зарегистрирован на датированных участках. В остальном группировки ногохвосток этих лиственных лесов были весьма сходны по видовому составу с таковыми последних лесных стадий постгляциальной сукцессии (табл. 4).

## ОБСУЖДЕНИЕ

Коллемболы, несмотря на отсутствие крыльев и относительно невысокую подвижность, являются одной из самых легко расселяющихся групп беспозвоночных перигляциальных ландшафтов (Kaufmann et al., 2001, 2002; Hodkinson et al., 2004; Hågvar, 2010, 2012; Flø, Hågvar, 2013; Matthews, Vater, 2015; Rosero et al., 2021; Valle et al., 2022). Постоянное их присутствие на поверхностях, только что освободившихся от покрова Цейского ледника, лишний раз подтверждает этот факт. По нашим данным, на одногодичных участках в данном районе присутствовал лишь один вид — *D. sp. aff. duodecimoculata*, который является типичным представителем европейской группы *nivalis*, все из которых обитают лишь в высокогорных ландшафтах. В центральной Европе известно не менее семи видов этой группы [*D. nivalis* (Carl 1910), *D. duodecimoculata* (Denis 1927), *D. pallipes* (Kos 1942), *D. subcaerulea* (Kos 1942), *D. pseudomaritima* (Stach 1947), *D. variabilis* (Haybach 1972) и *D. calderonis* Valle 2021], большинство из которых считаются в настоящее время синонимами или нуждаются в переописании (Potapov, 2001). Ситу-

ацию усложняет существование нескольких альпийских видов рода *Vertagopus*, явно близких к группе *nivalis* (Lafooraki et al., 2020). Кавказский вид, очевидно, является новым для науки, но его описание в настоящее время, к сожалению, затруднено. Полное отсутствие *D. sp. aff. duodecimoculata* в нижележащих частях профиля явно свидетельствует о его узкой специализации к жизни в условиях открытого грунта, ограниченного количества ресурсов и низкой температуры. Причем он очевидно достаточно широко распространен в высокогорьях Северного Кавказа. Кроме Северной Осетии, это вид (или, возможно, очень близкая к нему форма) был отмечен нами у подножия и непосредственно в каменистых отложениях на льду нескольких ледников в Кабардино-Балкарии (Безенги, Мижирги, Кашкаташ, Башкара). Иными словами, постгляциальная сукцессия группировок ногохвосток в Цейском ущелье (и скорее всего, в целом на Кавказе) начинается с весьма специализированной формы.

Вопрос о соотношении видов-специалистов и универсалов, а также очередности их появления в процессе заселения дегляцированной поверхности, не раз обсуждался (Hågvar et al., 2020; Hågvar, Gobbi, 2022). Случаи преобладания первых обычно объясняют их высокой приспособленностью к жизни в суровых условиях открытого грунта у самой кромки льда, преобладание вторых связывают с широким спектром потребляемых пищевых ресурсов и толерантностью к быстро меняющимся условиям среды. Для перигляциальных территорий Европы было показано, что в пионерных

сообществах, как правило, присутствуют обе категории (Hågvar et al., 2020). Пионерные группировки коллембол могут включать как узко специализированные гидро- и криофильные формы, населяющие относительно небольшое пространство непосредственно под кромкой ледника или на нем (например, *Agrenia bidenticulata* в северной Европе или *Desoria calderonis* и *D. saltans* — в южной). В то же время, широко распространенные или даже космополитные виды, обладая “экологической гибкостью” и высоким репродуктивным потенциалом, могут иметь явные преимущества при освоении новых субстратов (Hågvar et al., 2020). Наши данные свидетельствуют о довольно раннем (спустя 4–7 лет с момента отхождения ледника) появлении широкораспространенных эвритопных видов, таких, например, как *P. notabilis*, *F. quadrioculata* и многие *Mesaphorura*. Из общего списка можно выделить 6 видов, которые регистрировались практически на протяжении всего датированного профиля (на 7 из 10 участков): *Parisotoma notabilis*, *Mesaphorura tenuisensillata*, *M. macrochaeta*, *Entomobrya kuznetsovae*, *Lepidocyrtus* cf. *lignorum* и *Megalothorax willemi*. Большинство из них представляют собой эврибионтные и зачастую космополитные формы с высокой численностью популяций. Таким образом, хотя первенство в очередности появления на обследованном профиле явно принадлежит виду-специалисту, он весьма быстро замещается более пластичными видами-универсалами.

Один из ключевых вопросов при анализе горных перигляциальных комплексов, ограниченной зоной бывшего ледникового ложа, — это выяснение степени их региональной специфичности. Сравнение наших результатов с литературными данными свидетельствует о весьма высоком уровне этой специфики. В северной Европе пионерные группировки в основном формируются из гигрофильных представителей местной фауны, таких как *Agrenia bidenticulata*, *Desoria* spp., *Ceratophysella scotica*. Исключением является *Bourletiella hortensis*, широко распространенный голарктический вид, который доминировал в ловушечных учетах на трехлетних перигляциальных поверхностях южной Норвегии (Hågvar, 2012). Этот вид предпочитает открытые пространства и считается одним из наиболее ксерорезистентных представителей Symphypleona (Bretfeld, 1999, p. 226). Вероятно, он не просто устойчив к сухости, а обладает высокой толерантностью к широкому спектру абиотических факторов, что вместе с высокой подвижностью обеспечивает ему преимущества при освоении новых территорий, включая зоны открытого грунта у подножий ледников.

Перигляциальные группировки южной Европы, как правило, богаче, но особого сходства ни с северо-европейскими, ни с кавказскими приледниковыми комплексами обычно не прослежива-

ется. В целом, они также формируются из местных гигрофильных форм с примесью атмобиотических видов из родов *Orchesella*, *Entomobrya*, *Heterosminthurus*, *Bourletiella* и *Sminthurinus* (Hågvar et al., 2020). Общность списков на видовом уровне наблюдается лишь в присутствии тех или иных космополитных видов, которые в реальности могут быть комплексом криптических форм. Имеется и весьма показательное исключение — *Desoria calderonis*, обнаруженный в каменистых отложениях на леднике в Апеннинах (Италия) на высоте 2650–2700 м над ур. м. (Valle et al., 2021), и *D. sp. aff. duodecimoculata* (Северный Кавказ) — два близкородственных вида, населяющих аналогичные перигляциальные местообитания Центральной и Восточной Европы.

Среди “ключевых” видов открытых перигляциальных ландшафтов как в южной, так и в северной Европе отмечались виды отряда Symphypleona, преимущественно из семейства Bourletiellidae. Некоторые из этих видов регистрировались даже непосредственно на льду. Появление Symphypleona уже в первые годы с момента обнажения поверхности было показано для ледников Шпицбергена, Норвегии, Австрийских и Итальянских Альп (Hågvar et al., 2020). Напротив, первые Symphypleona в Цейском ущелье появляются сравнительно поздно — лишь на 14-летней поверхности (IV участок). Отсутствие слитнобрюхих ногохвосток в Цейском ущелье на более ранних стадиях может быть связано с региональной спецификой фауны. Так, в материалах, собранных нами у подножия другого ледника Северного Кавказа (Безенги, Кабардино-Балкария) в аналогичный Цейским сборам календарный период, было зафиксировано присутствие представителей семейства Bourletiellidae на самых первых сукцессионных стадиях, представленных голым грунтом (неопубликованные данные).

К особенностям сукцессии коллембол в Цейском ущелье можно добавить относительно раннее появление видов семейства Tullbergiidae (7 лет с момента обнажения поверхности). Густой войниковый покров и хорошая дренированность песчаного грунта на этой стадии, очевидно, способствуют накоплению достаточного количества органического материала, необходимого для жизни эуэдафических форм и, тем самым, могут обуславливать раннее их появление. Для сравнения, на перигляциальных участках в Австрии Tullbergiidae появились лишь спустя 30–50 лет (Kaufmann et al., 2002), а на ледниках Норвегии спустя 56 лет — в последнем случае при органическом слое всего в 1.8 мм (Hågvar, 2010). Многим видам рода *Mesaphorura* свойственна толерантность ко многим факторам среды, включая такой лимитирующий для многих коллембол фактор, как влажность. А высокая продуктивность большинства представителей рода, вероятно, позволяет получить пре-



имуущество при заселении территорий не только вокруг ледников, но и в целом любых открытых пионерных ландшафтов. Так, эта группа была отмечена среди пионеров при заселении отвалов горной промышленности в самых разных регионах (Dunger, 1968; Dunger et al., 2004; Бабенко, 1984; Стебаева, Андриевский, 1987).

Заселение освободившихся ото льда поверхностей Цейской долины коллемболами происходит весьма стремительно. Не менее резки и наблюдаемые смены их группировок. Об этом свидетельствует резкое увеличение разнообразия и плотности населения на 14-летнем участке. На этой стадии по видовому богатству группировки уже вполне сопоставимы с группировками, типичными для лесов Русской равнины (Кузнецова и др., 2019) и для хвойных лесов Тебердинского заповедника (Добролюбова, 1987). Этот участок со сложной кустарниковой растительностью и богатым разнотравьем является промежуточной сукцессионной стадией со свойственным ей экотонным эффектом, возникающим при переходе от одного типа сообщества к другому. Вероятно, именно этим объясняется повышенное богатство на этом участке не только коллембол, но и многих других групп беспозвоночных (Макарова и др., 2023; Бабенко, Пономарев, 2023).

Количественных данных по коллемболам Северного Кавказа, по которым можно было бы оценить, насколько фауна и население наиболее старых из обследованных сообществ близки к типичным для лесного пояса региона, к сожалению, совсем немного. Наиболее детальное экологическое исследование было проведено в лесах Тебердинского заповедника (Добролюбова, 1987), включая разные сосняки (Добролюбова, 1988, 1995). По уровню видового разнообразия и общей плотности населения ногохвосток наиболее старые из обследованных лесов (участки IX–X) вполне сравнимы с сосняками Тебердинского заповедника. Имеется и целый ряд пересечений на видовом уровне, но общий уровень видового сходства оценить, к сожалению, сложно, что во многом объясняется произошедшими за последние годы коренными изменениями в систематике группы.

На текущий момент для территории Республики Северная Осетия-Алания существует ряд работ, имеющих преимущественно фаунистический и таксономический характер (Кучиев, 1982, 1984, 1985, 2006; Бабенко, 1987; Потапов, Стебаева, 1990; Кременица, 2002). Среди них работы Кучиева были проведены непосредственно в Цейском ущелье, но охватывали область альпийских и субальпийских поясов. На основе этих данных и собственного материала впоследствии был выпущен дополненный каталог коллембол, известных для Северной Осетии (Antipova, Babenko, 2022). Имеется также недавняя работа Кузнецо-

вой с соавторами (2019), в которой на основе интенсивных количественных сборов был проведен сравнительный анализ структуры видового разнообразия коллембол зрелых сосновых лесов Кавказа и Русской равнины. При этом часть материала была собрана в сосняке, расположенном на высоте 1676 м над ур. м. всего в 5 км вниз по долине от наших модельных участков. Суммарно для двух районов Кавказа (четыре разных сосняка) авторами было выявлено 79 видов коллембол, а локальное видовое богатство варьировало от 36 до 46 видов. В наиболее зрелых сосняках Цейского ущелья, обследованных нами (участки VIII–X), было обнаружено от 27 до 36 видов (всего 48), что сравнимо, хотя и уступает уровню разнообразия, отмеченному в регионе Кузнецовой с соавторами (2019). При этом плотность населения в лесных сообществах на обследованном нами профиле была несколько выше ( $385.2\text{--}547.2$  vs  $181.8\text{--}345.8^1$  экз./дм<sup>2</sup>). Состав ценотических фаун на уровне массовых видов достаточно сходен во всех сравниваемых сосновых лесах Кавказа (табл. 5), но это сходство в первую очередь связано с доминированием таких обычных для восточно-европейских лесов видов, как *Isotomiella minor*, *Parisotoma notabilis*, *Lepidocyrtus* cf. *lignorum* и некоторых других. Сравнение полных видовых списков, напротив, свидетельствует о достаточно изолированном положении обследованных перигляциальных лесных группировок, причем не только в фаунистическом плане, но и на уровне населения (рис. 9). Конечно, эти различия, по крайней мере частично, могут быть связаны с разницей в высотном положении сравниваемых сообществ, как было показано для разновысотных сосняков Теберды (Добролюбова, 1995). Кроме того, группировки ногохвосток, как правило, весьма чувствительны к локальным условиям и сезонности учетов (Ponge et al., 1993; Сараева и др., 2015 и др.). Поэтому однозначно утверждать, что все эти особенности связаны лишь с относительной “молодостью” даже наиболее старых из обследованных лесных сообществ, конечно нельзя. Но нельзя и исключить определенную вероятность такой связи.

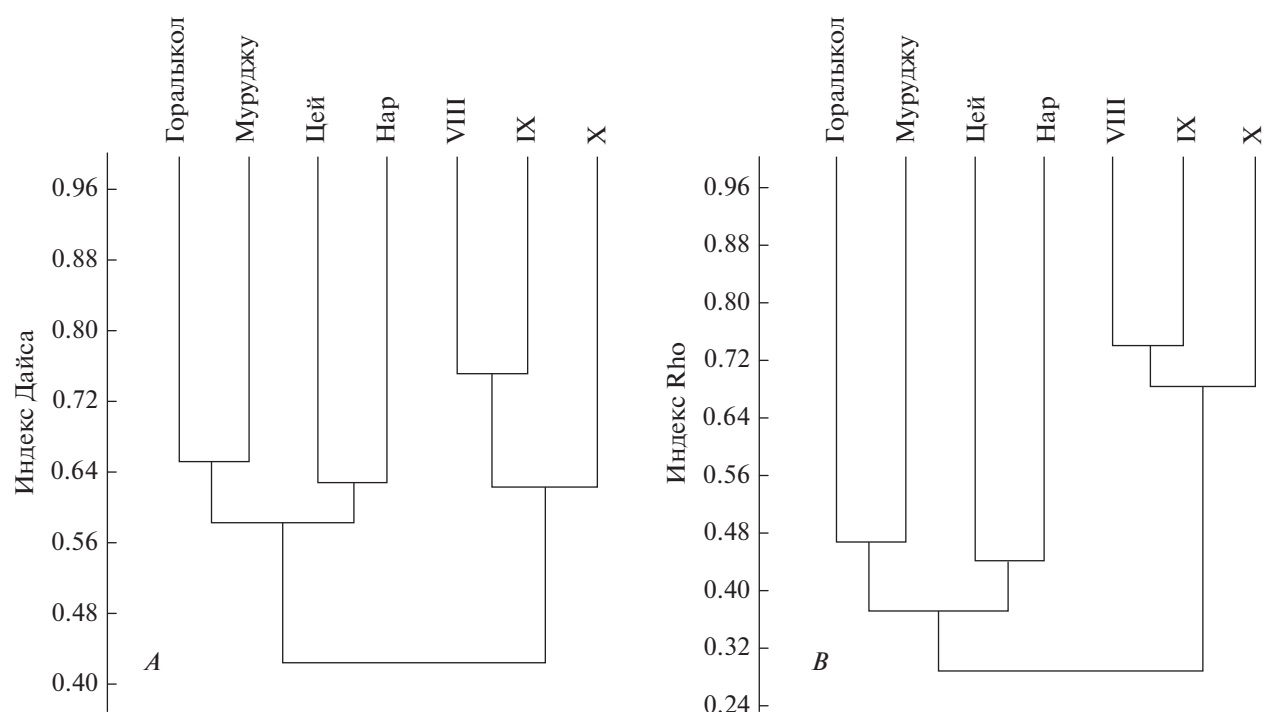
Резюмируя, можно утверждать, что перигляциальные комплексы коллембол демонстрируют высокую специфичность не только на региональном, но и на локальном уровнях. Заселение оголенных поверхностей начинается сразу после отступления ледника. При этом группировки коллембол самых первых этапов постгляциальной сукцессии, до появления развитой растительности, численно бедны, но весьма специфичны. Дальнейшие смены населения коллембол происходят довольно быстро, и в течение первых 7 лет их группировки могут неоднократно ме-

<sup>1</sup> Рассчитано на основе данных, приведенных в цитируемой работе.

**Таблица 5.** Массовые виды (доминанты и субдоминанты) ногохвосток сосновых лесов двух районов Северного Кавказа

| Вид                                     | Тебердинский заповедник |             | Северо-Осетинский заповедник |             |             |             |             |
|-----------------------------------------|-------------------------|-------------|------------------------------|-------------|-------------|-------------|-------------|
|                                         | Горалыкол*              | Муруджу*    | Цей*                         | Нар*        | участок VII | участок IX  | участок X   |
| <i>Ceratophysella</i> sp.               | 1.7                     | 0.1         | <b>12.3</b>                  | 0.8         | <b>13.0</b> | <b>12.9</b> | <b>23.4</b> |
| <i>Folsomia ksenemani</i>               | 2.4                     | <b>22.7</b> | <b>16.2</b>                  | 0.7         | —           | <b>4.4</b>  | 0.1         |
| <i>F. manolachei</i>                    | <b>4.8</b>              | <b>8.7</b>  | —                            | —           | —           | —           | —           |
| <i>F. quadrioculata</i>                 | —                       | —           | <b>6.7</b>                   | —           | —           | —           | —           |
| <i>Isotomiella minor</i>                | <b>14.0</b>             | <b>10.2</b> | <b>12.9</b>                  | <b>9.3</b>  | <b>34.8</b> | <b>32.9</b> | <b>19.4</b> |
| <i>Lepidocyrtus</i> cf. <i>lignorum</i> | <b>10.6</b>             | <b>9.0</b>  | <b>4.3</b>                   | <b>19.0</b> | —           | —           | 0.1         |
| <i>Megalothorax</i> sp.                 | <b>23.5</b>             | —           | <b>9.8</b>                   | <b>4.8</b>  | 0.1         | 3.0         | <b>6.4</b>  |
| <i>Mesaphorura hylophila</i>            | 0.8                     | <b>4.4</b>  | 0.2                          | 0.2         | 0.2         | —           | —           |
| <i>M. tenuisensillata</i>               | 0.2                     | 0.1         | 2.0                          | 0.3         | <b>18.8</b> | 2.5         | 1.5         |
| <i>Oligaphorura absoloni</i>            | 0.4                     | 0.2         | 1.2                          | 0.8         | 1.9         | 1.4         | <b>8.6</b>  |
| <i>Parisotoma notabilis</i>             | <b>10.4</b>             | <b>18.5</b> | <b>11.2</b>                  | <b>16.8</b> | <b>13.0</b> | <b>20.5</b> | <b>24.9</b> |
| <i>Protaphorura sakatoi</i>             | 0.1                     | —           | <b>6.4</b>                   | 1.4         | —           | 0.3         | —           |
| <i>Pygmarrhopalites secundarius</i>     | 0.9                     | 0.2         | —                            | <b>13.4</b> | —           | —           | —           |
| <i>Tomocerina minuta</i>                | 2.1                     | <b>6.1</b>  | 0.1                          | 3.5         | —           | —           | —           |
| <i>Tomocerus vulgaris</i>               | <b>12.1</b>             | 0.4         | 2.1                          | 2.3         | 0.2         | 0.3         | 0.7         |
| <i>Vertagopus</i> sp.                   | —                       | —           | —                            | <b>5.1</b>  | 3.3         | 2.3         | 2.6         |
| <i>Willemia anophthalma</i>             | 0.5                     | 0.5         | 0.2                          | 0.2         | <b>10.1</b> | 3.3         | <b>6.1</b>  |

Примечания. \* по: Кузнецова и др., 2019. Доминанты и субдоминанты отдельных сообществ выделены жирным шрифтом.


**Рис. 9.** Кластерный анализ фаунистического (А) и ценотического (В) сходств группировок коллембол сосновых лесов нескольких районов Северного Кавказа и обследованных перигляциальных участков Цейского ущелья (VIII–X), по индексу Дайса (Dice) и по индексу Rho соответственно.

няться. На промежуточных этапах сукцессии, представленных травянисто-кустарниковым ценозом, возможно проявление экотонного эффекта, выражающегося в резком повышении видового разнообразия и в пике численности. Несмотря на присутствие и доминирование видов с широким распространением, группировки коллембол даже самых поздних лесных стадий обладают весьма значительным своеобразием, отличающим их от других лесных сообществ данного региона.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны И.С. Бушуевой (Институт географии РАН, Москва) за создание подробной карты перигляциальных зоны разного возраста Цейского ледника, а также руководству Северо-Осетинского государственного заповедника, О.И. Дзалаеву и К.П. Попову, и егерям заповедника за предоставленную возможность провести наше исследование и неоценимую помощь в организации полевых работ. За содействие в сборе материалов благодарим Н.А. Воронцову, О.Л. Макарову и Д.М. Палатова. Особую признательность выражаем М.Б. Потапову за консультации при уточнении определений ряда видов и С.И. Головачу за редактирование английской версии резюме. Также мы признательны Н.А. Кузнецовой за ценные советы при работе над рукописью и редколлегии журнала за внимание, уделенное нашей статье.

### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (РНФ), грант № 22-24-00162 “По пятам отступающих ледников Кавказа: первичные сукцессии сообществ членистоногих”.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бабенко А.Б., 1984. Формирование населения почвообитающих микроартропод на отвалах горной промышленности. Дис. ... канд. биол. наук. Москва: ИЭМЭЖ РАН имени А.Н. Северцова. 181 с.
- Бабенко А.Б., 1987. Новые виды коллембол рода *Tuphogastrura* (Collembola, Hypogastruridae) из пещер Советского Союза // Зоологический журнал. Т. 66. № 3. С. 463–472.
- Бабенко А.Б., Пономарев А.В., 2023. Пауки (Aranei) перигляциальных ландшафтов Цейского ущелья (Кавказ, Северная Осетия-Алания) // Зоологический журнал. Т. 102. № 3. С. 251–265.
- Бушуева И.С., Соломина О.Н., 2012. Колебания ледника Кашкаташ в XVII–XXI вв. по картографическим, дендрохронологическим и лихенометрическим данным // Лед и Снег. Т. 118. № 2. С. 121–130.
- Бушуева И.С., 2013. Колебания ледников на Центральном и Западном Кавказе по картографическим, историческим и биоиндикационным данным за последние 200 лет. Дис. ... канд. биол. наук. Москва: Институт географии РАН. 169 с.
- Бушуева И.С., Соломина О.Н., Жомелли В., 2015. История ледника Алибек по данным дистанционного зондирования, биоиндикации,  $^{14}\text{C}$  и  $^{10}\text{Be}$  датирования // Лед и Снег. Т. 55. № 3. С. 97–106.
- Добролюбова Т.В., 1987. Структура и динамика населения коллембол горных лесных почв Северо-Западного Кавказа. Дис. ... канд. биол. наук. Москва: МПГИ имени В.И. Ленина. 268 с.
- Добролюбова Т.В., 1988. Особенности населения коллембол горных сосновых лесов Теберды // Экология микроартропод лесных почв. Отв. ред. Н.М. Чернова. Москва: Наука. С. 60–65.
- Добролюбова Т.В., 1995. Особенности населения коллембол (Apterygota; Collembola) горных сосновых лесов, расположенных на разной высоте над уровнем моря // Экология. № 2. С. 161–163.
- Кременица А.М., 2002. Микроартроподы пастбища равнинной части Северной Осетии // Проблемы почвенной зоологии. Отв. ред. Б.Р. Стриганова. Москва: Товарищество научных изданий КМК. С. 215–216.
- Кузнецова Н.А., 2007. Многолетняя динамика популяций коллембол в лесной и производной экосистемах // Зоологический журнал. Т. 86. № 1. С. 30–43.
- Кузнецова Н.А., Бокова А.И., Сараяева А.К., Швеевкова Ю.Б., 2019. Структура видового разнообразия почвенных ногохвосток (Hexapoda, Collembola) сосновых лесов Кавказа и русской равнины: мультимасштабный подход // Зоологический журнал. Т. 98. № 2. С. 149–162.
- Кучиев И.Т., 1982. Коллемболы высокогорных почв Северной Осетии // Антропогенное воздействие на фауну почв. Москва: МПГИ имени В.И. Ленина. С. 43–45.
- Кучиев И.Т., 1984. Коллемболы высокогорий Северо-Осетинского заповедника // Фауна и экология ногохвосток. Отв. ред. М.С. Гиляров, Н.М. Чернова. Москва: Наука. С. 99–100.
- Кучиев И.Т., 1985. Коллемболы высокогорных лугов Северной Осетии // 9 Международный colloquium по почвенной зоологии: Тез. докл. Вильнюс. С. 356.
- Кучиев И.Т., 2006. Аннотированный список коллембол Северо-Осетинского заповедника // Труды Северо-Осетинского государственного природного заповедника. Владикавказ: Перо & кисть. Вып. 1. С. 138–141.
- Макарова О.Л., Бабенко А.Б., Палатов Д.М., 2023. Сукцессии сообществ членистоногих при отступании ледников центрального Кавказа. Первые результаты // Экологическая безопасность и сохранение генетических ресурсов растений и животных. Материалы XIV Всероссийской научной конференции с международным участием (13–18 мая 2023 г.). Т. 1. Владикавказ: Северо-Осетинский государственный университет имени К.Л. Хетагурова. С. 151–157.
- Потапов М.Б., Стебаева С.К., 1990. Виды рода *Anurophorus* Nicolet, 1842 (Collembola: Isotomidae, Anurophorinae) фауны СССР // Таксономия насекомых и гельминтов. Новосибирск. С. 15–48.

- Сараева А.К., Потапов М.Б., Кузнецова Н.А., 2015. Разномасштабное распределение коллембол (Collembola) в однородном напочвенном покрове: сфагновый мох // Зоологический журнал. Т. 94. № 5. С. 517–537.
- Стебаева С.К., 1970. Жизненные формы ногохвосток (Collembola) // Зоологический журнал. Т. 49. № 2. С. 1437–1455.
- Стебаева С.К., Андриевский В.С., 1987. Ногохвостки (Collembola) и панцирные клещи (Oribatei) на бурогольных отвалах Сибири // Зоологический журнал. Т. 76. № 9. С. 1004–1015.
- Antipova M.D., Babenko A.B., 2022. An annotated checklist of the springtails (Hexapoda: Collembola) recorded from the foothill and mountain parts of the Republic of North Ossetia–Alania, North Caucasus, Russia // Russian Entomological Journal. V. 31. № 4. P. 331–345.
- Bretfeld G., 1999. Synopses on Palaearctic Collembola. V. 2. Symphypleona // Abhandlungen und Berichte des Naturkundemuseums, Görlitz. Bd. 71. Hf. 1. 318 S.
- Dunger W., 1968. Die Entwicklung der Bodenfauna auf rekultivierten Kippen und Halden des Braunkohlentagebaues. Ein Beitrag zur Standortdiagnose // Abhandlungen und Berichte des Naturkundemuseums, Görlitz. Bd. 43. Hf. 1. 256 p.
- Dunger W., Schulz H.J., Zimdars B., Hohberg K., 2004. Changes in collembolan species composition in Eastern German mine sites over fifty years of primary succession // Pedobiologia. V. 48. P. 503–517.
- Ficetola G.F., Marta S., Guerrieri A., Gobbi M., Ambrosini R., et al., 2021. Dynamics of Ecological Communities Following Current Retreat of Glaciers // Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics. V. 52. P. 405–426.
- Fjellberg A., 1989. Redescription of *Manckeziella psocoides* Hammer, 1953 and discussion of its systematic position (Collembola, Mackenziellidae). In: R. Dallai (Ed.) 3rd International Seminar on Apterygota. Siena. P. 93–105.
- Flø D., Hågvar S., 2013. Aerial dispersal of invertebrates and mosses close to a receding Alpine glacier in Southern Norway // Arctic, Antarctic, and Alpine Research. V. 45. P. 481–490.
- Hågvar S., 2012. Primary succession in glacier forelands: How small animals conquer new land around melting glaciers // International Perspectives on Global Environmental Change. Young S.S., Silvern S.E. (Eds). Intech Open Access Publisher. UK: London. P. 151–172.
- Hågvar S., 2010. Primary Succession of Springtails (Collembola) in a Norwegian Glacier Foreland // Arctic, Antarctic, and Alpine Research. V. 42. P. 422–429.
- Hågvar S., Gobbi M., 2022. The role of arthropods in early colonization near melting glaciers: Contradictions between ecological assumptions and recent study results // Acta Oecologica. V. 114. № 103820. P. 1–5.
- Hågvar S., Gobbi M., Kaufmann R., Ingimarsdóttir M., Caccianiga M. et al., 2020. Ecosystem Birth near Melting Glaciers: A Review on the Pioneer Role of Ground-Dwelling Arthropods // Insects. V. 11. № 644. P. 1–34.
- Hågvar S., Solhøy T., Mong C.E., 2009. Primary Succession of Soil Mites (Acari) in a Norwegian Glacier Foreland, with Emphasis on Oribatid Species // Arctic, Antarctic, and Alpine Research. V. 41. P. 219–227.
- Hammer Ø., Harper D. A. T., Paul D.R., 2001. Past: paleontological statistics software package for education and data analysis // Palaeontologia Electronica. V. 4. № 1. P. 1–9.
- Hawes T.C., 2008. Aeolian fallout on recently deglaciated terrain in the high Arctic // Polar Biology. V. 31. P. 295–301.
- Hawes T.C., Worland M.R., Convey P., Bale J.S., 2007. Aerial dispersal of springtails on the Antarctic Peninsula: implications for local distribution and demography // Antarctic Science. V. 19. P. 3–10.
- Hock R., Bliss A., Marzeion B., Giesen R.H., Hirabayashi Y., et al., 2019. GlacierMIP – A model intercomparison of global-scale glacier mass-balance models and projections // Journal of Glaciology. V. 65. № 251. P. 453–467.
- Hodkinson I.D., Coulson S.J., Webb N.R., 2004. Invertebrate community assembly along proglacial chronosequences in the high Arctic // Journal of Animal Ecology. V. 73. P. 556–568.
- Hodkinson I.D., Webb N.R., Coulson S.J., 2002. Primary community assembly on land – the missing stages: why are the heterotrophic organisms always there first? // Journal of Ecology. V. 90. P. 569–577.
- Kaufmann R., 2001. Invertebrate succession on an alpine glacier foreland // Ecology. V. 82. № 8. P. 2261–2278.
- Kaufmann R., Fuchs M., Gosterxeier N., 2002. The Soil Fauna of an Alpine Glacier Foreland: Colonization and Succession // Arctic, Antarctic, and Alpine Research. V. 34. P. 242–250.
- König T., Kaufmann R., Scheu S., 2011. The formation of terrestrial food webs in glacier foreland: Evidence for the pivotal role of decomposer prey and intraguild predation // Pedobiologia. V. 54. P. 147–152.
- Lafooraki E.Y., Hajizadeh J., Antipova M., Kremenitsa A., Shayanmehr M., Potapov M., Hosseini R., 2020. *Vertagopus* (Collembola, Isotomidae) of Iran and Caucasus // Zootaxa. V. 4786. № 4.
- Matthews J.A., Vater A.E., 2015. Pioneer zone geo-ecological change: Observations from a chronosequence on the Storbreen glacier foreland, Jotunheimen, southern Norway // Catena. V. 135. P. 219–230.
- Pomorski R.J., 2000. *Mackenziella psocoides* Hammer, 1953 (Collembola, Mackenziellidae) w Polsce // Izegład zoologiczny. V. 3. № 4. P. 241–242.
- Potapov M.B., 2001. Synopses on Palaearctic Collembola. V. 3. Isotomidae // Abhandlungen und Berichte Naturkundemuseums, Görlitz. Bd. 73. Hf. 2. 603 S.
- Ponge J.F., Arpin P., Vannier G., 1993. Collembolan response to experimental perturbations of litter supply in a temperate forest ecosystem // European Journal of Soil Biology. V. 29. № 3–4. P. 141–153.
- Raso L., Sint D., Mayer R., Plangg S., Recheis T., et al., 2014. Intraguild predation in pioneer predator communities of alpine glacier forelands // Molecular Ecology. V. 23. P. 3744–3754.
- Roe G.H., Baker M.B., Herla F., 2017. Centennial glacier retreat as categorical evidence of regional climate change // Nature Geoscience. V. 10. P. 95–99.
- Rosero P., Crespo-Pérez V., Espinosa R., Andino P., Barragán Á., et al., 2021. Multi-taxa colonisation along the foreland



- of a vanishing equatorial glacier // *Ecography*. V. 44. P. 1010–1021.
- Seniczak A., Solhøy T., Seniczak S., 2006. Oribatid mites (Acari: Oribatida) in the glacier foreland at Hardangerjøkulen (Norway) // *Biological letters*. V. 43. № 2. P. 231–235.
- Skubała P., Gulvik M., 2005. Pioneer oribatid mite communities (Acari, Oribatida) in newly exposed natural (glacier foreland) and anthropogenic (post-industrial dump) habitats // *Polish journal of ecology*. V. 53. № 3. P. 395–407.
- Sint D., Kaufmann R., Mayer R., Traugott M., 2019. Resolving the predator first paradox: Arthropod predator food webs in pioneer sites of glacier forelands // *Molecular Ecology*. V. 28. P. 336–347.
- Solomina O.N., Alexandrovskiy A.L., Zazovskaya E.P., Konstantinov E.A., Shishkov V.A., et al., 2022. Late-Holocene advances of the Greater Azau Glacier (Elbrus area, Northern Caucasus) revealed by <sup>14</sup>C dating of paleosols // *The Holocene*. V. 32. № 5. P. 468–481.
- Tielidze L.G., Nosenko G.A., Khromova T.E., Paul F., 2022. Strong acceleration of glacier area loss in the Greater Caucasus between 2000 and 2020 // *The Cryosphere*. V. 16. P. 489–504.
- Valle B., Cucini C., Nardi F., Caccianiga M., Gobbi M., et al., 2021. *Desoria calderonis* sp. nov., a new species of alpine cryophilic springtail (Collembola: Isotomidae) from the Apennines (Italy), with phylogenetic and ecological considerations // *European Journal of Taxonomy*. V. 787. P. 32–52.
- Valle B., di Musciano M., Gobbi M., Bonelli M., Colonnelli E., et al., 2022. Biodiversity and ecology of plants and arthropods on the last preserved glacier of the Apennines mountain chain (Italy) // *The Holocene*. V. 32. P. 853–865.
- Zemp M., Huss M., Thibert E., Eckert N., McNabb R., et al., 2019. Global glacier mass changes and their contributions to sea-level rise from 1961 to 2016 // *Nature*. V. 568. P. 382–386.

## THE FORMATION OF SPRINGTAIL ASSEMBLAGES (HEXAPODA, COLLEMBOLA) ALONG A RETREATING TSEY GLACIER, NORTH OSSETIA – ALANIA

M. D. Antipova<sup>1, \*</sup>, A. B. Babenko<sup>1, \*\*</sup>

<sup>1</sup>Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia

\*e-mail: antimar.2410@gmail.com

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

Successional changes in springtail communities were studied along a retreating Tsey Glacier at 2336 to 2071 m a.s.l. Springtails were collected from 10 sites of different ages ranging from 1 to 170 years. The sites covered the main stages of surface overgrowth, from a bare ground through a grassy-shrub stage to mixed and then mature pine forests. Springtails appeared already during the first year after the glacier's retreat and were represented by a species of the genus *Desoria*, a peculiar inhabitant of bare rocky-sandy soils. During the first 7–14 years of succession, rapid changes in population and species composition repeatedly occurred. Both abundance and species diversity of springtails sharply increased at the grassy-shrub stage (14 years) and reached their maximum at later ones. Starting with this intermediate stage, springtail assemblages were primarily composed of widespread generalists belonging to euedaphic and hemiedaphic life forms. Beginning from this point, the pace of succession gradually slowed down. Approximately 100 years since, springtail communities reached a level of diversity similar to that found in mature mountain forest communities in the region. However, their species composition and structure remained quite distinctive. A comparison with similar foreign studies showed the composition of periglacial springtail communities to exhibit high-level regional specificity.

**Keywords:** springtails, primary succession, pioneer species, glacier forelands, Caucasus

УДК 597.2/.5 597.55

## АРХИТЕКТОНИКА МЕЗОНЕФРОСА СЕНЕГАЛЬСКОГО МНОГОПЁРА (*POLYPTERUS SENEGALUS* (CUVIER 1829), POLYPTERIFORMES)

© 2023 г. Е. Г. Евдокимов<sup>а</sup>, \*, Е. А. Флёрова<sup>а</sup>, \*

<sup>а</sup>Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования  
“Ярославский государственный университет имени П.Г. Демидова”, Ярославль, 150003 Россия

\*e-mail: skrad200052@yandex.ru

Поступила в редакцию 25.07.2023 г.

После доработки 30.07.2023 г.

Принята к публикации 13.08.2023 г.

Методом послойных серийных гистологических срезов впервые проведена реконструкция мезонефроса *P. senegalus*. Показано, что распределение структур нефрона и кроветворной ткани органа сходно с распределением данных структур у лучепёрых рыб. Наибольшая доля кроветворной ткани локализована на краниально-вентральном полюсе органа. Наибольшее количество почечных телец, которые имеют наименьшую площадь поверхности и которые наиболее удалены один от другого, обнаружено в каудальной части мезонефроса. Такое расположение структурных единиц почки в совокупности с особенностями васкуляризации органа (положение экстраорганных и множественное ветвление внутриорганных сосудов) позволяет создать достаточное артериальное давление для эффективного выделения первичной мочи, что приближает почку *P. senegalus* к мезонефросу земноводных. Данные признаки эволюционно закрепились в базальных группах лучепёрых рыб и сохранились в процессе эволюционного развития, проявляясь у эволюционно молодых видов данной группы.

**Ключевые слова:** микроанатомия, почечные капсулы, эволюция

**DOI:** 10.31857/S004451342312005X, **EDN:** GRIKIM

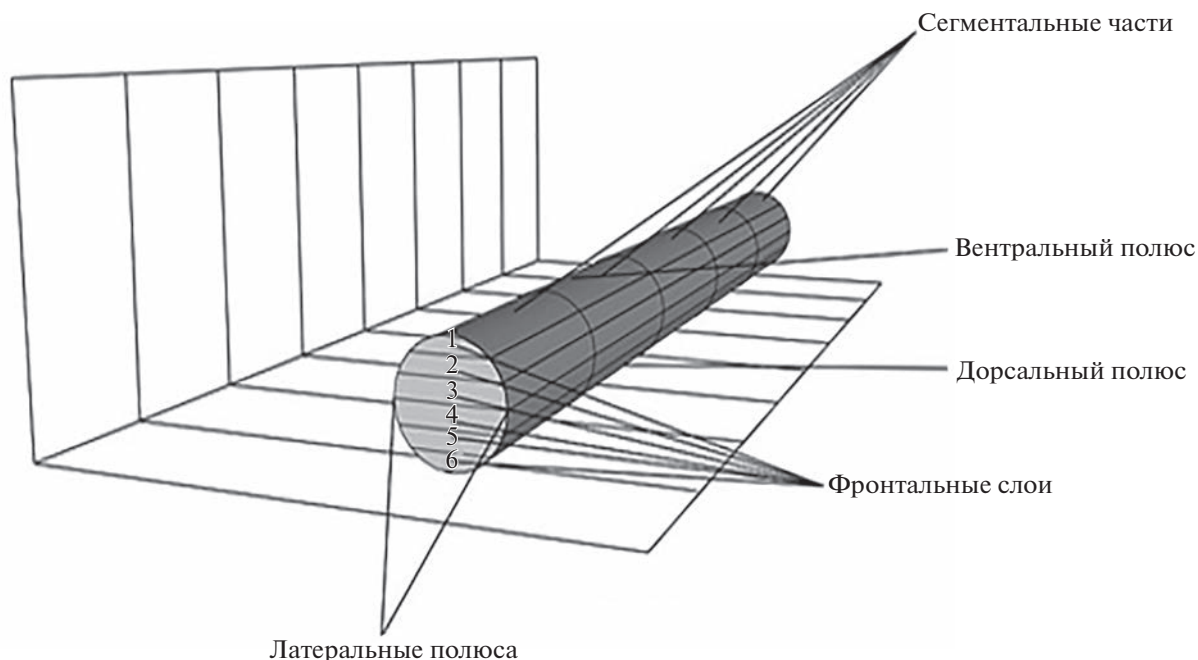
*Polypterus senegalus* (Cuvier 1829) относится к группе амфибиоподобных рыб, использующих наземную локомоцию на определенных стадиях жизненного цикла (Standen et al., 2016). *P. senegalus* представляет значительный филогенетический интерес, т.к. имеет уникальное положение в эволюционном древе костистых рыб, представляя единственную базальную кладу лучепёрых рыб (Standen et al., 2016; Betancur et al., 2017; Lutek et al., 2022). Поэтому можно предполагать, что данная группа животных имеет анцестральные признаки, сохранившиеся у эволюционно более молодых форм, и конвергентно приобретает черты строения, характерные для земноводных (Near et al., 2012). Изучение многопёров дает уникальную возможность дополнить данные о разделении выделительной и гемопоэтической функций (Björge, Koppang, 2022).

Почки лучепёрых рыб имеют форму ленты и простираются вдоль всего тела до анального плавника, располагаясь на дорсальной стенке брюшной полости (Держинский, 2005). Реконструкция мезонефроса более трудоемкая процедура по сравнению с реконструкцией органов брюшной полости рыб, поэтому исследования, посвященные описанию архитектуры мезонефроса рыб,

единичны. В настоящее время построены модели для двоякодышащего темного протоптера (*Protopterus dolli* (Boulenger 1900)) и белого амура (*Ctenopharyngodon idella* (Valenciennes 1844)) – представителя Neopterygii (Ojeda et al., 2006; Mokhtar, 2021).

Данное исследование является продолжением цикла работ по изучению микроанатомии и ультраструктуры мезонефроса примитивных рыб, к которым относится *P. senegalus*. Ранее изучены микроанатомия медиальной части мезонефроса, ультраструктура нефрона и клеток интерстиция почек *P. senegalus* (Flerova, Evdokimov, 2022).

Данные по архитектонике мезонефроса *P. senegalus* значительно дополняют сравнительно-анатомические эволюционные ряды, описывающие изменения устройства почки в ходе перехода многоклеточных первичноводных животных к наземному образу жизни. Полученные результаты позволят расширить понимание физиологических особенностей и филогенетического положения изучаемого вида. В практическом аспекте изучение архитектуры почки позволит расширить данные, используемые в эволюционной ме-



**Рис. 1.** Схема разделения мезонефроса на сегментальные части и фронтальные слои. Номера фронтальных слоев соответствуют номерам в табл. 1.

дицине при изучении нефропатологий (Chevalier, 2017).

Цель работы — изучение особенностей архитектоники мезонефроса *Polypterus senegalus* (Cuvier 1829) (Polypteridae, Polypteriformes, Actinopterygii).

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

**Отбор проб.** В работе использовали выборку из трех половозрелых диплоидных самок *Polypterus senegalus* Cuvier 1829, в возрасте 2+.

Исследованные особи (общая длина (TL):  $13.02 \pm 1.29$  см ( $\bar{x} \pm std$ ), масса (TM):  $13.78 \pm 0.61$  г ( $\bar{x} \pm std$ )) были приобретены у специалистов по разведению многопёра. В Россию рыбу доставляли из республики Нигер. Транспортировка осуществлялась в специальных контейнерах с принудительной аэрацией, температура воды составляла  $23 \pm 0.5^\circ\text{C}$ .

**Получение серийных срезов.** Рыбы проходили акклимацию в аэрируемых, проточных стационарных аквариумах, объемом 200 л, с температурой воды  $23 \pm 0.5^\circ\text{C}$ . Ежедневное кормление проводили крупным мотылем (ООО “Любимчик”, Россия).

Перед разрушением мозга каждой особи вводили анестетик — бензокаин (Merck Life Science LLC, Германия). После чего проводили измерение длины и массы тела. Далее рассекали дор-

сальную поверхность тела рыб и иссекали мезонефрос.

Образцы фиксировали в 2.5% глутаральдегиде в 0.1 М фосфатном буфере (Servicebio Technology, Ltd, Китай). Далее для дегидратации проводили пробы через серию спиртов (АО “ЭКОС-1”, Россия). Дегидратированные пробы помещали в ксиол (АО “ЭКОС-1”, Россия), а впоследствии в парафин (ГК “Биовитрум”, Россия) в соответствии со стандартной методологией (Тимакова и др., 2014).

Для реконструкции орган разделен на 5 сегментальных частей (I, II — краниальные; III — медиальная; IV, V — каудальные), нумерация частей начинается от участка мезонефроса, расположенного у жаберных дуг (краниальная часть), и заканчивается участком мезонефроса, расположенным в каудальной части тела. Такое разделение почки позволило эффективно описывать “горизонтальное (кранио-каудальное) количественное распределение” описываемых структур (рис. 1).

Тонкие срезы (7 нм) изготовлены с помощью микротомы Slide 2003 PFM medical (PFM Medical, Германия). Серийные срезы сегментальных частей выполнены во фронтальной плоскости. Всего было получено 526 срезов для каждого отобранного органа. Срезы размещены на предметных стеклах, депарафинизированы и окрашены Гематоксилином-эозином (ООО “Кемикал Лайн”, Россия) (Тимакова и др., 2014). При помощи светового микроскопа Micromed-6 (ООО “Микро-

мед”, России) с цифровой камерой (видеоокуляром) Tour Cam 5.1 (ООО “Микромед”, Россия) для каждого среза получена серия цифровых фотографий. Морфометрический анализ проводился с помощью ПО JMicroVision v1.2.7 Copyright © 2002–2008 (Roduit, 2005).

По каждой исследуемой части мезонефроса получены вертикальные серии срезов. Для удобства анализа и сравнения результатов для каждой части почки серии срезов разделены на шесть фронтальных слоев. Нумерация слоев начинается от дорсальной к вентральной части мезонефроса (рис. 1). Данное разделение позволяет описывать вертикальное количественное распределение структур мезонефроса.

Измеряли площадь кроветворной и нефрогенной тканей, диаметр почечных телец и расстояние между соседними капсулами. Проводили подсчет количества почечных телец на каждом слое мезонефроса.

На серийных срезах выявили срезы наибольшего диаметра почечного тельца, включающего гломерулус и капсулу Шумлянско–Боумена. Далее с помощью стандартной формулы площади поверхности шара рассчитали площадь внешней поверхности почечных телец, допуская, что форма почечного тельца приближена к форме сферы. На серийных срезах измеряли расстояние между соседними капсулами, учитывали количество почечных телец на каждом фронтальном слое мезонефроса. Плотность почечных телец рассчитывали как отношение количества почечных телец к общей площади среза.

Трехмерную реконструкцию взаимного расположения сосудистого русла и почечных телец проводили с помощью программы Reconstruct (Nicolas Roduit). Для этого использовали серии цифровых фотографий срезов от дорсального к вентральному полюсу органа, выделяли нужные структуры и формировали изображение.

**Статистический анализ.** В работе результаты представлены в виде средних значений и их ошибок ( $\bar{x} \pm \sigma$ ) по каждому сектору мезонефроса. Сектора мезонефроса выделяли на основе положения исследуемого участка во фронтальном слое и сегментальной части. Между секторами проводили попарное исследование статистической значимости различий средних значений описываемых структур мезонефроса.

Статистическую значимость оценивали с помощью двухфакторного дисперсионного анализа. Для проверки нулевой гипотезы об отсутствии влияния факторов (сегментальных частей и фронтальных слоев) на целевые переменные использовали параметрический двухфакторный дисперсионный анализ. Для проведения множественных апостериорных сравнений средних значений переменных применяли критерий Тьюки. Для про-

верки нулевой гипотезы о нормальности распределения остатков дисперсионного анализа применяли критерий Шапиро–Уилка.

Для оценки статистической значимости корреляционной связи исследуемых признаков при наличии нормального распределения применяли критерий Пирсона, а при отсутствии нормального распределения – критерий Спирмена. При этом нулевая гипотеза указывала на отсутствие статистически значимой связи между переменными. Для оценки нормальности применяли критерий Шапиро–Уилка. Адекватность результатов, полученных с помощью корреляционных тестов, оценивали с использованием попарных диаграмм рассеивания.

Критический уровень значимости при использовании всех вышеуказанных тестов принимался равным  $\alpha \leq 0.05$ . Для обработки результатов применяли следующее программное обеспечение: MS Excel 2016, IPython 7.19.0, Python 3.8.5, Statistica TIBCO Software 2017. Version 13.

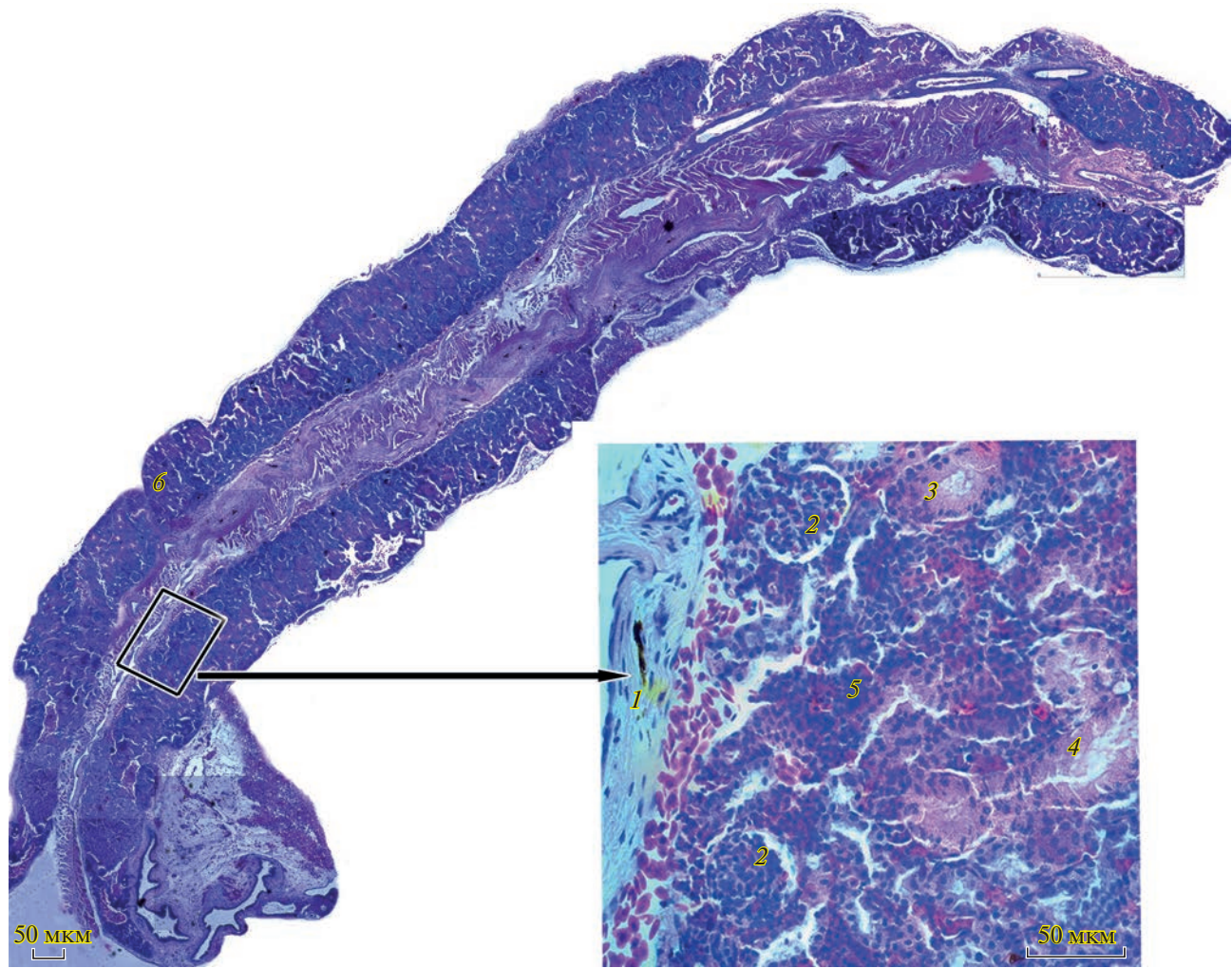
## РЕЗУЛЬТАТЫ

**Архитектоника мезонефроса.** Строма мезонефроса *P. senegalus* состоит из ретикулярной ткани, в которой располагаются клетки крови, образуя интерстиций органа. Интерстиций окружает сосуды и нефроны. В латеральных зонах во всех сегментах органа были обнаружены участки кроветворной ткани без нефрогенных структур, такие участки условно были названы “островковой кроветворной тканью” (рис. 2). В кранио-каудальном направлении в первом слое островковая ткань выявлена лишь в первом сегменте почки. В остальных фронтальных слоях наблюдалось уменьшение доли островковой кроветворной ткани от краниальной части мезонефроса к медиальной части с последующим увеличением в каудальных частях. Наибольшая доля островковой кроветворной ткани выявлена в I краниальной части (табл. 1).

В дорсовентральном направлении не выявлено закономерности послойного распределения островковой гемопоэтической ткани, наибольшая ее доля обнаружена в 6 фронтальном слое (табл. 1).

Общее количество почечных телец в мезонефросе *P. senegalus* составляет  $19861 \pm 739$  шт. Наименьшее количество почечных телец наблюдается в I сегментальной части ( $1793 \pm 37$  шт.). Наибольшее количество отмечено в V сегментальной части ( $4794 \pm 187$  шт.). Для всех сегментов мезонефроса характерна кластеризация почечных телец численностью от 2 до 4 единиц (рис. 3). В кранио-каудальном направлении количество кластеров, в которых встречалось четыре почечных





**Рис. 2.** Микроанатомия почки. Основные структурные единицы: 1 – эстраорганный магистральный сосуд, 2 – почечное тельце, 3 – проксимальный каналец, 4 – дистальный каналец, 5 – почечный интерстиций, 6 – островковая кроветворная ткань.

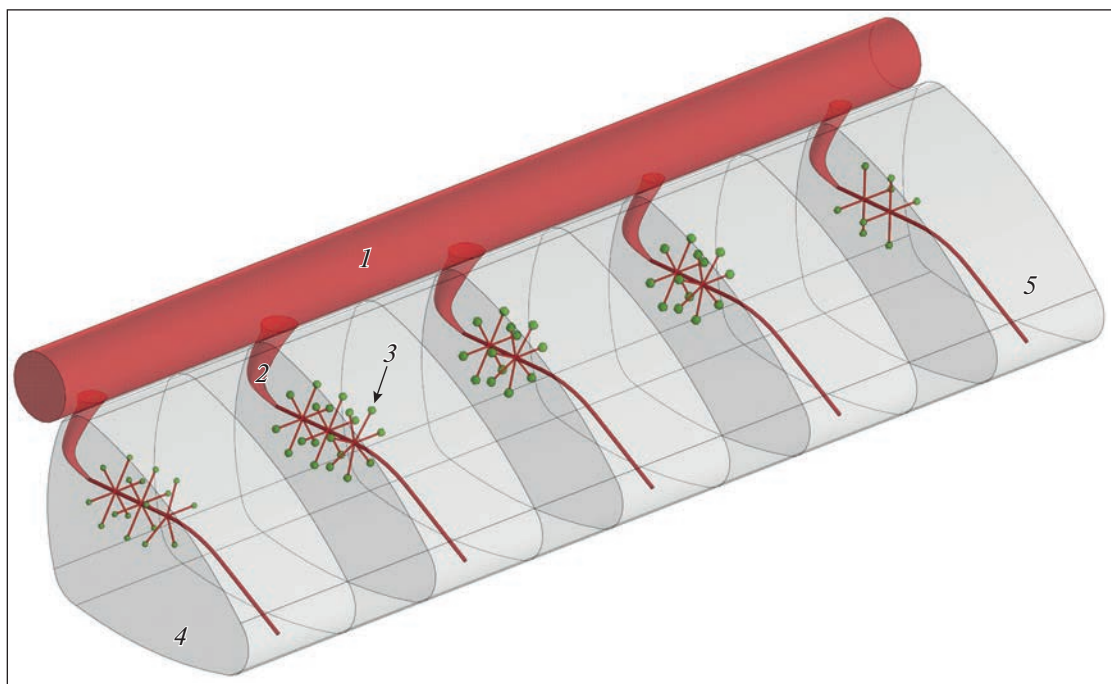
тельца, возрастает в медиальной и каудальных частях мезонефроса.

Количество почечных телец в кранио-каудальном направлении в зависимости от слоя изменяется разнонаправлено. В 1, 2 и 6 слоях количество

почечных телец возрастает от I к III сегментальной части, затем, от III к V части происходит снижение данного показателя. В 3 и 5 слое количество почечных телец увеличивается от I к V сегментальной части. В 4 слое зарегистрировано

**Таблица 1.** Доля (%) островковой кроветворной ткани в сегментах мезонефроса *P. senegalus*

| Фронтальный слой | Сегментальная часть |             |             |             |             |
|------------------|---------------------|-------------|-------------|-------------|-------------|
|                  | I                   | II          | III         | IV          | V           |
| 1                | 12.79 ± 0.5         | 0.0 ± 0.0   | 0.0 ± 0.0   | 0.0 ± 0.0   | 0.0 ± 0.0   |
| 2                | 7.07 ± 0.28         | 0.93 ± 0.04 | 0.0 ± 0.0   | 0.23 ± 0.01 | 0.17 ± 0.01 |
| 3                | 16.26 ± 0.38        | 1.97 ± 0.08 | 2.3 ± 0.09  | 6.29 ± 0.25 | 1.47 ± 0.06 |
| 4                | 13.48 ± 0.79        | 2.99 ± 0.12 | 1.61 ± 0.06 | 2.36 ± 0.09 | 4.76 ± 0.19 |
| 5                | 6.89 ± 0.27         | 5.29 ± 0.21 | 0.51 ± 0.02 | 0.88 ± 0.03 | 5.18 ± 0.2  |
| 6                | 28.39 ± 1.11        | 8.05 ± 0.31 | 0.21 ± 0.01 | 0.61 ± 0.02 | 6.57 ± 0.26 |



**Рис. 3.** Схема строения почки. Основные структурные единицы: 1 – экстраорганный магистральный сосуд; 2 – интрамуральные сосуды, снабжающие кровью гломерулы почечных телец; 3 – почечное тельце; 4 – каудальный край почки; 5 – краниальный край почки.

более чем двукратное увеличение количества почечных телец во II и V частях по сравнению с другими частями.

Вертикальное распределение характеризуется увеличением количества почечных телец от латеральных к медиальным слоям. Наименьшее среднее количество почечных телец приходится на дорсальный (1) фронтальный слой. Наибольшее количество почечных телец наблюдается во II и V частях 4 слоя (табл. 2).

Площадь поверхности почечных телец в мезонефросе *P. senegalus* составляет  $0.0209 \pm 0.007 \text{ мм}^2$ . Как в кранио-каудальном, так и дорсовентральном направлениях мезонефроса площадь поверхности почечных телец уменьшается неравномерно. Отмечено, что в I сегментальной части мезоне-

фроса локализуются почечные тельца с наибольшей, по сравнению с другими частями, площадью поверхности (табл. 3).

Среднее расстояние между ближайшими соседними почечными тельцами во всем мезонефросе *P. senegalus* составляет  $250.04 \pm 95.65 \text{ мкм}$ . Наибольшее расстояние между соседними почечными тельцами выявлено во всех слоях I сегментальной части. В кранио-каудальном направлении обнаружена отрицательная корреляция между количеством почечных телец и расстоянием между ними (табл. 4).

**Трехмерная модель сосудистого русла и почечных телец мезонефроса** выглядит следующим образом (рис. 3). В краниальной части наблюдаются сосуды наименьшего диаметра, снабжающие наибольшие

**Таблица 2.** Среднее количество почечных телец (шт.) в сегментах мезонефроса *P. senegalus*

| Фронтальный слой | Сегментальная часть |                   |                   |                  |                   |
|------------------|---------------------|-------------------|-------------------|------------------|-------------------|
|                  | I                   | II                | III               | IV               | V                 |
| 1                | $179.3 \pm 6.0$     | $148.3 \pm 6.8$   | $498.7 \pm 20.0$  | $437.7 \pm 14.0$ | $367.3 \pm 13.6$  |
| 2                | $496.7 \pm 19.0$    | $505.0 \pm 20.5$  | $700.3 \pm 27.5$  | $757.7 \pm 31.1$ | $541.0 \pm 21.5$  |
| 3                | $361.0 \pm 8.5$     | $653.7 \pm 26.0$  | $811.3 \pm 31.1$  | $825.3 \pm 33.0$ | $1157.3 \pm 44.0$ |
| 4                | $383.7 \pm 20.7$    | $1207.7 \pm 46.5$ | $811.0 \pm 32.0$  | $834.0 \pm 33.0$ | $1289.3 \pm 51.0$ |
| 5                | $307.7 \pm 11.7$    | $764.7 \pm 28.6$  | $1173.7 \pm 46.0$ | $992.3 \pm 38.5$ | $835.3 \pm 33.0$  |
| 6                | $64.7 \pm 2.9$      | $487.0 \pm 18.5$  | $867.0 \pm 33.5$  | $798.7 \pm 31.5$ | $604.0 \pm 24.6$  |

**Таблица 3.** Средняя площадь поверхности почечных телец ( $\text{мм}^2$ ) в сегментах мезонефроса *P. senegalus*

| Фронтальный слой | Сегментальная часть |                   |                   |                   |                   |
|------------------|---------------------|-------------------|-------------------|-------------------|-------------------|
|                  | I                   | II                | III               | IV                | V                 |
| 1                | $0.022 \pm 0.001$   | $0.016 \pm 0.001$ | $0.021 \pm 0.001$ | $0.014 \pm 0.001$ | $0.015 \pm 0.001$ |
| 2                | $0.028 \pm 0.001$   | $0.02 \pm 0.001$  | $0.026 \pm 0.001$ | $0.021 \pm 0.001$ | $0.022 \pm 0.001$ |
| 3                | $0.027 \pm 0.001$   | $0.021 \pm 0.001$ | $0.024 \pm 0.001$ | $0.019 \pm 0.001$ | $0.025 \pm 0.001$ |
| 4                | $0.033 \pm 0.001$   | $0.019 \pm 0.001$ | $0.016 \pm 0.001$ | $0.021 \pm 0.001$ | $0.02 \pm 0.001$  |
| 5                | $0.025 \pm 0.001$   | $0.018 \pm 0.001$ | $0.020 \pm 0.001$ | $0.025 \pm 0.001$ | $0.023 \pm 0.001$ |
| 6                | $0.020 \pm 0.001$   | $0.017 \pm 0.001$ | $0.016 \pm 0.001$ | $0.015 \pm 0.001$ | $0.017 \pm 0.001$ |

**Таблица 4.** Среднее расстояние между соседними почечными тельцами (мкм) в сегментах мезонефроса *P. senegalus*

| Фронтальный слой | Сегментальная часть |                   |                   |                    |                    |
|------------------|---------------------|-------------------|-------------------|--------------------|--------------------|
|                  | I                   | II                | III               | IV                 | V                  |
| 1                | $333.87 \pm 13.02$  | $304.98 \pm 11.9$ | $171.05 \pm 6.67$ | $262.74 \pm 14.18$ | $241.04 \pm 9.4$   |
| 2                | $343.84 \pm 13.41$  | $292.29 \pm 11.4$ | $210.50 \pm 8.21$ | $227.73 \pm 8.88$  | $257.12 \pm 10.03$ |
| 3                | $377.11 \pm 14.71$  | $285.99 \pm 9.48$ | $230.93 \pm 9.01$ | $227.32 \pm 8.87$  | $209.02 \pm 8.15$  |
| 4                | $333.40 \pm 17.26$  | $166.54 \pm 6.50$ | $216.81 \pm 8.46$ | $217.70 \pm 8.49$  | $92.45 \pm 3.61$   |
| 5                | $293.42 \pm 11.44$  | $236.80 \pm 9.24$ | $250.8 \pm 9.78$  | $251.89 \pm 9.83$  | $247.72 \pm 9.66$  |
| 6                | $261.29 \pm 10.19$  | $249.29 \pm 9.72$ | $196.14 \pm 7.65$ | $201.99 \pm 7.88$  | $257.92 \pm 10.06$ |

почечные тельца и участки почки с наибольшей долей кроветворной ткани. В IV и V сегментальных частях мезонефроса поперечное сечение интрамуральных сосудов достигает максимума. Наибольшее количество интерстиция и островковой кроветворной ткани локализовано в I сегментальной части почки, эта ткань окружает небольшое количество наиболее крупных почечных телец, которые максимально удалены друг от друга по сравнению с остальными сегментальными частями. На дорсальной поверхности кроветворная ткань отсутствует. В каудальной части мезонефроса данный вид ткани развит в меньшей степени, эта ткань окружает наиболее мелкие почечные тельца, плотно расположенные друг относительно друга.

У многопёра в мезонефросе кластеры почечных телец располагаются в медиальной части почки и, как правило, занимают положение, близкое к интерренальным артериям или пространству между ними. Паренхима в латеродорсальном пространстве органа преимущественно сформирована проксимальными и дистальными канальцами нефрона.

Таким образом, срезы структурных элементов всех фронтальных слоев от медиальной части к латеральному краю располагаются следующим образом. На каждом фронтальном слое четко выделена медиальная зона, сформированная срезами почечных телец. К данной зоне с обеих сторон прилегают две медиолатеральные зоны, сформированные, преимущественно, срезами дистальных

канальцев нефронов. К ним прилегают латеральные зоны, сформированные, преимущественно, срезами проксимальных канальцев нефронов и островковой кроветворной тканью.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Известно, что организация почки представляет собой многочисленную копию одиночных структур нефрона и окружающей его кроветворной ткани (Zeinab et al., 2015). Ряд авторов разделяют мезонефрос костистых рыб на головную и хвостовую часть. Головная часть сформирована паренхимой, включающей в себя гемопоэтическую, интерренальную и хромафинную ткани (Senarat et al., 2013; Mokhtar, 2021; Bjørgen, Koppang, 2022). Известно, что в мезонефросе развитие кроветворной ткани, по сравнению с развитием других тканей органа, имеет следующую закономерность — в кранио-каудальном направлении происходит уменьшение ее площади (Bjørgen, Koppang, 2022). Подобная закономерность характерна и для мезонефроса *P. senegalus*, уменьшение площади кроветворной ткани происходит за счет увеличения площади нефрогенной. Показано, что кроветворная ткань мезонефроса *P. senegalus* фокусируется преимущественно на краниально-вентральном полюсе органа. Процентное соотношение специализированных тканей определяет ключевую функцию исследуемой части органа. Так, преобладающее развитие кроветворной ткани в голов-

ной части мезонефроса определяет гемопоэтическую функцию этой части органа (Senarat et al., 2013). Головная часть почки имеет более высокую выраженность гемопоэтической функции и, соответственно, доля кроветворной ткани, по сравнению с остальными частями мезонефроса), здесь больше (Ложниченко и др., 2010; Charmi et al., 2010; Morovvati et al., 2012; Mohammed, AL-Muhanna, 2018).

Таким образом, гистологический анализ показал, что туловищная почка многопёра имеет черты строения, сходные с чертами строения костистых рыб (Ojeda et al., 2006; Dantzler, 2016). Так, у многопёра в мезонефросе почечные тельца располагаются, преимущественно, в медиальной части почки, а ткань в латеродорсальном пространстве органа занята, преимущественно, дистальными и проксимальными канальцами нефрона. Подобное строение можно наблюдать у представителей вида *P. dolli* (Ojeda et al., 2006).

Почечные тельца играют важную роль в продукции клубочкового фильтрата и поддержании циркуляции плазмы крови в сосудистом русле (Ojeda et al., 2003). Почечные тельца, как правило, находятся близко к интерренальным артериям или занимают пространство между ними (Ojeda et al., 2003; Каплунова, 2015). Как для пресноводного баяда (*Bagrus bayad* (Forsskal 1775)), так и для солоноватоводной краснобрюхой тилапии (*Tilapia zillii* (Gervais 1848)) характерна кластерная организация структур мезонефроса — обширная васкуляризация ткани, содержащей крупные почечные тельца (Zeinab et al., 2015). Организация мезонефроса *P. senegalus* имеет черты, наиболее близкие к организации почек пресноводных рыб.

Второй важной особенностью архитектоники мезонефроса является кластерное расположение почечных телец. Известно, что эти структуры могут образовывать небольшие кластеры (3–4 единицы на кластер) (Morovvati et al., 2012). Почечные тельца пресноводного баяда и солоноватоводной краснобрюхой тилапии объединяются в кластеры по 3–6 единиц. В то же время, для морской японской скумбрии (*Scomber japonicus* (Houttuyn 1782)) характерно рассеянное расположение почечных телец (Zeinab et al., 2015). Подобное распределение почечных телец было обнаружено у двоякодышащего темного протоптера, близкого по своей экологической нише вида к *P. senegalus* (Ojeda et al., 2006). Следует отметить, что численность почечных телец, образующих кластер, у многопёра меньше, чем у ранее исследованных пресноводных рыб и составляет 2–4 единицы.

Размер почечных телец имеет большое значение в распределении функциональной нагрузки в мезонефросе. В краниальных частях мезонефроса лучепёрых рыб, например у красноперки (*Scar-*

*dinius erythrophthalmus* (Linnaeus 1758)), почечные тельца отсутствуют. Так, для данного вида было описано, что в медиальных частях почки находится малое количество относительно крупных почечных телец. Далее в каудальном направлении количество почечных капсул возрастает, а их относительный размер уменьшается. При этом плотность расположения структур также возрастает в каудальном направлении (Грушко и др., 2021). Паттерн распределения почечных телец у *P. senegalus* имеет особенности, сходные с подобным распределением у красноперки.

Размер почечных телец играет значительную роль в функционировании нефрона, т.к. он определяет интенсивность массопередачи из сосудистого русла в полость капсулы, что указывает на эффективность образования первичной мочи. При этом важно отметить, что площадь поверхности почечных телец в мезонефросе *P. senegalus* сопоставима с площадью поверхности почечных телец у сазана (*Cyprinus carpio* (Linnaeus 1758)) (15065–23451 мкм<sup>2</sup>), карася золотого (*Carassius caracus* (Linnaeus 1758)) (24434 мкм<sup>2</sup>) и темного протоптера (16277–26002 мкм<sup>2</sup>) (AL-Muhanna, 2018; Ojeda et al., 2006; Koval'chuk, Likhacheva, 1990).

Таким образом, мезонефрос *P. senegalus* имеет черты строения, сходные с чертами строения представителей лучепёрых рыб, но имеет иной паттерн распределения структур нефрона, ответственных за выполнение выделительной функции почки. Отмеченное зонирование характерно для групп лучепёрые и двоякодышащие (Ojeda et al., 2006). Данный факт указывает на начало специализации отдельных участков мезонефроса, которое в ходе эволюционного развития перерастает в высокую специализацию отдельных зон органа.

Вероятно, описанные распределение кроветворной ткани, количество и размер почечных телец связаны с анатомическими особенностями строения мезонефроса *P. senegalus* и расположением экстраорганных сосудистого русла, снабжающего орган. В краниальной части наблюдаются относительно меньшие по площади поперечного сечения сосуды, снабжающие наиболее крупные почечные тельца и участки почки с наибольшей долей кроветворной ткани. В кранио-каудальном направлении ветвление и поперечное сечение сосудов увеличиваются, т.к. в каудальных частях почки многочисленные небольшие почечные капсулы снабжаются артериями, что приводит к увеличению ветвления сосудов. Расширенное ветвление и наличие значительного количества анастомозов обуславливают демпферный эффект внутри сосудистого русла, что положительно сказывается на выделительной способности небольших почечных капсул. Более плотное (в кластерах) расположение позволяет увеличить васкуляризацию и поддержать высокое



артериальное давление в сосудах гломерулы кластеризованных капсул (Петренко, 2009). Такое строение сосудистого русла и расположение почечных телец необходимо для поддержания водного баланса и реализации эндокринных функций мезонефроса (Каплунова, 2015).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Паттерн распределения структур нефрона и кроветворной ткани мезонефроса *P. senegalus* имеет черты, сходные с распределением подобных структур у лучепёрых рыб. Наибольшая доля кроветворной ткани локализована в краниально-вентральном полюсе органа. Наибольшее количество почечных телец, наименьшей площади поверхности и наиболее удаленных друг от друга, обнаружено в каудальной части мезонефроса. Такое расположение структурных единиц почки в совокупности с особенностями васкуляризации органа (положение экстраорганных и множественное ветвление внутриорганных сосудов) позволяет создать достаточное артериальное давление для эффективного выделения первичной мочи, что приближает почку *P. senegalus* к мезонефросу земноводных. Данные признаки эволюционно закрепились в базальных группах лучепёрых рыб и сохранились в процессе эволюционного развития, проявляясь у эволюционно молодых видов данной группы.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в научно-образовательной лаборатории “Молекулярная генетика и биотехнология” в рамках программы развития ЯрГУ до 2030 г. (№ 123042800011-6).

## СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Условия транспортировки соответствовали EU Directive 2010/63/EU для перевозки животных и Федеральный закон от 11.06.2021 N 52-ФЗ “О животном мире”. Уход и использование экспериментальных животных соответствовали руководящим принципам и проводились в соответствии с Директивой ЕС 2010/63/ЕС для экспериментов на животных, законом Российской Федерации по защите животных и соблюдением правил проведения научных исследований с использованием экспериментальных животных, утвержденных распоряжением Президиума АН СССР от 2 апреля 1980 N 12000-496 и приказом Минвуза СССР от 13 сентября 1984 N 22.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Грушко М.П., Федорова Н.Н., Ижерская В.А., 2021. Особенности формирования основных органов и систем краснопёрки (*Scardinius erythrophthalmus*) в раннем онтогенезе // Актуальные вопросы ветеринарной биологии. № 1. Вып. 49. С. 30–35.

Держинский Ф.Я., 2005. Сравнительная анатомия позвоночных животных. Изд. 2-е. М.: Аспект-Пресс. 281 с.

Каплунова О.А., 2015. Юкстамедуллярный путь кровотока в почке (сравнительно-анатомический и возрастной аспекты) // Морфология. Т. 147. № 1. С. 53–58.

Ложниченко О.В., Амплеева А.В., Хвостова С.М., 2010. Физиологические аспекты кроветворения в мезонефросе у осетровых рыб // Вестник АГТУ. Сер. Рыбное хозяйство. № 2. С. 106–110.

Петренко В.М., 2009. Устройство периферического сосудистого русла как гидравлического редуктора // Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований. № 5. С. 86–87.

Тимакова Т.К., Флёрова Е.А., Заботкина Е.А., 2014. Методы световой и электронной микроскопии в биологии и ветеринарии: учебно-методическое пособие. Ярославль: ФГБОУ ВПО “Ярославская ГСХА”. 72 с.

AL-Muhanna M.W.H., 2018. Anatomical and histological study of the kidney of *Caracus caracus* (Linnaeus, 1758) // Journal of Pharmaceutical Sciences and Research. Т. 10. № 4. Р. 794–797.

Betancur R.R., Wiley E.O., Arratia G., Acero A., Bailly N., Miya M., Lecointre G., Orti G., 2017. Phylogenetic classification of bony fishes // BMC evolutionary biology. V. 17. P. 1–40.

Björge H., Koppang E.O., 2022. Anatomy of teleost fish immune structures and organs // Principles of Fish Immunology: From Cells and Molecules to Host Protection. P. 1–30.

Charmi A., Parto P., Bahmani M., Kazemi R., 2010. Morphological and Histological Study of Kidney in Juvenile Great Sturgeon (*Huso huso*) and Persian Sturgeon (*Acipenser persicus*) // American-Eurasian Journal of Agricultural & Environmental Sciences. V. 7. № 5. P. 505–511.

Chevalier R.L., 2017. Evolutionary nephrology // Kidney international reports. V. 2. № 3. P. 302–317.

Dantzler W.H., 2016. Transport of Inorganic Ions by Renal Tubules // Comparative Physiology of the Vertebrate Kidney. New York: Springer. P. 81–157.

Flerova E.A., Evdokimov E.G., 2022. New Data on Nephron Microanatomy and Ultrastructure of Senegal Bichir (*Polypterus senegalus*) // Biology. V. 11. P. 1374.

Kovalchuk L.E., Likhacheva L.M., 1990. Ultrastrukturа почечного тельца пресноводных рыб [Ultrastructure of the renal corpuscle of fresh water fishes] // Arkh. Anat. Gistol. Embriol. V. 99. № 8. P. 69–74.

Lutek K., Foster K.L., Standen E.M., 2022. Behaviour and muscle activity across the aquatic–terrestrial transition in *Polypterus senegalus* // Journal of Experimental Biology. V. 225. № 23. P. jeb243902.

Mohammed W.H., AL-Muhanna, 2018. Anatomical and histological study of the kidney of *Caracus caracus* (Linnaeus, 1758) // Journal of Pharmaceutical Sciences and Research. V. 10. № 4. P. 794–797.

Mokhtar D.M., 2021. The structural and ultrastructural organization of the cellular constituents of the trunk kidney of grass carp (*Ctenopharyngodon idella*) // Microscopy Research and Technique. V. 84. № 3. P. 537–547.

- Morovvati H., Mahabady M.K., Shahbazi S., 2012. Histomorphological and anatomical study of kidney in berzem (*Barbus pectoralis*) // International Journal of Fisheries and Aquaculture. V. 4. № 11. P. 221–227.
- Near T.J., Eytan R.I., Dornburg A., Kuhn K.L., Moore J.A., Davis M.P., Wainwright P.C., Friedman M., Smith W.L. et al., 2012. Resolution of ray-finned fish phylogeny and timing of diversification // Proceedings of the National Academy of Science. V. 109. № 34. P. 13698–13703.
- Ojeda J.L., Icardo J.M., Domezain A., 2003. Renal corpuscle of the sturgeon kidney: An ultrastructural, chemical dissection, and lectin-binding study // The Anatomical Record Part A: Discoveries in Molecular, Cellular, and Evolutionary Biology. V. 272. № 2. P. 563–573.
- Ojeda J.L., Icardo J.M., Wong W.P., Ip Y.K., 2006. Microanatomy and ultrastructure of the kidney of the African lungfish *Protopterus dolloi* // The Anatomical Record Part A: Discoveries in Molecular, Cellular, and Evolutionary Biology: An Official Publication of the American Association of Anatomists. V. 288. № 6. P. 609–625.
- Roduit N., 2005. Two complementary efficient methods to quantify porosity types in digital images of thin sections with the software JMicroVision // Abstract, Scenic Sedimentology, 24<sup>th</sup> IAS Meeting.
- Senarat S., Kettratad J., Poolprasert P., Yenchum W., 2013. Anterior Kidney of the *Yellow mystus*, *Hemibagrus filamentus* (Fang and Chaux, 1949) // Agricultural Technology and Biological Sciences: Walailak Journal of Science and Technology. V. 10. № 6. P. 597–600.
- Standen E.M., Standen E.M., Du T.Y., Laroche P., Larson H.C., 2016. Locomotor flexibility of *Polypterus senegalus* across various aquatic and terrestrial substrates // Zoology. V. 119. № 5. P. 447–454.
- Zeinab M.E., Manal M.R., Souad A.K., Tasneem R.E., 2015. Comparative studies on the adaptive renal structures of some teleost fish species inhabiting different habitats // Journal of Bioscience and Applied Research. V. 1. № 6. P. 256–265.

## ARCHITECTONICS OF THE MESONEFROS OF THE SENEGAL POLYPTER (*POLYPTERUS SENEGALUS* (CUVIER 1829), POLYPTERIFORMES)

E. G. Evdokimov<sup>1</sup>, \*, E. A. Fleurova<sup>1</sup>, \*

<sup>1</sup>Demidov Yaroslavl State University, Yaroslavl, 150003 Russia

\*e-mail: skrad200052@yandex.ru

Layer-by-layer serial histological sections were used to reconstruct the mesonephros of *P. senegalus*. The distribution pattern of the structure of both nephron and hematopoietic tissue was shown to be similar to the general structure observed in ray-finned fishes. Most of the hematopoietic tissue of animal origin was revealed to be located at the cranial-ventral pole of the organ. The largest number of renal corpuscles, all with the smallest surface area and located the most distant from one another, was found in the caudal part of the mesonephros. Such an arrangement of the structural units of the kidney, coupled with the high vascularization level of the organ (the position of extraorganic and multiple branching intraorganic vessels), makes it possible to create a sufficiently increased pressure to determine the destination, thus bringing the *P. senegalus* kidney closer to the amphibian mesonephros. These features could have been evolutionarily fixed in the basal groups of ray-finned fishes and preserved in the process of evolutionary development, manifesting themselves in evolutionarily young species of this group.

**Keywords:** microanatomy, renal capsules, evolution

УДК 598.25(470.67)

## ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ АНАТИД (ANSERIFORMES, ANATIDAE, AVES) НА МОДЕЛЬНЫХ УЧАСТКАХ В ДАГЕСТАНЕ

© 2023 г. Е. В. Вилков\*

*Прикаспийский институт биологических ресурсов  
Дагестанского федерального исследовательского центра РАН,  
Махачкала, 367000 Дагестан*

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

Поступила в редакцию 27.07.2023 г.

После доработки 01.10.2023 г.

Принята к публикации 04.10.2023 г.

Снижение численности водоплавающих и околоводных птиц в глобальном масштабе во многом связано с сокращением площадей водно-болотных угодий в эпоху потепления климата. На примере трансграничных популяций гусеобразных (Anseriformes, Anatidae) отражены данные многолетнего мониторинга, полученные в 1995–2020 гг. на двух Ключевых орнитологических территориях России международного значения – в Сулакской и Туралинской лагунах (Республика Дагестан). Модельные лагуны расположены на одном из крупнейших в России западно-каспийском пролетном пути, устроенном по типу “бутылочного горлышка”, где пересекаются пути пролета европейских и азиатских мигрантов. Модельную группу Anseriformes, включающую 18 преимущественно фоновых видов, выбрали на основе регулярности их встреч на пролете. По сведениям о возвратах колец, полученным из Научно-информационного центра кольцевания птиц ИПЭЭ РАН, определили условный контур обобщенного ареала гусеобразных, фауногенетическую основу которых составляют широкораспространенные, арктические и сибирские представители типов фаун. По данным кольцевания и сведениям литературных источников определили географическое местоположение популяций анатид, регулярно мигрирующих через район исследований. Установлено, что из 18 тестируемых видов у 12 численность достоверно понизилась, у 2 – возросла, у 4 – осталась стабильной. Полученные тренды численности синхронизировали с данными литературных источников по тем же видам Anseriformes, но в местах их гнездования. Совпадение вышеуказанных трендов с трендами численности тех же видов в местах их гнездования подтверждает корректность оценки численности географически дистанцированных популяций гусеобразных, полученных на путях их пролета в модельных лагунах. Выявлена корреляционная связь между среднемесячными температурами воздуха в осенне-зимний период на Приморской низменности Дагестана с флуктуацией численности для 12 модельных видов. Доказано, что в холодные годы численность мигрирующих популяций анатид и интенсивность их пролета в районе исследований возрастают, а в теплые – снижаются в результате задержки мигрантов на путях пролета и изменения мест их зимовок. Корреляционный анализ показал достоверную связь между ростом численности зимующих на Каспии гусеобразных с регрессией уровня моря, при которой обмелевшие участки морской акватории улучшили доступ анатид к кормовым ресурсам (бентосу). Обсуждаются три ключевых фактора, определяющих динамику численности популяций Anseriformes: гидроклиматические циклы, антропогенное влияние и кормодобывание. Рекомендуется введение временного запрета на охотничье изъятие 8 уязвимых видов (серого гуся, чирка-свистунка, чирка-трескунка, серой утки, свиязи, шилохвости, широконоски и красноголового нырка) в Западной Сибири, Казахстане, Уральском федеральном округе, Предуралье, Поволжье, Южном и Северо-Кавказском федеральных округах до устойчивого восстановления их популяций.

*Ключевые слова:* Anseriformes, ареал, лагуны Дагестана, сохранение видов, тренды численности, регулирующие факторы

DOI: 10.31857/S0044513423120140, EDN: GRUHST

Современная депрессия численности водоплавающих и околоводных птиц в глобальном масштабе во многом сопряжена с сокращением

площадей водно-болотных угодий в эпоху потепления климата (Соколов, 2010; Кривенко, 2021; Andres et al., 2012; Schmaljohann, Both, 2017; How-

ard et al., 2018). Первые климатические изменения были отмечены еще во второй половине XX века, когда общий тренд потепления стал все отчетливее проявляться в Северном и Южном полушариях (Будыко, 1980; Соколов, 2010; Кривенко, 2021). Начало глобальному потеплению положили сильнейшие засухи, зародившиеся в Африке в 1968–1973 гг. (Мельников, 2004). На глобальные гидроклиматические трансформации в числе первых отреагировали птицы, вследствие чего в научных журналах стали ежемесячно выходить десятки, если не сотни, публикаций, посвященных исследованию этой важной проблемы. При этом публикации, касающиеся изменения численности птиц в разных регионах Европы и в Америке во второй половине XX века, были весьма противоречивы. Одни авторы связывали снижение численности водоплавающих и околоводных птиц из числа дальних мигрантов с потеплением и сильными засухами в высоких и умеренных широтах и ухудшением условий на путях пролета и зимовках в Африке (Кривенко, Виноградов, 2008; Van Eerden et al., 2005; Roach, Griffith, 2015; Schmaljohann, Both, 2017; Camp, 2018). Другие орнитологи полагали, что депрессия численности водоплавающих и околоводных птиц происходит под воздействием различного рода антропогенных факторов (Andres et al., 2012; Fox, Leafloor, 2018). Третья группа исследователей свидетельствовала о том, что численность многих видов птиц, включая дальних мигрантов, в последние два десятилетия не только сократилась, но и достоверно возросла (Guillemain et al., 2013; Mason et al., 2019). При этом тенденции изменения численности птиц в Америке оказались менее выраженными, чем в Европе (Mason, Green et al., 2019). Несмотря на разнонаправленные тенденции в населении птиц и, в частности, при определении видов/популяций, находящихся под глобальной угрозой сокращения численности, очень важно сопоставить все накопленные сведения, полученные в разных частях их ареала (Кривенко, 2021; Оценка численности..., 2017; BirdLife International, 2019, 2021; Frost et al., 2019; IPBES, 2019; European Environment Agency, 2020). Но какие виды/популяции водоплавающих и околоводных птиц и как отреагировали на потепление климата в России, нам только предстоит выяснить.

Оценить абсолютную численность водоплавающих и околоводных птиц в лесной зоне России, лесостепях и степях ее Европейской части практически невозможно (Кривенко, Виноградов, 2008), тогда как определить состояние их мигрирующих популяций на уровне трендов в узловых точках пролета допустимо (Соколов, 1991). При этом по-

пуляционные тренды являются наиболее доступными и адекватными показателями программ научного и природоохранного мониторинга, что особенно актуально для России, где гнездится значительная часть мировых популяций водоплавающих и околоводных птиц (Воришек, 2018; Кривенко, 2021).

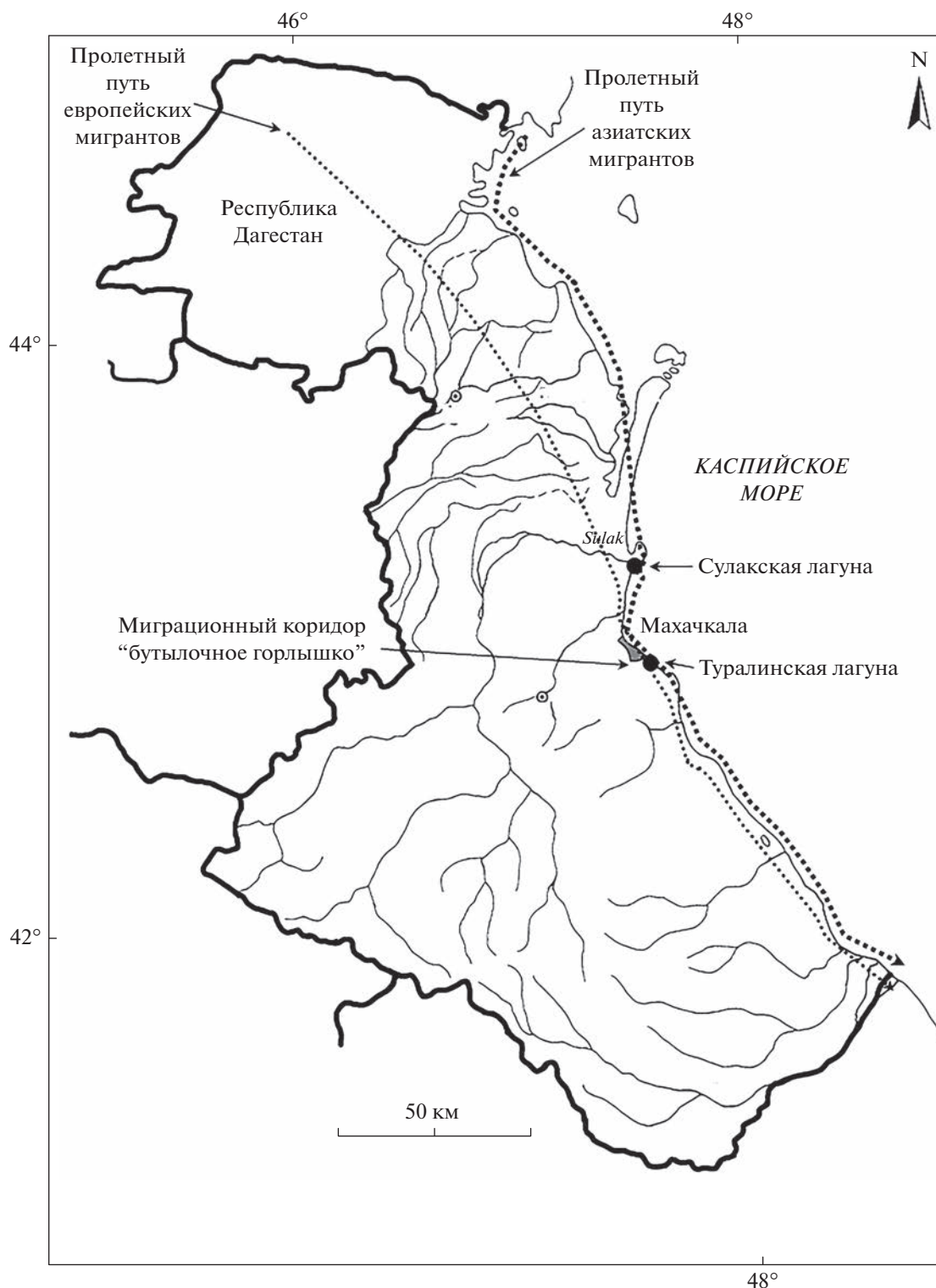
В целях диагностики состояния популяций водно-болотных птиц из числа дальних палеарктических мигрантов, в качестве модельной группы нами выбраны гусеобразные (Anseriformes, Anatidae). В настоящей работе мы определяем видовой состав модельной группы, статус их пребывания, фауногенетическую и популяционную структуры, границы географической дисперсии трансграничных популяций, тренды численности и факторы, обуславливающие эти зависимости. Решение поставленных задач послужит формированию научного подхода не только в управлении, но и сохранении гусеобразных птиц Палеарктики.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

### Характеристика района исследований

Для проведения многолетнего мониторинга численности мигрирующих популяций гусеобразных в качестве модельной территории нами выбрано западное побережье Среднего Каспия (Республика Дагестан). Здесь, в последней четверти XX века в результате резкой трансгрессии Каспийского моря (Свиточ, 1998), сформировался комплекс приморских лагун (Вилков, 2008, 2013, 2014; Vilkov, 2006). Через эти лагуны проходят два крупнейших в России миграционных коридора палеарктических мигрантов (Михеев, 1997), относящихся к Черноморско-Средиземноморскому и Западносибирско-Восточноафриканскому пролетным путям (Veen et al., 2005; Voere, Stroud, 2006). Из четырех лагун Дагестана наиболее важными для мигрирующих популяций анатид оказались Сулакская (43.14° с.ш., 47.31° в.д.) и Туралинская (42.56° с.ш., 47.36° в.д.) лагуны, которые имеют статус Ключевых орнитологических территорий России международного значения и включены в Каталог наиболее ценных водно-болотных угодий Северного Кавказа и Прикаспия (Букреев, Джамирзоев, 2006). Несмотря на близкое расположение между модельными лагунами (35 км по прямой), в Туралинской лагуне, в отличие от Сулакской, более выражена концентрация путей пролета азиатских и европейских мигрантов. Это связано с тем, что Туралинская лагуна расположена в “устье” узкого миграционного коридора — “бутылочном горлышке” (4–5 км шириной), ко-





**Рис. 1.** Схема расположения модельных лагун, миграционного коридора и путей пролета европейских и азиатских мигрантов.

торое сформировано с запада барьером из передовых хребтов Восточного Кавказа (высотой до 1000 м), выдвигающихся под углом  $45^\circ$  на Прикаспийскую низменность Дагестана, с востока —

собственно урезом Каспия. Последнее определило приоритет Туралинской лагуны как основного участка при учете мигрирующих популяций гусеобразных (рис. 1).

### Методы

Круглогодичные (преимущественно, еженедельные) учеты птиц проведены автором в период с 7.30 до 11.30 утра на протяжении 1995–2020 гг. Учеты птиц проводили на постоянных пеших маршрутах без ограничения ширины трансекта с последующим раздельным пересчетом на площадь по среднегрупповым дальностям обнаружения (Равкин, 1967, 2008). Согласно указанной методике, на каждом маршруте фиксировались: дата, время начала и конца учета, все увиденные или услышанные виды птиц, расстояние от наблюдателя до каждой особи в момент обнаружения, транзитная особь или резидентная, километраж. Расчет плотности населения (обилия) птиц производили по формуле:

$$\frac{N_1 \times 40 + N_2 \times 10 + N_3 \times 3 + N_4}{L},$$

где  $N_1 \dots N_4$  — число особей, зарегистрированных на расстояниях: 1 — 0–25 м, 2 — 26–100 м, 3 — 101–300 м, 4 — 301–1000 м; 40, 10, 3 — коэффициенты, расширяющие полосу учета до 1 км;  $L$  — расстояние, пройденное с учетом по биотопу в километрах. Для транзитных птиц пройденное расстояние заменяли на время учетов в часах, умноженное на среднюю скорость полета птиц — 30 км/ч. Для дальнейшего анализа динамики численности *Anseriformes* мы использовали не данные по обилию птиц (в особях/км<sup>2</sup>), а число всех встреченных особей мигрирующих популяций. В тех случаях, когда дистанция пролета мигрирующих анатид превышала 1000 м, мы также вносили эти данные в 4-ю колонку бланка учета, что никак не отражалось на суммарной численности гусеобразных, используемых в дальнейшей работе. Универсальность используемой методики состоит в том, что в бланке учета отчетливо видно, какие птицы (популяции) мигрирующие, а какие — резидентные. При этом мы получали возможность отслеживать динамику обилия зимующих, гнездящихся и оседлых популяций анатид в модельных лагунах (рис. 2).

Пешие маршруты проходили по периметру лагун, что позволяло просматривать не только континентальные их части (от побережья до передовых горных хребтов) и акваторию Каспия до трех километров в глубину моря, но и до 50–80% водных зеркал лагун. Норма учета в Туралинской лагуне — 5 км, в Сулакской — 10–14 км.

При затруднении определения видового состава быстро летящих птиц или же птиц, мигрирующих на большом расстоянии, стаю фотографировали при 65-кратном увеличении (камера — Canon Powershot SX60 HS) и по снимкам достоверно определяли видовой и количественный составы

мигрантов. Фауногенетическую структуру *Anseriformes* установили по классификации Штегмана (1938), при этом в категории фаунистических комплексов за широкораспространенные приняты виды с обширным ареалом и неясным центром происхождения. Таксономию гусеобразных применяли по: eBird/Clements checklist of Birds of the World (Clements et al., 2022).

Для обоснования корректности проведенных исследований использовали авторскую концепцию диагностики состояния мигрирующих популяций *Anseriformes* (Вилков, 2013), унифицированную в настоящей работе. Последняя основана на четырех интегрированных принципах:

— первый — генеральные пути пролета достаточно стабильны в пространстве и времени, о чем говорят ежегодные встречи одних и тех же птиц в местах их концентрации на путях пролета (Михеев, 1997; Veen et al., 2005; Boere, Stroud, 2006);

— второй — мигрируют популяции, а не “виды” (Isakov, 1967; Карри-Линдал, 1984);

— третий — мигрирующие популяции птиц, в нашем случае *Anseriformes*, имеют генетическую связь с исторически сложившимися путями пролета (Соколов, 1991);

— четвертый — состояние трансграничных популяций птиц, в нашем случае анатид, оценивается по многолетним трендам их численности в узловых точках пролета в одном месте (Соколов, 1991).

Обосновывая выигрышность нашей позиции при проведении данных исследований, поясним, что многолетний мониторинг численности мигрирующих популяций *Anseriformes* особенно эффективен при наличии концентрированного миграционного потока, объединяющего популяции анатид, летящих с обширной территории Палеарктики. Локализацию пролетных путей (Черноморско-Средиземноморского (европейские мигранты) и Западносибирско-Восточноафриканского (азиатские мигранты)) вдоль западного побережья Каспия обеспечивает уникальный природный инструмент — глобальный “Кавказско-Каспийский миграционный коридор”, устроенный по типу “бутылочного горлышка”. Максимальную же концентрацию пролетных путей в одном месте определяет второй, локальный, миграционный коридор, также устроенный по типу “бутылочного горлышка”, но расположенный в наиболее узкой части пролетного пути в районе западного побережья Среднего Каспия, где и был проведен многолетний мониторинг численности мигрирующих популяций анатид.

|                                                                                       |                                 |                                 |                                                                                                                                                                                         |     |    |     |         |     |     |    |                                           |
|---------------------------------------------------------------------------------------|---------------------------------|---------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|----|-----|---------|-----|-----|----|-------------------------------------------|
| Ширина учетных полос: N1 = 0–25 м; N2 = 26–101 м; N3 = 101–300 м; N4 = 301–500 м      |                                 |                                 |                                                                                                                                                                                         |     |    |     |         |     |     |    |                                           |
| Время на маршруте: 7 <sup>30</sup> –11 <sup>30</sup> ; Исполнители: Вилков Е.В.       |                                 |                                 |                                                                                                                                                                                         |     |    |     |         |     |     |    |                                           |
| Ведомость учета за 30 ноября 2001г. Наименование маршрута: Туралинская лагуна         |                                 |                                 |                                                                                                                                                                                         |     |    |     |         |     |     |    |                                           |
| Место проведения учета: Лагуна и морское побережье Каспия в 5–7 км южнее г. Махачкалы |                                 |                                 |                                                                                                                                                                                         |     |    |     |         |     |     |    |                                           |
| Пройдено с учетом (L) 5км                                                             |                                 |                                 | Т° возд. +7–9°C; Ветер: ЮВ 7–10 м/с; Обл. 97–100%                                                                                                                                       |     |    |     |         |     |     |    |                                           |
| Затрачено времени (Т) 4 часа                                                          |                                 |                                 | Т° воды в море +11°C; Осадки в виде мелко моросящего дождя                                                                                                                              |     |    |     |         |     |     |    |                                           |
| Ср. плотн 40N1 + 10N2 + 3N3 + N4<br>на 1 км <sup>2</sup> км(сид.); Т × 30 (лет)       |                                 |                                 | Характеристика метеусловий: Дискомфортно из-за сильного ветра и моросящего дождя, усилившегося к обеду. Всю последующую неделю дул сильный ЮВ ветер (15–20 м/с), осадки не прекращались |     |    |     |         |     |     |    |                                           |
| №                                                                                     | РУССКОЕ<br>НАИМЕНОВАНИЕ<br>ВИДА | НАУЧНОЕ<br>НАИМЕНОВАНИЕ<br>ВИДА | ВСТРЕЧЕНО ЧИСЛО ОС.                                                                                                                                                                     |     |    |     |         |     |     |    | СРЕДНЯЯ<br>ПЛОТН.<br>НА 1 КМ <sup>2</sup> |
|                                                                                       |                                 |                                 | ЛЕТЯЩИЕ                                                                                                                                                                                 |     |    |     | СИДЯЩИЕ |     |     |    |                                           |
|                                                                                       |                                 |                                 | N1                                                                                                                                                                                      | N2  | N3 | N4  | N1      | N2  | N3  | N4 |                                           |
| 1.                                                                                    | Малая поганка                   | <i>Podiceps ruficollis</i>      |                                                                                                                                                                                         |     |    |     | 2       | 4   |     |    | 24                                        |
| 2.                                                                                    | Большой баклан                  | <i>Phalacrocorax carbo</i>      |                                                                                                                                                                                         |     |    | 15  |         | 1   |     |    | 2.1                                       |
| 3.                                                                                    | Малый баклан*                   | <i>Phalacrocorax pygmaeus</i>   |                                                                                                                                                                                         | 7   |    |     |         | 19  | 9   |    | 44                                        |
| 4.                                                                                    | Пеганка                         | <i>Tadorna tadorna</i>          |                                                                                                                                                                                         | 22  |    |     |         |     |     |    | 1.8                                       |
| 5.                                                                                    | Белый гусь                      | <i>Chen caerulescens</i>        |                                                                                                                                                                                         | 7   |    |     |         |     |     |    | 0.4                                       |
| 6.                                                                                    | Кряква                          | <i>Anas platyrhynchos</i>       | 75                                                                                                                                                                                      | 405 | 79 | 274 |         | 6   |     |    | 75.01                                     |
| 7.                                                                                    | Чирок-свистунок                 | <i>A. crecca</i>                |                                                                                                                                                                                         | 150 |    |     |         |     |     |    | 12.5                                      |
| 8.                                                                                    | Свиязь                          | <i>A. penelope</i>              |                                                                                                                                                                                         | 6   |    |     |         |     |     |    | 0.5                                       |
| 9.                                                                                    | Шилохвость                      | <i>A. acuta</i>                 |                                                                                                                                                                                         | 4   |    |     |         |     |     |    | 0.3                                       |
| 10.                                                                                   | Широконоска                     | <i>A. clypeata</i>              |                                                                                                                                                                                         | 22  |    |     |         |     |     |    | 1.8                                       |
| 11.                                                                                   | Чирок-трескунок                 | <i>A. querquedula</i>           |                                                                                                                                                                                         | 227 |    |     |         | 7   |     |    | 32.9                                      |
| 12.                                                                                   | Большой крохаль                 | <i>Mergus merganser</i>         |                                                                                                                                                                                         | 7   |    |     |         |     |     |    | 0.6                                       |
| 13.                                                                                   | Полевой лунь                    | <i>Circus cyaneus</i>           |                                                                                                                                                                                         |     |    |     |         | 1   |     |    | 2.5                                       |
| 14.                                                                                   | Болотный лунь                   | <i>C. aeruginosus</i>           |                                                                                                                                                                                         |     |    |     |         | 2   |     |    | 4                                         |
| 15.                                                                                   | Перепелятник                    | <i>Accipiter nisus</i>          |                                                                                                                                                                                         |     |    |     |         | 1   |     |    | 2                                         |
| 16.                                                                                   | Пастушок                        | <i>Rallus aquaticus</i>         |                                                                                                                                                                                         |     |    |     | 2       |     |     |    | 16                                        |
| 17.                                                                                   | Камышница                       | <i>Gallimla chloropus</i>       |                                                                                                                                                                                         |     |    |     | 3       | 4   |     |    | 32                                        |
| 18.                                                                                   | Султанка*                       | <i>Porphyrio porphyria</i>      |                                                                                                                                                                                         |     |    |     | 11      | 20  |     |    | 128                                       |
| 19.                                                                                   | Лысуха                          | <i>Fulica atra</i>              |                                                                                                                                                                                         |     |    |     | 4       | 850 | 150 |    | 1822                                      |
| 20.                                                                                   | Бекас                           | <i>Gallinago gallinago</i>      |                                                                                                                                                                                         |     |    |     | 6       |     |     |    | 48                                        |
| 21.                                                                                   | Озерная чайка                   | <i>Larus. ridibundus</i>        | 21                                                                                                                                                                                      |     | 40 |     |         | 170 |     |    | 348                                       |
| 22.                                                                                   | Серебристая чайка               | <i>L. argentatus</i>            |                                                                                                                                                                                         | 21  |    |     |         | 27  |     |    | 55.8                                      |
| 23.                                                                                   | Хохотунья                       | <i>L. cachinnans</i>            |                                                                                                                                                                                         | 1   | 4  |     |         |     |     |    | 0.2                                       |
| 24.                                                                                   | Сизый голубь                    | <i>Columba livia</i>            |                                                                                                                                                                                         |     |    |     |         | 7   |     |    | 14                                        |
| 25.                                                                                   | Хохлатый жаворонок              | <i>Galerida cristata</i>        |                                                                                                                                                                                         |     |    |     |         | 1   |     |    | 2                                         |
| 26.                                                                                   | Полевой жаворонок               | <i>Alauda arvensis</i>          |                                                                                                                                                                                         |     |    |     | 5       | 16  |     |    | 72                                        |
| 27.                                                                                   | Белая трясогузка                | <i>Motacilla alba</i>           |                                                                                                                                                                                         |     |    |     |         | 3   |     |    | 6                                         |
| 28.                                                                                   | Сорока                          | <i>Pica pica</i>                |                                                                                                                                                                                         |     |    |     |         | 1   |     |    | 2                                         |
| 29.                                                                                   | Грач                            | <i>Corvus frugilegus</i>        |                                                                                                                                                                                         |     |    |     |         | 3   |     |    | 6                                         |
| 30.                                                                                   | Серая ворона                    | <i>Corvus comix</i>             |                                                                                                                                                                                         |     | 3  |     |         | 26  |     |    | 52.1                                      |
| 31.                                                                                   | Крапивник                       | <i>Troglodytes troglodytes</i>  |                                                                                                                                                                                         |     |    |     | 2       | 1   |     |    | 18                                        |
| 32.                                                                                   | Широкохвостая камышевка         | <i>Cettia cetti</i>             |                                                                                                                                                                                         |     |    |     | 1       | 2   |     |    | 15                                        |
| 33.                                                                                   | Усатая синица                   | <i>Panurus biarmicus</i>        |                                                                                                                                                                                         |     |    |     | 4       | 21  |     |    | 74                                        |
| 34.                                                                                   | Коноплянка                      | <i>Acanthis camabina</i>        |                                                                                                                                                                                         |     |    |     | 12      | 85  |     |    | 266                                       |
| 35.                                                                                   | Зяблик                          | <i>Fringilla coelebs</i>        |                                                                                                                                                                                         |     |    |     | 2       | 3   |     |    | 22                                        |
| 36.                                                                                   | Просянка                        | <i>Emberiza calandra</i>        |                                                                                                                                                                                         |     |    |     |         | 2   |     |    | 4                                         |
| 37.                                                                                   | Тростниковая овсянка            | <i>E. shoeniclus</i>            |                                                                                                                                                                                         |     |    |     | 6       | 21  |     |    | 90                                        |

- Уровень воды в лагуне максимальный, что связано с сильным нагоном штормовых волн;
- Наблюдается активный пролет гусеобразных (преимущественно кряквы), проходящий над морем и над лагуной;
- Стайку белых гусей (7 особей) встретил над лагуной на пролете в южном направлении на высоте 200–250 м;
- Численность султанки возросла за счет особей северных популяций, подлетевших на зимовку.

Рис. 2. Пример бланка учета птиц.

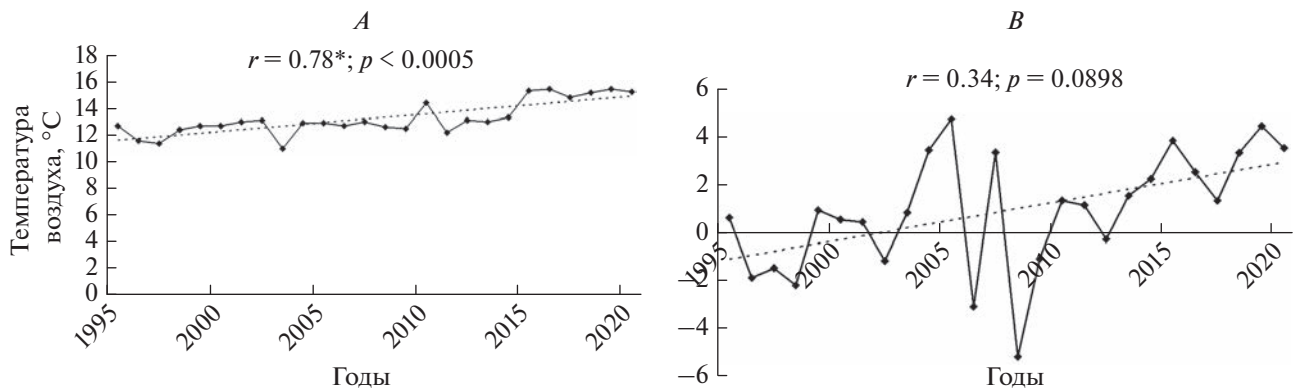


Рис. 3. Среднегодовая (А) и среднемесячная (В) температура января за 1995–2020 гг. по приморским районам Дагестана (по данным Дагестанского Гидрометцентра). \* – корреляция достоверна при  $p < 0.05$  уровне значимости.

Модельную группу птиц, включающую 18 видов гусеобразных, мы выбрали на основе регулярности их встреч в миграционное время в Сулакской и Туралинской лагунах за период 25-летнего мониторинга. Просуммировав число всех встреченных особей модельных видов и продифференцировав их по убыванию численности, подразделили этих особей на три условные подгруппы (для большей наглядности), включающие: многочисленные виды – свыше 4000 особей, обычные – от 900 до 3000 особей и малочисленные – от 300 до 800 особей. От суммы всех встреченных особей определили долю участия каждого вида *Anseriformes*. Используемый алгоритм позволил выделить “ядро” лидирующих по численности видов. Многолетние тренды модельных видов определили по 9–10-летним временным срезам численности от суммарной численности каждого вида.

При определении географической дисперсии мигрирующих через район исследований популяций анатид использовали сведения о возвратах колец Научно-информационного центра кольцевания птиц ИПЭЭ РАН. Исходя из алгоритма авторской методики (Вилков, 2014а), полученные географические координаты модельных видов *Anseriformes* поочередно вносили в поисковое окно компьютерной программы Google Earth, что позволило определить не только точное географическое местоположение популяций тестируемых видов, мигрирующих через модельные лагуны, но и установить условный контур обобщенного ареала анатид. С итоговой иллюстрации сняли скриншот. По тем же данным кольцевания и сведениям литературных источников определили географическое местоположение популяций анатид, которые регулярно мигрируют через район исследований, а также места добычи птиц (снятия колец) в Дагестане.

Для определения трендов 18 модельных видов *Anseriformes* первичные данные об их численности, полученные за весь период мониторинга, внесли в программу Excel. С помощью регрессионного анализа модельную группу анатид подразделили на 3 подгруппы в зависимости от направленности тренда их многолетней численности.

С помощью корреляционного анализа определили модельную группу *Anseriformes*, достоверно связанную с повышением среднегодовой температуры воздуха на Приморской низменности Дагестана за 1995–2020 гг. (рис. 3).

Для выявления причин (факторов) снижения численности модельных видов анатид синхронизировали сведения литературных источников с данными нашего многолетнего мониторинга.

При обработке данных учетов анатид за 1995–2020 гг. использовали программы Excel и Statistica.

### Материалы

Данные учетов *Anseriformes* представлены в табл. 1.

Материалы исследований отражены в табл. 2.

Данные о сроках миграций анатид в модельных лагунах представлены в табл. 3.

Характеризуя специфику миграций гусеобразных, являющихся основным источником информации о численности мигрантов, следует отметить их ярко выраженный волновой характер. Так, условно раннеосенняя миграция начинается в конце II–III декад августа, когда на пролете появляются средние по численности стайки (до 10–30 особей) чирка-трескунка (*Anas querquedula*), кряквы (*Anas platyrhynchos*), широконоски (*Anas clypeata*) и пеганки (*Tadorna tadorna*). Первая волна миграции плавно затухает к III декаде сентяб-



ря, после чего наступает период относительного миграционного покоя. Вторая волна миграции инициируется в октябре. В это время, помимо вышеуказанных видов, появляются серая утка (*Anas strepera*), красноголовый нырок (*Aythya ferina*), первые стаи хохлатой чернети (*Aythya fuligula*), серого гуся (*Anser anser*), лебедя-шипунa (*Cygnus olor*) и красноногого нырка (*Netta rufina*), численность особей в стаях которых достигает 15–45 особей. В конце ноября–декабре темп миграции резко возрастает и приобретает массовый (валовой) характер. Вместе с тем возрастает численный (до 70–120 и более особей) и видовой составы мигрирующих анатид, к которым присоединяются лебедь-кликун (*Cygnus cygnus*), луток (*Mergus albellus*), обыкновенный гоголь (*Bucephala clangula*), белоглазый нырок (*Aythya nyroca*) и некоторые другие виды. Именно в это время происходит залет первых стай Anseriformes на зимовку в модельные лагуны и сопредельную акваторию Каспия.

Условно позднеосенний пролет стартует во II–III декадах ноября и завершается во II–III декадах декабря. В это время лебеди, гуси и некоторые утки (пеганка, огарь (*Tadorna ferruginea*), кряква и шилохвость (*Anas acuta*)) летят в составе более крупных стай (до 90–250 и более особей), по сравнению с периодом раннеосенней миграции. При этом трасса пролета расширяется от побережья Каспия до передовых горных хребтов. Примечательно, что даже в режиме массового пролета, гусеобразные, летящие вдоль горных хребтов, никогда не переваливают через них, хотя часто летят параллельно им или выше. В менее напряженные сроки пролета основная часть гусеобразных мигрирует локальным потоком непосредственно над лагунами, вдоль уреза Каспия или над его акваторией на расстоянии до 300–700 м.

Условно ранневесенний пролет активизируется в конце I–начале II декады февраля. В числе “пионерных” мигрантов выступают кряква и хохлатая чернеть. В это время численность передовых мигрирующих стай незначительна и стаи отличаются компактностью, а их пролет, напоминает, скорее, зимние кочевые перелеты, что типично для этих видов. Так, для кряквы характерны стаи до 15–30 особей, а для хохлатой чернети – стаи до 60–150 птиц. Летят они, как правило, над морем на больших скоростях и на значительных высотах (порядка 150–500 м) с четко выверенным азимутом пролета – северо-запад. Замечено, что при обычных кочевых перелетах в зимнее время эти же виды летят в высотном диапазоне 50–100 м в составе более разреженных и, как правило, крупных стай (до 150–250 особей), передви-

**Таблица 1.** Данные учетов Anseriformes в Сулакской и Туралинской лагунах за 1995–2020 гг.

| Год          | Количество учетов | Пройдено, км | Учетное время, ч |
|--------------|-------------------|--------------|------------------|
| 1995         | 6                 | 29           | 15.5             |
| 1996         | 29                | 168.5        | 95.5             |
| 1997         | 40                | 279          | 175.5            |
| 1998         | 40                | 287          | 198.5            |
| 1999         | 30                | 195.5        | 142.5            |
| 2000         | 21                | 121          | 84               |
| 2001         | 27                | 190          | 127              |
| 2002         | 16                | 111          | 68               |
| 2003         | 26                | 154.5        | 100              |
| 2004         | 36                | 217.5        | 152              |
| 2005         | 45                | 335          | 210              |
| 2006         | 45                | 271          | 193              |
| 2007         | 49                | 264          | 203              |
| 2008         | 51                | 255          | 204              |
| 2009         | 51                | 255          | 204              |
| 2010         | 51                | 255          | 204              |
| 2011         | 51                | 255          | 204              |
| 2012         | 51                | 255          | 204              |
| 2013         | 50                | 250          | 199              |
| 2014         | 51                | 255          | 204              |
| 2015         | 51                | 255          | 210              |
| 2016         | 52                | 260          | 208              |
| 2017         | 51                | 260          | 208              |
| 2018         | 50                | 250          | 200              |
| 2019         | 51                | 255          | 204              |
| 2020         | 50                | 250          | 200              |
| <b>Сумма</b> | <b>1072</b>       | <b>5952</b>  | <b>4417.5</b>    |

гающихся с гораздо меньшими скоростями и делающих периодические остановки на акватории Каспия.

Во время ранневесенней миграции при резком ухудшении погодных условий (вторжении мощного грозового фронта с севера, сопровождающегося значительным понижением температуры, сильным ветром и осадками) пролет приостанавливается, вследствие чего мигранты в значительных количествах скапливаются во временных убежищах-резерватах (лагунах в частности). С улучшением метеоситуации пролет возобновляется, но при этом он приобретает массовый характер в результате одновременного отлета всех анатид с мест их временных остановок. В данном случае сроки и очередность пролета могут изменяться в

Таблица 2. Характеристика модельных видов Anseriformes

| №                          | Вид                                       | Статус пребывания | Фауногенетическая группа | Встречено особей | Доля участия, % | Тренд численности, % |
|----------------------------|-------------------------------------------|-------------------|--------------------------|------------------|-----------------|----------------------|
| <b>Многочисленные виды</b> |                                           |                   |                          |                  |                 |                      |
| 1                          | <i>Aythya fuligula</i> (Linnaeus 1758)    | P, W              | широкораспространенный   | 276318           | 67.1            | –12.21               |
| 2                          | <i>Anas platyrhynchos</i> (Linnaeus 1758) | R, P, W           | широкораспространенный   | 74133            | 18              | 455.05               |
| 3                          | <i>Anas crecca</i> (Linnaeus 1758)        | P, W              | широкораспространенный   | 19391            | 4.7             | –76.32               |
| 4                          | <i>Anas querquedula</i> (Linnaeus 1758)   | P, IW             | широкораспространенный   | 9863             | 2.4             | –87.14               |
| 5                          | <i>Cygnus olor</i> (J.F. Gmelin 1789)     | Ø, P, W           | европейско-китайский     | 7749             | 1.9             | –81.37               |
| 6                          | <i>Anser anser</i> (Linnaeus 1758)        | P, IW             | широкораспространенный   | 4826             | 1.2             | –95.6                |
| 7                          | <i>Netta rufina</i> (Pallas 1773)         | B, P, IW          | средиземноморский        | 4401             | 1.1             | –87.76               |
| <b>Обычные виды</b>        |                                           |                   |                          |                  |                 |                      |
| 1                          | <i>Aythya nyroca</i> (Güldenstädt 1770)   | Ø, P, IW          | широкораспространенный   | 2261             | 0.6             | –98.36               |
| 2                          | <i>Anas clypeata</i> (Linnaeus 1758)      | P, IW             | широкораспространенный   | 2226             | 0.5             | –68.18               |
| 3                          | <i>Cygnus cygnus</i> (Linnaeus 1758)      | P, W              | арктический              | 2200             | 0.5             | –68.57               |
| 4                          | <i>Bucephala clangula</i> (Linnaeus 1758) | P, IW             | сибирский                | 2170             | 0.5             | 1850                 |
| 5                          | <i>Aythya ferina</i> (Linnaeus 1758)      | P, W              | европейско-китайский     | 1871             | 0.4             | –99.77               |
| 6                          | <i>Mergus albellus</i> (Linnaeus 1758)    | P, IW             | сибирский                | 987              | 0.2             | –96.97               |
| 7                          | <i>Anas acuta</i> (Linnaeus 1758)         | P, IW             | сибирский                | 982              | 0.2             | –99.83               |
| <b>Малочисленные виды</b>  |                                           |                   |                          |                  |                 |                      |
| 1                          | <i>Tadorna tadorna</i> (Linnaeus 1758)    | Ø, P, N           | монгольский              | 839              | 0.2             | –80                  |
| 2                          | <i>Anas penelope</i> (Linnaeus 1758)      | P, IW             | сибирский                | 757              | 0.2             | –97.78               |
| 3                          | <i>Anas strepera</i> (Linnaeus 1758)      | Ø, P, IW          | широкораспространенный   | 531              | 0.1             | –99.36               |
| 4                          | <i>Tadorna ferruginea</i> (Pallas 1764)   | P, N              | монгольский              | 303              | 0.1             | –95                  |

Примечания. R – оседлый, B – гнездящийся перелетный, Ø – гнездящийся на ранних стадиях сукцессий лагун, P – встречается на пролете (особи местной популяции не учитывались), W – зимующий (пребывает на зимовке свыше 10 дней), IW – не каждый год встречается в зимнее время, N – летующий (встречается в гнездовое время, но точно не гнездится).

отличие от таковых при равномерно меняющихся погодных условиях.

Пик весеннего пролета Anseriformes приходится на II–III декады марта. В это время интенсивность пролета во многом зависит от физиологического состояния птиц, когда, например, приближающиеся сроки гнездования вынуждают мигрантов совершать перелеты без остановок на отдых и кормежку при экстремальных погодных условиях (Карри-Линдал, 1984). Однако, несмотря на возможные среднегодовые различия в особенностях пролета, весенняя миграция завершается залетом на гнездование в лагуны белогозого и краснозого нырков, появляющихся в конце II–III декад мая. При этом еще во II декаде июня нами отмечались на пролете одиночные стайки лебедя-шипуна.

Важно подчеркнуть, что представленная информация корректна для периода 1995–2008 гг., тогда как в последующие годы с потеплением

климата численность большинства видов мигрирующих анатид в стаях стала быстро сокращаться, что мы обсудим ниже.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

На рубеже XX–XXI веков в северном полушарии произошли заметные климатические изменения, существенно повлиявшие на состояние популяций многих видов перелетных птиц (Кривенко, 2021; Schmaljohann, Both, 2017; Howard et al., 2018). Виды водно-болотного комплекса, совершающие дальние перелеты из высоких и умеренных широт, оказались особенно уязвимыми к последствиям потепления климата (Lehikoinen, Jaatinen, 2012; Roach, Griffith, 2015; Schmaljohann, Both, 2017), в ходе которого, в первую очередь, понизилась продуктивность водно-болотных экосистем (Robinson et al., 2009; Thorup et al., 2017). При этом успех миграций Anseriformes зависит, прежде всего, от наличия на путях их пролета вы-

**Таблица 3.** Средние сроки пролета Anseriformes через модельные лагуны в районе западного побережья Среднего Каспия

| №  | Вид                       | Осенняя миграция                          |                                             |                                                 |                                                 | Весенняя миграция                |                                    |                                        |                                  |                               |
|----|---------------------------|-------------------------------------------|---------------------------------------------|-------------------------------------------------|-------------------------------------------------|----------------------------------|------------------------------------|----------------------------------------|----------------------------------|-------------------------------|
|    |                           | I волна                                   | II волна                                    | III волна                                       | IV волна                                        | I волна                          | II волна                           | III волна                              | IV волна                         | V волна                       |
|    |                           | II–III декады августа–III декада сентября | конец I пенталды октября–III декада октября | конец III декады октября–конец II декады ноября | с конца III декады ноября по III декаду декабря | конец I–начало II декады февраля | III декада февраля–I пентада марта | конец II декады марта–II декада апреля | III декада апреля–III декада мая | III декада мая–II декада июня |
| 1  | <i>Anser anser</i>        |                                           | +                                           | +                                               |                                                 |                                  | +                                  | +                                      |                                  | +                             |
| 2  | <i>Cygnus olor</i>        |                                           | +                                           | +                                               | +                                               |                                  | +                                  | +                                      | +                                |                               |
| 3  | <i>C. cygnus</i>          |                                           |                                             | +                                               | +                                               |                                  | +                                  | +                                      |                                  |                               |
| 4  | <i>Tadorna ferruginea</i> |                                           | +                                           | +                                               | +                                               |                                  | +                                  | +                                      |                                  |                               |
| 5  | <i>T. tadorna</i>         | +                                         | +                                           | +                                               | +                                               |                                  | +                                  | +                                      |                                  |                               |
| 6  | <i>Anas platyrhynchos</i> | +                                         | +                                           | +                                               | +                                               | +                                | +                                  | +                                      |                                  |                               |
| 7  | <i>A. crecca</i>          |                                           |                                             | +                                               | +                                               |                                  | +                                  | +                                      |                                  |                               |
| 8  | <i>A. strepera</i>        |                                           | +                                           | +                                               |                                                 |                                  |                                    | +                                      |                                  |                               |
| 9  | <i>A. penelope</i>        |                                           |                                             |                                                 | +                                               | +                                | +                                  | +                                      |                                  |                               |
| 10 | <i>A. acuta</i>           |                                           |                                             |                                                 | +                                               |                                  |                                    | +                                      |                                  |                               |
| 11 | <i>A. querquedula</i>     | +                                         | +                                           | +                                               | +                                               |                                  |                                    | +                                      |                                  |                               |
| 12 | <i>A. clypeata</i>        | +                                         |                                             |                                                 | +                                               |                                  |                                    | +                                      |                                  |                               |
| 13 | <i>Netta rufina</i>       |                                           | +                                           |                                                 | +                                               |                                  |                                    | +                                      | +                                |                               |
| 14 | <i>Aythya ferina</i>      |                                           |                                             | +                                               | +                                               |                                  | +                                  | +                                      |                                  |                               |
| 15 | <i>A. nyroca</i>          |                                           |                                             |                                                 | +                                               |                                  |                                    | +                                      | +                                |                               |
| 16 | <i>A. fuligula</i>        |                                           | +                                           | +                                               | +                                               | +                                | +                                  | +                                      |                                  |                               |
| 17 | <i>A. marila</i>          |                                           |                                             |                                                 | +                                               | +                                |                                    |                                        |                                  |                               |
| 18 | <i>Mergus albellus</i>    |                                           |                                             |                                                 | +                                               | +                                | +                                  |                                        |                                  |                               |

сокопродуктивных водно-болотных угодий (Нанкинов, 2017). В этом смысле побережья Каспийского моря, вытянутые в субмеридиональном направлении и пересекающие умеренно континентальную, умеренно теплую и субтропическую зоны климата, используются птицами в качестве ведущих ландшафтных линий при продвижениях мигрирующих популяций из мест их гнездования на севере к местам зимовок на юге. В свою очередь, западное побережье Каспия, протяженностью свыше 1200 км, по своим экологическим параметрам (наличие крупных морских заливов, дельт крупных рек, систем озер и приморских лагун) представляет собой наиболее благоприятную трассу для массового пролета водоплавающих и околоводных птиц. Эффект концентрации мигрантов вдоль западного Каспия обусловлен еще и тем, что горы Большого Кавказа, вытянутые субширотно между Черным и Каспийским моря-

ми, на восточном секторе поворачиваются под углом 30°–35°, образуя глобальный “Кавказско-Каспийский миграционный коридор”, устроенный по типу “бутылочного горлышка” (рис. 4).

Вместе с тем южное расположение Каспийского моря обуславливает присутствие здесь и крупных зимовок гусеобразных (Михеев, 1997; Вилков, 2008, 2013; Vilkov, 2006, 2013), что, наряду с напряженной трассой пролета и мест их промежуточных остановок, обеспечивает сохранность популяций регулярных мигрирующих Anseriformes. На этом основании лагунам Дагестана отводится важная роль временных резерватов, способствующих сохранению перелетных и зимующих анатид Палеарктики (Вилков, 2009, 2017, 2019).

Появление в последней четверти XX века вдоль западного побережья Среднего Каспия комплекса приморских лагун заметно улучшило экологическую привлекательность западно-каспийского

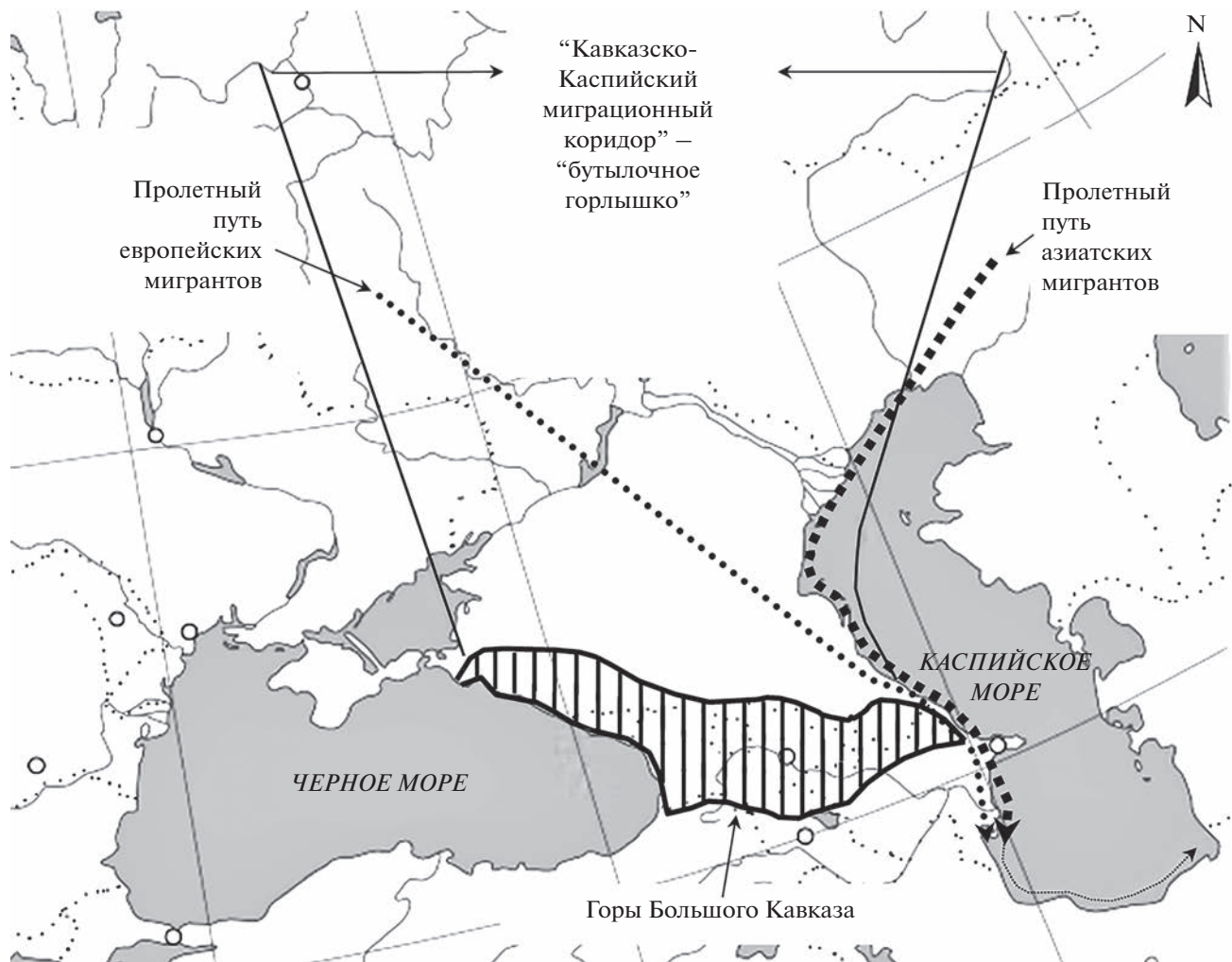


Рис. 4. “Кавказско-Каспийский миграционный коридор” – “бутылочное горлышко”.

пролетного пути для гусеобразных в целом (Вилков, 2008, 2013, 2014; Vilkov, 2006, 2013).

За период 25-летних исследований в Сулакской и Туралинской лагунах отмечен 31 вид *Anseriformes* (7 видов гнездящихся), из которых 18 выбрано в качестве модельных (см. табл. 2).

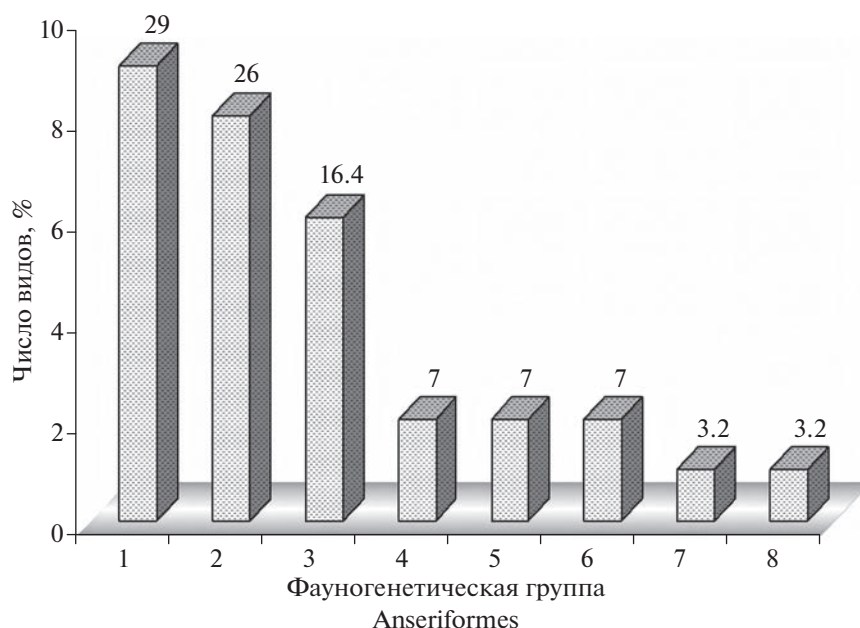
При проведении географогенетической типизации всех видов *Anseriformes*, встреченных в модельных лагунах за весь период мониторинга, установлено, что район исследований занимает территорию, находящуюся, преимущественно, в “сфере влияния” широкораспространенных видов, а также видов арктического и сибирского типов фаун (см. табл. 2, рис. 5).

При определении географической дисперсии *Anseriformes*, мигрирующих через модельные лагуны, по периферийно рассредоточенным популяциям, мы обозначили условный контур их обобщенного ареала. Используемый алгоритм позволил

уточнить видовой состав 13 модельных видов/популяций анатид, входящих в состав Черноморско-Средиземноморского (европейские мигранты) и Западносибирско-Восточноафриканского (азиатские мигранты) пролетных путей, представители которых формируют интегрированный миграционный поток анатид в районе исследований (рис. 6).

В результате, суммарная граница дисперсии популяций *Anseriformes* охватила пространство от Великобритании на западе Палеарктики до востока Западносибирской равнины, включая Казахстан, юго-восточную оконечность Каспийского моря, северо-западную часть Аравийского п-ова, а также северо-восточную и северо-западную части Африки.

Для оценки суммарной численности всех мигрирующих популяций модельной группы анатид, встреченных в Сулакской и Туралинской ла-



**Рис. 5.** Фауногенетическая структура Anseriformes лагун Дагестана. Группы видов (в скобках — их число; на рисунке над каждым столбцом — их доля, %): 1 — широкораспространенных (9), 2 — арктических (8), 3 — сибирских (6), 4 — средиземноморских (2), 5 — европейско-китайских (2), 6 — монгольских (2), 7 — среднеазиатско-средиземноморских (1), 8 — бореально-арктических (1).

гунах, мы просуммировали их число за весь период исследований (см. табл. 2), что отражено на рис. 6; отмечена тенденция к снижению численности, но статистически это не подтверждается (рис. 7).

При определении трендов численности каждого из 18-и тестируемых видов гусеобразных, встреченных в модельных лагунах за весь период мониторинга, использовали длительные ряды наблюдений в узловых точках пролета (лагунах) (рис. 8).

Для подтверждения статистической достоверности полученных трендов, провели корреляционный анализ численности модельных видов со среднегодовой температурой воздуха на Приморской низменности Дагестана (см. рис. 3А; табл. 2, 4).

Анализ рис. 8 и данных табл. 2 и 4 показал, что, несмотря на определенную цикличность, из 18 модельных видов Anseriformes у 12 численность достоверно понизилась, у двух — возросла, у четырех — осталась стабильной.

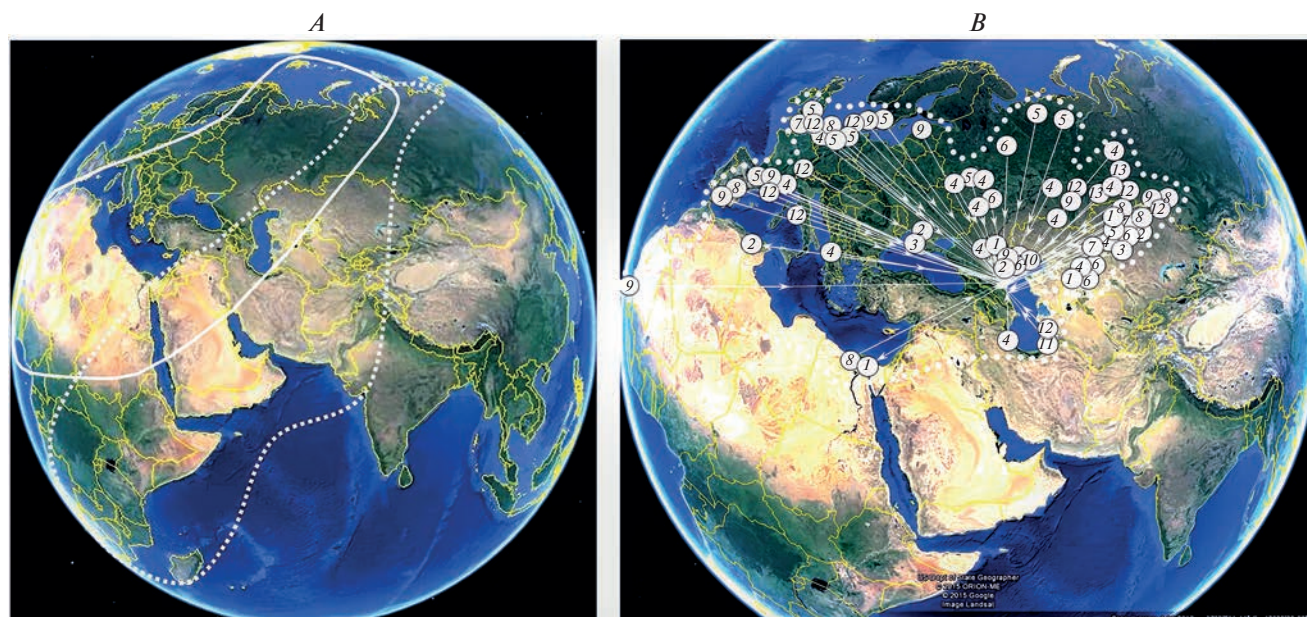
Полученные тренды численности должны, казалось бы, соответствовать всем географическим популяциям анатид, представители которых встречены в районе исследований и подтверждены данными кольцевания (см. рис. 6В). Однако установленные тенденции могут отражать динамику численности только тех географических популяций, которые регулярно мигрируют вдоль западного

Каспия. А поскольку, априори, вдоль западного Каспия регулярно мигрируют только популяции, летящие с бореально-арктических, северо-восточных и западносибирских районов России, Предуралья, Поволжья, северо-западного Каспия и Казахстана (Карри-Линдал, 1984; Михеев, 1997; Завьялов и др., 2008; Isakov, 1967; Boere, Stroud, 2006; Verkuil et al., 2012), то именно этим географическим популяциям и соответствуют тренды численности, полученные нами в узловых точках пролета в районе наших наблюдений.

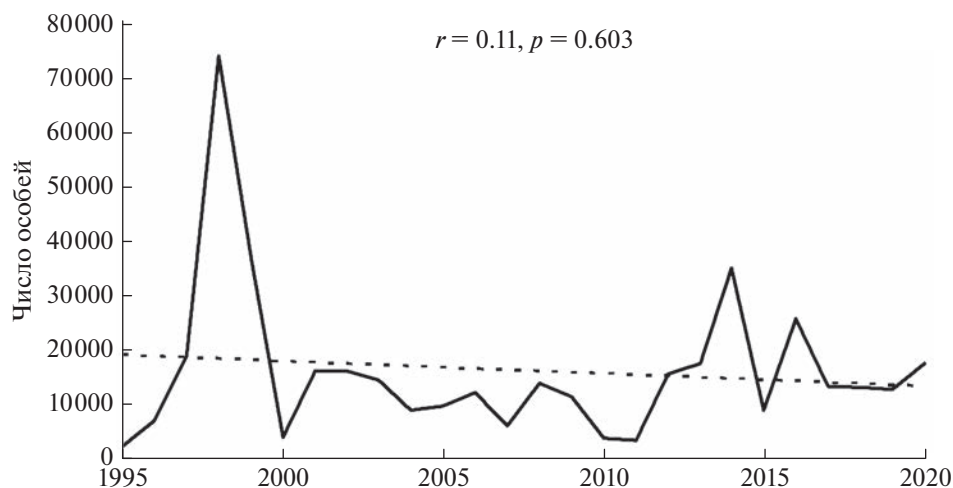
#### **Причины снижения численности модельных видов Anseriformes**

Выявляя причины (факторы) снижения численности у ряда модельных видов анатид, мы синхронизировали сведения литературных источников с данными нашего мониторинга. Так, несмотря на слабо выраженный отрицательный тренд у серого гуся (см. рис. 8А; табл. 2, 4), мы наблюдаем устойчивое снижение его численности в районе модельных лагун за последние 20 лет, где в 1997 г. на пролете было отмечено 910 особей, в 2007 г. — 129 особей, в 2017 г. — 40 особей. Снижение численности этого вида обусловлено, во-первых, ухудшением условий его зимовок на юге Каспия (Кошелев, Данник, 2001), где еще в 1960–1970 гг. XX века на Кура-Араксинской низменности в Азербайджане зерновые культуры стали за-





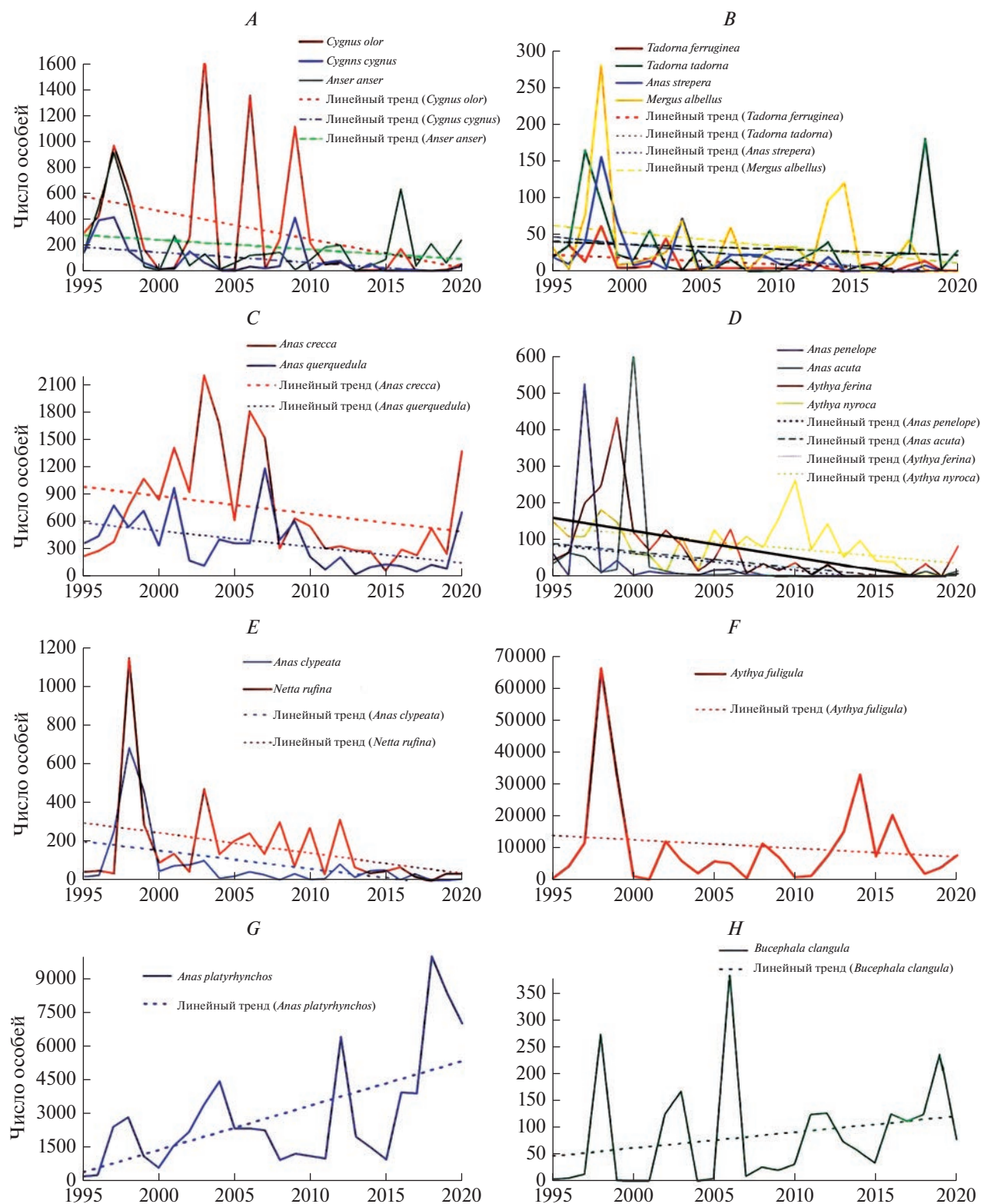
**Рис. 6.** Схема пролетных путей и географической дисперсии популяций Anseriformes, мигрирующих через модельные лагуны западного побережья Каспийского моря. *A* – пролетные пути – Черноморско-Средиземноморский (белая сплошная линия) и Западносибирско-Восточноафриканский (белая пунктирная линия) (Veen et al., 2005; Voerge, Stroud, 2006); *B* – условный контур обобщенного ареала мигрирующих через район исследований популяций анатид (белая пунктирная линия) и векторы предполагаемого пролета популяций гусеобразных (белые стрелки). Виды Anseriformes: 1 – пеганка (*Tadorna tadorna*), 2 – серый гусь (*Anser anser*), 3 – лебедь-шипун (*Cygnus olor*), 4 – кряква (*Anas platyrhynchos*), 5 – чирок-свистунок (*Anas crecca*), 6 – серая утка (*Anas strepera*), 7 – свиязь (*Anas penelope*), 8 – шилохвость (*Anas acuta*), 9 – чирок-трескунок (*Anas querquedula*), 10 – широконоска (*Anas clypeata*), 11 – красноносый нырок (*Netta rufina*), 12 – красноголовый нырок (*Aythya ferina*), 13 – гоголь (*Bucephala clangula*).



**Рис. 7.** Динамика суммарной численности модельных видов Anseriformes в районе исследований за 1995–2020 гг.

мещаться хлопчатником и виноградом (Султанов, 2001). Во-вторых, в результате последней трансгрессии Каспийского моря (Свиточ, 1998), вызвавшей повышение уровня грунтовых вод, злаково-эфемерные полупустыни западного Прикаспия стали замещаться полынно-солянковыми, что ухудшило кормовую базу не только серого

гуся, но и других анатид на путях их пролета (Кривенко, Виноградов, 2008). В-третьих, из-за возросших глубин в авандельте р. Волги в конце XX века (Кривенко, 2021) ухудшились рекреационно-кормовые условия для гнездящихся и мигрирующих популяций серых гусей, что стало причиной резкого сокращения их численности



**Рис. 8.** Динамика и тренды численности модельных видов Anseriformes. Во избежание нагромождений рисунки А–Е включают по 2–4 вида с соответствующими линейными трендами. Систематический порядок птиц в рисунках не соблюден, поскольку таксономическая группа подбиралась по схожим количественным параметрам (суммам встреченных особей), а не по таксономической последовательности видов.

**Таблица 4.** Коэффициент корреляции численности модельных видов анатид со среднегодовой температурой воздуха за 1995–2020 гг.

| №  | Вид                       | <i>r</i> | <i>p</i> |
|----|---------------------------|----------|----------|
| 1  | <i>Anser anser</i>        | –0.14    | 0.5130   |
| 2  | <i>Cygnus olor</i>        | –0.57*   | 0.0032   |
| 3  | <i>Cygnus cygnus</i>      | –0.61*   | 0.0014   |
| 4  | <i>Tadorna ferruginea</i> | –0.50*   | 0.0102   |
| 5  | <i>Tadorna tadorna</i>    | –0.22    | 0.2887   |
| 6  | <i>Anas platyrhynchos</i> | 0.59*    | 0.0021   |
| 7  | <i>Anas crecca</i>        | –0.29    | 0.1607   |
| 8  | <i>Anas strepera</i>      | –0.71*   | 0.0001   |
| 9  | <i>Anas penelope</i>      | –0.69*   | 0.0001   |
| 10 | <i>Anas acuta</i>         | –0.62*   | 0.0009   |
| 11 | <i>Anas querquedula</i>   | –0.54*   | 0.0051   |
| 12 | <i>Anas clypeata</i>      | –0.59*   | 0.0020   |
| 13 | <i>Netta rufina</i>       | –0.45*   | 0.0245   |
| 14 | <i>Aythya ferina</i>      | –0.68*   | 0.0002   |
| 15 | <i>Aythya nyroca</i>      | –0.61*   | 0.0012   |
| 16 | <i>Aythya fuligula</i>    | 0.10     | 0.6494   |
| 17 | <i>Bucephala clangula</i> | 0.53*    | 0.0060   |
| 18 | <i>Mergus albellus</i>    | –0.41*   | 0.0410   |

Примечания. *r* – коэффициент корреляции, *p* – уровень достоверности.

\* Корреляции достоверны при  $p < 0.05$ .

(Русанов, 2015). В-четвертых, на снижение численности серого гуся, гнездящегося в Западной Сибири, Казахстане, южном Урале и в бассейне р. Волги, оказало воздействие потепление климата, нарушившее естественный гидрологический режим водно-болотных угодий и усилившее опустынивание территорий (Ерохов и др., 2011; Тарасов, 2015). В-пятых, сокращение численности южной популяции серого гуся, гнездящегося в Южном федеральном округе, а также в Дагестане и Ставропольском крае Северо-Кавказского федерального округа, произошло не только по причине потери гнездовых местообитаний, но и из-за усилившегося пресса весенней охоты, сроки которой совпали с началом периода гнездования этого вида (Розенфельд, 2015; Лебедева, Ломадзе, 2016). В-шестых, в условиях потепления климата часть популяции серых гусей сократило свои миграционные пути, адаптировавшись к “холодным” зимовкам в местах своего размножения (Лебедева, Ломадзе, 2016). В совокупности вышеуказанные факторы повлияли на общее снижение численности серого гуся и на путях пролета в районе наших исследований. А поскольку, исходя из данных кольцевания, по западно-кас-

пийскому пролетному пути (включая модельные лагуны) регулярно мигрируют популяции серого гуся, летящего из Западной Сибири, Казахстана, Астраханской, Волгоградской областей и Дагестана (см. рис. 6В), то именно для этих географических популяций и характерен устойчивый отрицательный тренд численности.

В районе наших исследований отчетливо просматривается и снижение численности серой утки (см. рис. 8В; табл. 2, 4), где на пролете в 1998 г. было отмечено 156 особей, в 2009 г. – 9 особей, в 2020 г. – 1 особь. Резкое снижение численности серой утки, летящей вдоль западного Каспия из Воронежской, Волгоградской, Астраханской областей и Казахстана (см. рис. 6В), связано с депрессией ее обилия в оптимальных лесостепных и степных районах России, за исключением южного Предуралья (Федосов, 2015). Одновременно происходит ее расселение в таежную зону, Вологодскую и Архангельскую области, а также на юг Восточной Сибири, вследствие чего прослеживается общая тенденция роста численности этого вида в этих регионах (Федосов, 2015; Мельников, 2015). В настоящее время ареал серой утки расширился далеко на север Восточной Сибири вплоть до южных окраин Якутии, что обусловлено прогрессивным потеплением климата и выселением этого вида из южных частей ее ареала, охваченных сильными засухами (Мельников, 2015). Параллельно с этим наблюдается рост численности серой утки в Великобритании (Frost et al., 2019) и Европе (European Environment Agency, 2020), что, вероятно, также связано с ее выселением из лесостепных и степных районов России, но только в западном направлении. В целях сохранения южной популяции серой утки, этот вид включен нами в последнее издание Красной книги Дагестана (2020) со статусом уязвимого вида с сокращающимися численностью и распространением.

В еще более уязвимом положении оказался белоглазый нырок (см. рис. 8Д; табл. 2, 4). В прошлом столетии это был охотничий вид (Коблик, 2001), но в начале XXI века он уже был внесен в список Красной книги Российской Федерации (2001), а в 2009 г. и 2020 г. – в списки Красных книг Республики Дагестан (2009, 2020). Повсеместная депрессия численности популяций белоглазого нырка отразилась и на снижении его численности на путях пролета в районах Сулакской и Туралинской лагун, где в 1998 г. было отмечено 183 особи, в 2008 г. – 82 особи, в 2020 г. – 3 особи.

По 9–10-летним временным срезам также прослеживается снижение численности и у других тестируемых видов анатид:

**Таблица 5.** Районы кольцевания регулярно мигрирующих популяций Anseriformes и места добычи птиц (снятия колец) в Дагестане

| № | Административно-территориальная единица | Область             | Район                   | Районы кольцевания (популяции) и снятия колец в Дагестане                                                                              |
|---|-----------------------------------------|---------------------|-------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| 1 | Западная Сибирь                         | Омская              | Оконешниковский         | оз. Май-Сор                                                                                                                            |
|   |                                         |                     | Баировский              | оз. Черембаш                                                                                                                           |
|   |                                         | Тюменская           | Бердюжский              | оз. Тундровое                                                                                                                          |
| 2 | Казахстан                               | Актюбинская         | Шалкартениз             | слияние рек: Жалдама и Кара-Тургай                                                                                                     |
|   |                                         |                     | Иргизский               | оз. Байтак, низ. р. Тургай, оз. Бакбахты                                                                                               |
|   |                                         | Кызылординская      | Аральский               | о-в Барса-Кельмес, о-в Восточное Соленое                                                                                               |
|   |                                         | Павлодарская        | —                       | оз. Грань, 100 км S оз. Чаны                                                                                                           |
|   |                                         | Акмолинская         | Кургальджинский         | оз. Тенгиз, Кургальджин                                                                                                                |
| 3 | Уральский федеральный округ             | Курганская          | —                       | оз. Травыкуль                                                                                                                          |
|   |                                         |                     | Мокроусовский           | оз. Щучье                                                                                                                              |
|   |                                         | Свердловская        | —                       | Ильменский заповедник                                                                                                                  |
| 4 | Предуралье                              | Оренбургская        | Мустаевский             | оз. Лебяжье                                                                                                                            |
| 5 | Поволжье                                | Удмуртия            | Селтинский              | р. Кильмезь                                                                                                                            |
| 6 | Южный федеральный округ                 | Астраханская        | Астраханский заповедник | участки: Обжоровский, Трехизбенский, Дамчикский; о-в Блинов, о-в Маленький                                                             |
|   |                                         | Северный Каспий     | —                       | о-в Искусственный, о-в Чистая Банка                                                                                                    |
|   |                                         | Калмыкия            | Никольский              | оз. Сарпа, Маныч-Гудило                                                                                                                |
| 7 | Северо-Кавказский федеральный округ     | Ставропольский край | —                       | оз. Маныч-Гудило                                                                                                                       |
|   |                                         | Дагестан            | Кизлярский              | Кизлярский залив, Н-Бирюзьяк, низовья р. Терек, Александрийская, Суюткина Коса, Брянская коса, Крайновка, Тушиловка, Кочубей, Нечаевка |
|   |                                         |                     | Бабаюртовский           | Аграханский залив, Старое Тамазатюбе                                                                                                   |
|   |                                         |                     | Тарумовский             | водоемы: Каракольские, Акташ, Коктубей, Кочубей, Юрковка                                                                               |
|   |                                         |                     | Хасавюртовский          | оз. Симсир                                                                                                                             |
|   |                                         |                     | Кумторкалинский         | Алмалинские озера                                                                                                                      |
|   |                                         |                     | Казбековский            | Инче                                                                                                                                   |
|   |                                         |                     | Кизилюртовский          | озера: Шайтан-Казак, Темир-гое, Алмало, ст. Богатыревка                                                                                |
|   |                                         |                     | Махачкалинский          | приморские лагуны: Сулакская, Туралинская; оз. Мехтеб                                                                                  |
|   |                                         |                     | Каякентский             | оз. Аджи                                                                                                                               |

– чирок-свистунок (*Anas crecca*) (см. рис. 8С; табл. 2, 4): на пролете в 1999 г. была отмечена 1081 особь, в 2009 г. – 650 особей, в 2019 г. – 256 особей, тогда как в Великобритании, напротив, его численность возросла (Frost et al., 2019);

– свиязь (*Anas penelope*) (см. рис. 8D; табл. 2, 4): в 1999 г. встречено – 45 особей, в 2009 г. – 3 особи, в 2019 г. – 1 особь;

– шилохвость (см. рис. 8D; табл. 2, 4): в 2000 г. встречено 619 особей, в 2010 г. – 2 особи, в 2019 г. – 1 особь, при этом численность в Европе понизилась на 38% (BirdLife International, 2019, 2021);

– чирок-трескун (см. рис. 8С; табл. 2, 4): в 1999 г. встречено – 731 особь, в 2010 г. – 226 особей, в 2019 г. – 94 особи, а в Великобритании численность осталась стабильной (BirdLife International, 2019), тогда как в Европе понизилась (Schricke, 2001);

– широконоска (см. рис. 8Е; табл. 2, 4): в 1999 г. встречено – 465 особей, в 2009 г. – 37 особей, в 2019 г. – 4 особи, при этом численность в Европе также понизилась, а в Великобритании возросла (Frost et al., 2019; European Environment, 2020);

– красноносый нырок (см. рис. 8Е; табл. 2, 4): в 1999 г. встречено 294 особи, в 2009 г. – 76 особей, в 2019 г. – 36 особей, тогда как в Великобритании численность возросла (Frost et al., 2019);

– красноголовый нырок (см. рис. 8D; табл. 2, 4): в 1999 г. встречено – 434 особи, в 2009 г. – 17 особей, в 2019 г. – 1 особь, при этом отмечено однозначное снижение численности в Великобритании (Frost et al., 2019), Европе (BirdLife International, 2019) и в России (Оценка численности..., 2017).

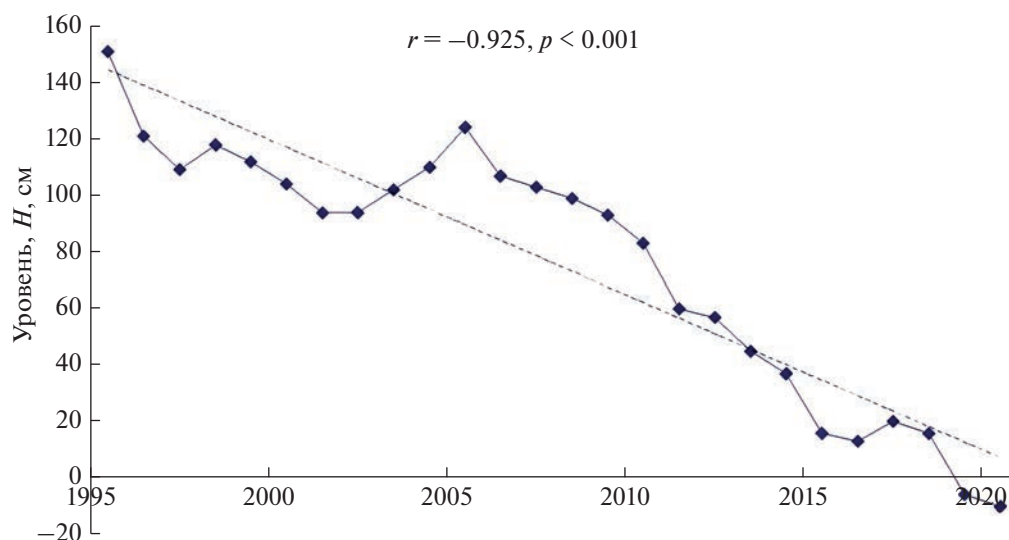
Согласно данным кольцевания и сведениям литературных источников (Завьялов и др., 2008; Федосов, 2015), все вышеперечисленные виды входят в состав волжско-камской, южно-уральской, западносибирской и североказахстанской популяций, регулярно мигрирующих вдоль западного Каспия (см. рис. 6В, табл. 5).

Соответственно, эти же популяции демонстрируют и вышеуказанные отрицательные тренды численности в районе наших исследований. Так, согласно сведениям литературных источников, популяция шилохвости исчезла из южной части ее ареала (Федосов, 2015). В последнем пятилетии XX века и в начале нынешнего столетия в авандельте р. Волги на 27% сократилась численность всех видов речных и нырковых уток, при этом свиязь вообще исчезла на пролете (Русанов, 2006, 2015). На этом фоне в 2010–2013 гг. из-за экстремально низкого уровня обводнения в 3 раза сократилась численность западносибирской по-

пуляции шилохвости, свиязи, широконоски, чирка-трескунка и хохлатой чернети, зимующих на Каспии и в дельте Нила (Антипов, 2010; Головатин, Пасхальный, 2015). О снижении численности западносибирской популяции шилохвости и широконоски свидетельствует и тот факт, что эти виды в последние годы стали все реже встречаться на пролете в районе Западного Маныча, где проходит крупная миграционная трасса западносибирской популяции этих видов (Лебедева и др., 2018). По сравнению с предыдущими годами резко понизилась численность и красноногого нырка – некогда самого массового в Дагестане вида гнездящихся уток (Букреев и др., 2013). Вместе с тем, снижение численности западносибирской популяции красноголового нырка и чирков – свистунка, трескунка, связано с плохо контролируемым их отстрелом в местах гнездования и на путях пролета (Тютеньков и др., 2015; Коробицын и др., 2018; Мищенко, Харитонов, 2018), и резко ускорилось в результате сдвига начала осенней охоты на более ранние сроки (Мищенко, Харитонов, 2018). К тому же, с середины 2000-х гг., с развитием очередной засушливой фазы гидрологического цикла, в 3–5 раз сократилась численность самых многочисленных видов уток, гнездящихся в Западной Сибири, – кряквы, чирка-трескунка и красноголового нырка (Тарасов, 2015; Коробицын и др., 2018). Снижению численности уток и серого гуся в Западной Сибири также способствовало сокращение площадей зерновых культур, расположенных поблизости от крупных тростниковых озер (Тарасов, 2015). При этом резкая депрессия численности красноголового нырка происходит, в основном, в самой многочисленной – западноевропейской-западносибирской популяции (Мищенко, Харитонов, 2018), часть представителей которой (западносибирская) регулярно мигрирует и зимует вдоль западного Каспия (Антипов, 2010).

Интерпретируя причины среднегодовых колебаний численности *Anseriformes* в районе наших исследований, обратим внимание на то, что первый всплеск обилия большинства модельных видов пришелся на холодные зимы 1996–1998 гг. (см. рис. 3В, 8А–8Н), что совпало с завершением перехода вековой прохладно-влажной фазы климата в тепло-сухую (Кривенко, Виноградов, 2008; Кривенко, 2021). Соответственно, в 1996 г. обводненность модельных лагун также приблизилась к полному профилю (Вилков, 2014), что совпало с пиком последней трансгрессии Каспийского моря, вследствие которой произошло затопление обширных районов западного Прикаспия (Свиточ, 1998), преобразовавшихся впоследствии в





**Рис. 9.** Динамика уровня Каспийского моря за 1995–2020 гг. (среднегодовые колебания Каспийского моря по уровенному посту Махачкала, в сантиметрах над “0” поста, равного минус 28.00 м абс. (Б.С.)).

новые места обитания водоплавающих и околоводных птиц. На этом фоне происходит не только расширение ареала гусеобразных, но и рост их численности (Вилков, 2013; Vilkov, 2013).

Вместе с тем среднегодовые колебания численности модельных видов анатид (см. рис. 8А–8Н) также связаны с участвовавшими теплыми годами (зимами) 2000–2002 гг., 2004–2006 гг., 2010–2011 гг., 2013–2015 гг. и 2018–2019 гг. (см. рис. 3А, 3В). В такие годы пролет гусеобразных вдоль западного Каспия затухает (“размывается”), поскольку часть анатид остается на путях пролета в более отдаленных районах северных широтах (лебеди – шипун и кликун, огарь, пеганка), включая и места своего размножения (серый гусь) (Русанов, 2001; Авилова, 2009; Лебедева и др., 2018; Schmaljohann, Both, 2017). Корреляционный анализ показал наличие достоверной отрицательной связи среднемесячных температур воздуха в осенне-зимний период на Приморской низменности Дагестана с флуктуацией численности огаря ( $r = -0.50$ ,  $p < 0.05$ ), лебедя-шипунa ( $r = -0.57$ ,  $p < 0.01$ ), лебедя-кликунa ( $r = -0.61$ ,  $p < 0.01$ ), серой утки ( $r = -0.71$ ,  $p < 0.001$ ), связи ( $r = -0.69$ ,  $p < 0.001$ ), шилохвости ( $r = -0.62$ ,  $p < 0.001$ ), чирка-трескунка ( $r = -0.4$ ,  $p < 0.01$ ), широконоски ( $r = -0.59$ ,  $p < 0.01$ ), красноногого нырка ( $r = -0.45$ ,  $p < 0.05$ ), красноголового нырка ( $r = -0.68$ ,  $p < 0.001$ ), белоглазого нырка ( $r = -0.61$ ,  $p < 0.01$ ) и лутка ( $r = -0.41$ ,  $p < 0.05$ ). Из изложенного следует, что в теплые годы интенсивность пролета и численность анатид в районе исследований снижается, а в холодные – возрастает.

В свою очередь положительная корреляция численности кряквы ( $r = 0.59$ ,  $p < 0.01$ ) и гоголя ( $r = 0.53$ ,  $p = 0.01$ ) достоверно связана с возрастанием их численности на зимовке, но только при повышении средне-осенних и средне-зимних температур на Приморской низменности Дагестана. Таким образом, разнонаправленные температурные тенденции, проявляющиеся в районе исследований в период осенних перелетов, способны повлиять только на задержку мигрантов на путях пролета и изменение мест их зимовок.

Еще один комплекс факторов, ухудшающих экологическую привлекательность каспийского экорегиона для анатид, связан с тотальной застройкой западно-каспийского побережья антропогенной инфраструктурой. Антропогенная трансформация природной среды резко активизировалась в 2000 г. и с тех пор постоянно нарастает на фоне сильной депрессии (до 40–90%) кормности Каспийского моря вследствие уничтожения отдельных компонентов его биоты черноморским вселенцем – гребневиком *Mnemiopsis leidyi* (A. Agassiz 1865) (Аладдин, Плотников, 2000; Востоков и др., 2020). Параллельно с этим происходит более чем десятикратное сокращение площадей зимовочных урочищ водоплавающих и околоводных птиц в Азербайджане (Поливанова, 1990), что также отразилось на ухудшении привлекательности зимующих на Каспии анатид. Кроме того, депрессия биоресурсов на Каспии протекает в условиях интенсивного нефтехимического и хлорорганического загрязнений, сопровождающихся снижением процентного содержания кислорода в воде

(Аладдин, Плотников, 2000), что в совокупности с вышеуказанными факторами дополнительно ухудшает экологическую значимость Каспийского моря для *Anseriformes* в целом. Однако в октябре 2020 г. в водах Дагестанского шельфа было зафиксировано присутствие в планктоне нового вселенца — гребневика *Beroe* cf. *ovata* (Bruguière 1789). Его появление и распространение в Каспийском море произошло на фоне общего потепления и череды последующих теплых зим (Восток и др., 2020). При этом были отмечены признаки воздействия нового вселенца — *B. ovata* — на популяцию *M. leidyi*, которым он избирательно питается, что может поспособствовать восстановлению экосистемы Каспийского моря и реабилитации экологической привлекательности Каспия для мигрирующих и зимующих анатид Палеарктики.

К факторам среды, оказывающим положительное воздействие на численность анатид в каспийском регионе, следует отнести современную регрессию Каспийского моря, уровень которого понизился с 1996 г. по 2019 г. на 1 м (Гаврилов, 2019). На 2020 г. уровень Каспия уже достиг отметки –27.68 мБс и продолжает снижаться (Akbari et al., 2020) (рис. 9).

На этом фоне наблюдается рост численности гусеобразных в районе Туралинской лагуны, где в результате устойчивой регрессии уровня моря из-под воды выступили каменные гряды и косы, заросшие водорослями и населенные различными гидробионтами, что стало привлекать на кормление значительное число анатид в периоды миграций и зимовок. Обмеление прибрежных морских акваторий улучшило доступ анатид к кормовым ресурсам (бентосу), определив тем самым рост их численности. Корреляционный анализ показал наличие достоверной отрицательной связи между снижением уровня Каспия и ростом численности кряквы на зимовках в районе Туралинской лагуны ( $r = -0.61, p < 0.001$ ), тогда как для красноголового нырка ( $r = 0.42, p < 0.05$ ), белоглазого нырка ( $r = 0.57, p < 0.01$ ), серой утки ( $r = 0.42, p < 0.05$ ) и лебедя-шипуна ( $r = 0.39, p < 0.05$ ) достоверная положительная корреляция между динамикой уровня Каспия обусловлена снижением их численности на зимовках при возрастании уровня моря.

Все большее негативное воздействие, но уже на биологическом уровне, в последнее время стал приобретать фактор беспокойства, который, аналогично прессу хищников, вызывает значительную элиминацию кладок анатид в местах их размножения (Пиминов и др., 2012; Rahmana et al., 2021). При повторных кладках увеличивается репродуктивный период, ведущий к повышенной гибели выводков и, соответственно, снижению

численности гусеобразных на общепопуляционных уровнях. И, наконец, для мигрирующих популяций *Anseriformes* к числу вышеуказанных причин (факторов) снижения их численности вполне обоснованно относят широкий спектр антропогенных воздействий (Нанкинов, 2017). Последние ведут к увеличению степени мозаичности среды (Кривенко, Виноградов, 2008), дроблению ареалов и депрессии численности популяций анатид в различных частях Палеарктики. Однако, несмотря на все вышеперечисленные антропогенные и естественные факторы среды, в числе лидирующих антропогенных воздействий был и остается охотничий пресс, понижающий численность большинства популяций анатид в пределах всего их ареала (Кривенко, Виноградов 2008; Нанкинов, 2017; Розенфельд и др., 2018; Харитонов, 2019).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На примере трансграничных популяций гусеобразных отражены данные многолетнего мониторинга, полученные в 1995–2020 гг. на двух Ключевых орнитологических территориях России международного значения — в Сулакской и Туралинской лагунах (Республика Дагестан). Модельные лагуны расположены на одном из крупнейших в России западно-каспийском пролетном пути, устроенном по типу “бутылочного горлышка”, где пересекаются пути пролета европейских и азиатских мигрантов. Модельную группу *Anseriformes*, включающую 18, преимущественно, фоновых видов, выбрали на основе регулярности их встреч на пролете. По сведениям о возвратах колец, полученных из Научно-информационного центра кольцевания птиц ИПЭЭ РАН, определили условный контур обобщенного ареала гусеобразных, фауногенетическую основу которых составляют широкораспространенные, арктические и сибирские представители типов фаун. По тем же данным кольцевания и сведениям литературных источников определили географическое местоположение популяций анатид, регулярно мигрирующих через район исследований. С помощью корреляционного анализа установили, что, несмотря на определенную цикличность, из 18 модельных видов *Anseriformes* у 12 численность достоверно понизилась, у 2 — возросла, у 4 — осталась стабильной. Полученные тренды численности синхронизировали с данными литературных источников по тем же видам анатид, но в местах их размножения. Совпадение вышеуказанных трендов с трендами численности тех же видов в местах их гнездования подтверждает коррект-

ность оценки численности географически дистанцированных популяций гусеобразных, полученных на путях их пролета в модельных лагунах. Анализ обобщенных данных показал, что современное состояние популяций *Anseriformes* — результат интегрированного воздействия трех ключевых факторов среды: гидроклиматического, антропогенного и кормового. Корреляционный анализ показал наличие достоверной отрицательной связи среднемесячных температур воздуха в осенне-зимний период на Приморской низменности Дагестана со среднегодовыми колебаниями численности модельной группы анатид. Установлено, что в теплые годы интенсивность пролета и численность модельной группы птиц в районе исследований снижается, а в холодные — возрастает, тогда как рост численности зимующих видов гусеобразных наблюдается при повышении средне-осенних и средне-зимних температур воздуха на Приморской низменности Дагестана. При этом разнонаправленные температурные тенденции, проявляющиеся в районе исследований в период осенних перелетов, способны повлиять только на задержку мигрантов на путях пролета и изменение мест их зимовок. Корреляционный анализ показал достоверную связь между ростом численности зимующих в районе Туралинской лагуны гусеобразных с регрессией уровня Каспийского моря, при которой обмеление прибрежных участков акватории Каспия улучшило доступ анатид к кормовым ресурсам (бентосу), обусловив рост их численности. Проведенное исследование обоснованно предполагает введение временного запрета на охотничье изъятие таких уязвимых видов, как серый гусь, чирки — свистунок и трескунок, серая утка, свиязь, шилохвость, широконоска и красноголовый нырок до устойчивого восстановления их популяций. Эти же природоохранные меры желательно реализовать в Западной Сибири, Казахстане, Уральском федеральном округе, Предуралье, Поволжье, Южном и Северо-Кавказском федеральных округах (куда входит и Дагестан), до устойчивого восстановления их популяций. Для таких видов анатид, как шилохвость, широконоска и красноголовый нырок подобный алгоритм сохранения целесообразно применить в Европе и Великобритании (за исключением широконоски в Великобритании), где численность этих видов также снижается. Принципиально, что только при единовременном и консолидированном участии всех стран, включая Россию, может быть достигнут максимальный природоохранный эффект. При этом весеннюю охоту на все виды птиц желательно закрыть повсеместно. Полученные данные могут послужить основой

для создания российской базы мониторинга *Anseriformes* с последующей ее интеграцией с уже имеющимися базами данных Евразии. В целях сохранения модельных лагун и их биоразнообразия, на основе данных нашего мониторинга, уже создана Особо охраняемая природная территория (ООПТ) “Сулакская лагуна” со статусом регионального значения и разработан инновационный социально-экологический проект природного парка “Орнитопарк — Туралинская лагуна”. Создание сети ООПТ вдоль западного Каспия способствует сохранению не только региональной авифауны, но и обширной группы палеарктических мигрантов, поскольку Сулакская и Туралинская лагуны вкупе с уже имеющимися ООПТ, сформируют единый опорный каркас водно-болотных угодий, каскадом расположенных в засушливых полупустынях западного Прикаспия. В целях сохранения ресурсных видов птиц, считаем рациональным в рамках полномочий охотхозяйств России разработать и распространить среди охотников мобильное приложение с фотографиями и информацией о птицах, на которых предполагается ввести запрет охоты (включая юридическую ответственность за незаконную добычу одной особи вида), а также с фотографиями и информацией о птицах, на которых открыта охота, но в соответствии с устанавливаемыми нормами охотничьего изъятия.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарит ведущего научного сотрудника Научно-информационного Центра кольцевания птиц ИПЭЭ РАН, Харитонову Сергея Павловича, за предоставление данных кольцевания.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при финансовой поддержке в рамках Государственного задания Прикаспийского института биологических ресурсов — обособленного подразделения Дагестанского федерального исследовательского центра Российской академии наук, регистрационный номер 122032200288-0. Тема: Структурно-функциональная организация и динамика популяций и сообществ животного населения, методологические основы мониторинга биологического разнообразия и научные основы сохранения и управления биологическими ресурсами зональных экосистем Восточного Кавказа.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Авилова К.В., 2009. Интродуцированные виды водоплавающих птиц в городах Европы: тенденции и перспективы // Сохранение разнообразия жи-

- вотных и охотничье хозяйство России: Материалы 3-й Международной науч.-практич. конференции. М. РГАУ — МЦХ им. К.А. Тимирязева. С. 513–515.
- Аладдин Н.В., Плотников И.С., 2000. Угроза крупномасштабной экологической катастрофы на Каспийском море (Сравнительный анализ причин и последствий экологических кризисов на Арале и Каспии) // Вестник Каспия. № 4. С. 112–126.
- Антипов А.М., 2010. Водоплавающие птицы Ханты-Мансийского автономного округа — Югры и сопредельных территорий: закономерности размещения, численность, миграции, охота, меры охраны. Ханты-Мансийск. “Библиографика”. Сургут. 250 с.
- Будыко М.И., 1980. Климат в прошлом и будущем. Л. 350 с.
- Букреев С.А., Джамирзоев Г.С., 2006. Республика Дагестан // Водно-болотные угодья России. Водно-болотные угодья Северного Кавказа. М. Wetlands International. С. 16–18.
- Букреев С.А., Джамирзоев Г.С., Перевозов А.Г., 2013. Интересные орнитологические наблюдения в Дагестане в 2012 году. Неворобьиные (non-Passeriformes) // Птицы Кавказа: история изучения, жизнь в урбанизированной среде. Ставрополь. С. 5–2.
- Вилков Е.В., 2008. Динамика численности и специфика миграций Anseriformes в районе лагун западного побережья Среднего Каспия // Сибирский экологический журнал. № 1. С. 171–186. ISSN 0869-8619.
- Вилков Е.В., 2009. ДС-9 Сулакская лагуна. ДС-10 Туралинская лагуна // Ключевые орнитологические территории России. Т. 3. Ключевые орнитологические территории международного значения в Кавказском экорегионе. Под ред. С.А. Букреева, Г.С. Джамирзоева. М.: Союз охраны птиц России. С. 197–199.
- Вилков Е.В., 2013. Популяционные тренды регулярных мигрантов — основа прогностической модели сохранения птиц Евразии // Экология. № 2. С. 124–139.  
<https://doi.org/10.7868/S0367059713010137>
- Вилков Е.В., 2014. Генезис и эволюция прикаспийских лагун, как важных резерватов фауны птиц на западном Каспии // Проблемы региональной экологии. М.: “Камертон”. № 2. С. 191–197.
- Вилков Е.В., 2014а. Экспресс-методика компьютерной реконструкции крупномасштабных картосхем по ограниченному географическим параметрам // Проблемы региональной экологии. М.: “Камертон”. № 2. С. 138–140.
- Вилков Е.В., 2017. Орнитологическая значимость особо охраняемой природной территории “Сулакская лагуна” // Устойчивое развитие особо охраняемых территорий. Т. 4: Сборник статей IV Всероссийской науч.-практич. конференции (1–3 ноября 2017 г., Сочи). Сочи: ГКУ КК “Природный орнитологический парк в Имеретинской низменности”. Дониздат. С. 67–79.
- Вилков Е.В., 2019. Социально-экологический проект природного парка “Орнитопарк — Туралинская лагуна” // Устойчивое развитие особо охраняемых природных территорий. Т. 6: Сборник статей VI Всероссийской научно-практической конференции (2–4 октября 2019, Сочи). Сочи: ГКУ КК “Природный орнитологический парк в Имеретинской низменности”. Донской издательский центр. С. 111–122.
- Воришек П., 2018. Общеввропейская программа мониторинга обычных видов птиц: методы, достижения и перспективы расширения в восточной Европе // Первый Всероссийский орнитологический конгресс (г. Тверь, Россия, 29 января–4 февраля 2018 г.). Тезисы докладов. Тверь. С. 63.
- Востоков С.В., Гаджиев А.А., Востокова А.С., Рабазанов Н.И., 2020. Гребневик *Bereoe cf. ovata* в Каспийском море. Начало нового этапа в эволюции экосистемы Каспия? Юг России: экология, развитие. Т. 15. № 4. С. 21–35.  
<https://doi.org/10.18470/1992-1098-2020-4-21-35>
- Гаврилов Н.Н., 2019. Зависимость геоклиматических показателей от смены местообитаний в дельте Волги в процессе внутривековой изменчивости климата // Природные экосистемы Прикаспия: прошлое, настоящее, будущее: Материалы Всероссийской научной конференции с международным участием, посвященной 100-летию Астраханского государственного заповедника. Астрахань. МИР. С. 16–17.
- Головатин М.Г., Пасхальный С.П., 2015. Современное состояние ресурсов гусеобразных поймы Нижней Оби и их пространственное распределение // Международная конференция “Гусеобразные Северной Евразии: изучение, сохранение и рациональное использование”. Салехард. С. 23–24.
- Джамирзоев Г.С., Букреев С.А., 2013. Редкие позвоночные животные заповедника “Дагестанский” // Труды заповедника “Дагестанский”. Вып. 6. Махачкала. С. 145–149.
- Ерохов С.Н., Березовиков Н.Н., Тимошенко А.Ю., Кошкин А.В., 2011. Современное состояние гнездящейся популяции серого гуся (*Sygnus sygnus*) // Тезисы докладов Международной конференции “Гусеобразные Северной Евразии: география, динамика и управление популяциями”. Элиста. С. 28.
- Завьялов Е.В., Матросов А.Н., Табачишин В.Г., Кутырев И.В., Попов Н.В., и др., 2008. Роль сезонных миграций лимнофильных видов птиц в возможности заноса вируса гриппа А (H5N1) на территорию севера Нижнего Поволжья // Поволжский экологический журнал. № 1. С. 3–19.
- Карри-Линдал К., 1984. Птицы над сушей и морем: Глобальный обзор миграций птиц. М.: Мысль. 204 с.
- Коблик Е.А., 2001. Разнообразие птиц (по материалам экспозиции Зоологического музея МГУ). Ч. 1. М.: МГУ. 384 с.
- Коробицын И.Г., Тютеньков О.Ю., Москвитин С.С., 2018. Соотношение полов птиц как индикатор состояния популяций водоплавающих птиц // Динамика популяций охотничьих животных Северной Европы: Тезисы докладов. VII Международный симпозиум. 24–28 сентября 2018 г., г. Петрозаводск, Республика Карелия, Россия. Петрозаводск: КарНЦ РАН. С. 61–62.

- Кошелев А.И., Данник О.Ю., 2001. Местные кормовые перелеты зимующих гусей в Северном Приазовье // Проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии. М. С. 72–73.
- Красная книга Республики Дагестан, 2009. Махачкала. 552 с.
- Красная книга Республики Дагестан, 2020. Махачкала: Типография А4 (ИП Джамалудинов). 796 с.
- Красная книга Российской Федерации, 2001. Животные. М.: АСТ-Астрель. 862 с.
- Кривенко В.Г., Виноградов В.Г., 2008. Птицы водной среды и ритмы климата Северной Евразии. М.: Наука. 588 с.
- Кривенко В.Г., 2021. Глобальное потепление климата с позиций космогенной теории динамики ареалов и численности животных Северного полушария // Общественно-научный журнал “Вестник” РАЕН. Т. 3. С. 96–106.  
<https://doi.org/10.52531/1682-1696-2021-21-3-96-106>
- Лебедева Н.В., Ломадзе Н.Х., 2016. Популяция серого гуся (*Anser anser*) на Западном Маныче в начале XXI века // Наука Юга России. Т. 12. № 2. С. 68–81.
- Лебедева Н.В., Ломадзе Н.Х., Коломейцев С.Г., 2018. Миграция гусеобразных (*Anseriformes*) на Западном Маныче в 2016 г. // Наука Юга России. Т. 14. № 1. С. 97–115.  
<https://doi.org/10.23885/2500-0640-2018-14-1-97-115>
- Мельников Ю.И., 2004. Экстремальные засухи и их влияние на динамику гнездовых ареалов куликов Прибайкалья // Кулики Восточной Европы и Северной Азии: изучение и охрана: Материалы VI совещания по вопросам изучения и охраны куликов. Екатеринбург: Уральский университет. С. 138–145.
- Мельников Ю.И., 2015. Серая утка в Восточной Сибири: динамика ареала и современное состояние численности // Международная конференция “Гусеобразные Северной Евразии: изучение, сохранение и рациональное использование”. Салехард. С. 52–53.
- Михеев А.В., 1997. Видимый дневной пролет водных и околоводных птиц по западному побережью Каспийского моря. Ставрополь. 160 с.
- Мищенко А.Л., Харитонов С.П., 2018. Современное состояние популяций красноголового нырка в России и Европе: причины сокращения численности // Первый Всероссийский орнитологический конгресс (г. Тверь, Россия, 29 января – 4 февраля 2018 г.). Тезисы докладов. Тверь. С. 226–227.
- Нанкинов Д.Н., 2017. Птицы России и сопредельных стран: чирок-трескунок *Anas querquedula* Linnaeus, 1758 // Русский орнитологический журнал. Т. 26. Экспресс-выпуск № 1460. С. 2505–2553. ISSN 0869-4362
- Оценка численности и ее динамики для птиц европейской части России (результаты проекта “European Red List of Birds”), 2017. Под ред. А.Л. Мищенко. М.: Русское общество сохранения и изучения птиц. 63 с.
- Пиминов В.Н., Синицын А.А., Сышев И.М., 2012. Гусеобразные (*Anseriformes*) бассейна р. Пур и воздействие промышленного освоения территории на их популяции // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства. № 1. С. 225–226.
- Поливанова Н.Н., 1990. Предисловие // Миграции и зимовки птиц Северного Кавказа. Ставрополь. Кн. изд-во. Вып. 11. С. 5–6.
- Равкин Ю.С., 1967. К методике учета птиц лесных ландшафтов // Природа очагов клещевого энцефалита на Алтае. Новосибирск. С. 66–75.
- Равкин Ю.С., 2008. Факторная зоогеография: принципы, методы и теоретические представления / Ю.С. Равкин, С.Г. Ливанов. Новосибирск: Наука. 205 с.
- Розенфельд С.Б., 2015. Перспективы сохранения популяций серого гуся методом искусственного разведения // Международная конференция “Гусеобразные Северной Евразии: изучение, сохранение и рациональное использование”. Салехард. С. 73–74.
- Розенфельд С.Б., Герасимов Ю.Н., Мищенко А.Л., Белик В.П., Морозов В.В., 2018. Сокращение численности ряда таксонов охотничьих видов гусеобразных: о необходимости включения их в Красную книгу России // Первый Всероссийский орнитологический конгресс. 29 января–4 февраля 2018 г. г. Тверь, Россия. Тезисы докладов. Тверь.: ТГУ. С. 279–280.
- Русанов Г.М., 2001. Численность водоплавающих птиц в дельте Волги в условиях нестабильного водного режима (1968–1999 гг.) // Бюллетень Рабочей группы по гусям Восточной Европы и Северной Азии. Вып. 7. С. 365–383.
- Русанов Г.М., 2006. Изменения птичьего населения дельты Волги во второй половине XX столетия // Развитие современной орнитологии в Северной Евразии: Труды XII Международной орнитологической конференции Северной Евразии. Ставрополь: СГУ. С. 210–228.
- Русанов Г.М., 2015. Динамика популяций водоплавающих птиц в дельте Волги в XX столетии // Русский орнитологический журнал. Т. 24. Экспресс-выпуск 1171. С. 2674–2694.
- Свиточ А.А., 1998. Геоэкологическая катастрофа в приморских городах Дагестана // Природа. Т. 5. № 993. С. 16–17.
- Соколов Л.В., 1991. Филопатрия и дисперсия птиц (Тр. Зоол. ин-та). Ленинград. Т. 230. 233 с.
- Соколов Л.В., 2010. Климат в жизни растений и животных. СПб.: “ТЕССА”, 344 с.
- Султанов Э.Г., 2001. Статус писккульки (*Anser erythropus*) в Азербайджане // Фокус на Каспии. Региональная программа по охране писккульки в Прикаспийском регионе. Региональное агентство окружающей среды Хяме. Финляндия. С. 1–5.
- Тарасов В.В., 2015. Современное состояние ресурсов гусеобразных птиц в Тоболо-Ишимской лесостепи // Международная конференция “Гусеобразные Северной Евразии: изучение, сохранение и рациональное использование”. Салехард. С. 89–90.
- Тютеньков О.Ю., Коробицын И.Г., Панин А.С., Гашиков С.И., Москвитин С.С., 2015. Сокращение численности водоплавающих птиц таежной зоны Западной Си-



- бири в начале XXI в. // XIV Международная орнитологическая конференция Северной Евразии. I. Тезисы. Алматы. С. 492–493.
- Федосов В.Н., 2015. Результаты изучения ареалов водоплавающих птиц по материалам проекта создания атласа гнездящихся птиц европейской России // Международная конференция “Гусеобразные Северной Евразии: изучение, сохранение и рациональное использование”. Салехард. С. 92–93.
- Харитонов С.П., 2019. О рациональном (неистощительном) использовании ресурсов водоплавающих птиц: демографическое благополучие популяции и нормы изъятия // Зоологический журнал. Т. 98. № 8. С. 903–914.  
<https://doi.org/10.1134/S0044513419080063>
- Штегман Б.К., 1938. Основы орнитогеографического деления Палеарктики. Фауна СССР. Птицы. М.—Л. Т. 1. № 2. 165 с.
- Akbari M., Baubekova A., Roozbahani A., Gafurov A., Shiklomanov A. et al., 2020. Vulnerability of the Caspian Sea shoreline to changes in hydrology and climate // Environmental Research Letters. V. 15. № 11.  
<https://doi.org/10.1088/1748-9326/abaad8>
- Andres B.A., Smith P.A., Morrison R.I.G., Gratto-Trevor C.L., Brown S.C. et al., 2012. Population estimates of North American shorebirds // Wader Study Group Bull. V. 119. № 3. P. 178–194.
- BirdLife International (2017), 2019. European birds of conservation concern: populations, trends and national responsibilities. Cambridge, UK: BirdLife International; Frost T., Graham A., Hearn R., McAvoy S., Robinson A., Stroud D. et al. Population estimates of wintering waterbirds in Great Britain // British Birds. V. 112. P. 130–145.
- BirdLife International, 2021. European Red List of Birds. Luxembourg: Publications Office of the European Union.
- Boere G.C., Stroud D.A., 2006. The flyway concept: what it is and what it isn't // Waterbirds around the world. Eds G.C. Boere, C.A. Galbraith & D.A. Stroud. The Stationery Office, Edinburgh, UK. P. 40–47. ISBN 0 11 497333 4
- Camp J., 2018. On the possibility of assessing trends in the number of birds for the territory of Russia according to local monitoring // First All-Russian Ornithological Congress (Tver, Russia, January 29–February 4, 2018). Abstracts of reports. Tver. P. 142.
- Clements J.F., Schulenberg T.S., Iliff M.J., Fredericks T.A., Gerbracht J.A. et al., 2022. The eBird/Clements checklist of Birds of the World: v2022. Downloaded from <https://www.birds.cornell.edu/clementschecklist/download/>
- European Environment Agency, 2020. State of nature in the EU // Results from reporting under the nature directives 2013–2018. EEA. 142 p. <https://www.eea.europa.eu/publications/state-of-nature-in-the-eu-2020>
- Fox A.D., Leafloor J.O. (eds), 2018. A Global audit of the status and trends of Arctic and Northern Hemisphere goose population. Conservation of Arctic Flora and Fauna International Secretariat, Akureyri, Iceland. 31 p.
- Frost T., Graham A., Hearn R., McAvoy S., Robinson A. et al., 2019. Population estimates of wintering waterbirds in Great Britain // British Birds. V. 112. P. 130–145.
- Guillemain M., Poysa H., Fox A.D., Arzel C., Dessborn L. et al., 2013. Effects of climate change on European ducks: what we know and what do we need to know? // Wild Biol. V. 19. P. 404–419.
- Howard C., Stephens P.A., Tobias J.A., Sheard C., Butchart S.H. et al., 2018. Flight range, fuel load and the impact of climate change on the journeys of migrant birds // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. V. 285 (1873): 20172329.  
<https://doi.org/10.1098/rspb.2017.2329>
- IPBES, 2019. Global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. E. S. Brondizio, J. Settele, S. Diaz, and H. T. Ngo (ed). Bonn, Germany: IPBES secretariat 1148.  
<https://doi.org/10.5281/zenodo.3831673>
- Isakov Y.A., 1967. Proceedings of the Second European Meeting on Wildfowl Conservation, Noordwijk aan Zee, The Netherlands, 9–14 May 1966. P. 125–138.
- Lehikoinen A., Jaatinen K., 2012. Delayed autumn migration in northern European waterfowl // J. Ornithology. V. 153. № 2. P. 563–570.  
<https://doi.org/10.1007/s10336-011-0777-z>
- Mason L.R., Green R.E., Howard C., Stephens P.A., Willis S.G., Aunins A. et al., 2019. Population responses of bird populations to climate change on two continents vary with species' ecological traits but not with direction of change in climate suitability // ClimChan. V. 157. 3(1). P. 337–354.
- Rahmana Q., Nadeema M.S., Altafb M., Khanc S.H., Saeedb A., Naseerb J., Hamedd M.H., Kayania A.R., Rase M., 2021. Assessment of anthropogenic-causing-agents act on waterbirds-diversity in the vicinity of Tarbela Dam, Indus River, Pakistan. Brazilian // Journal of Biology. 2024. V. 84. e251197.  
<https://doi.org/10.1590/1519-6984.251197>
- Roach J.K., Griffith B., 2015. Climate-induced lake drying causes heterogeneous reductions in waterfowl species richness // Landscape Ecology. V. 30. № 6. P. 1005–1022.  
<https://doi.org/10.1007/s10980-015-0207-3>
- Robinson R.A., Crick H.Q.P., Learmonth J.A., Maclean I.M.D., Thomas Ch.D., et al., 2009. Travelling through a warming world: climate change and migratory species // Endangered species research. V. 7. № 2. P. 87–99.  
<https://doi.org/10.3354/esr00095>
- Schmaljohann H., Both C., 2017. The limits of modifying migration speed to adjust to climate change // Nature Climate Change. V. 7. № 8. P. 573–576.  
<https://doi.org/10.1038/nclimate3336>
- Schricke V., 2001. Elements for a Garganey (*Anas querquedula*) management plan // Game and Wildlife Sci. V. 18. № 1. P. 9–41.
- Thorup K., Tottrup A.P., Willems M., Klaassen R.H.G., Strandberg R. et al., 2017. Resource tracking within and across continents in long-distance bird migrants // Science Advances. V. 3. № 1. e1601360.  
<https://doi.org/10.1126/sciadv.1601360>

- Van Eerden M.R., Drent R.H., Stahl J., Bakker J.P., 2005. Connecting seas: western Palaearctic continental flyway for water birds in the perspective of changing land use and climate // *Global Change Biology*. V. 11. № 6. P. 894–908.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2005.00940.x>
- Veen J., Yurlov A.K., Delany S.N., Mihantiev A.I., Selivanova M.A., 2005. An atlas of movements of Southwest Siberian waterbirds. Wetlands International, Wageningen, The Netherlands. 60 p.
- Verkuil Y.I. et al., 2012. Losing a staging area: eastward redistribution of Afro-Eurasian ruffs is associated with deteriorating fuelling conditions along the western flyway / Verkuil Y.I., Karlionova N., Rakhimberdiev E.N., Jukema J., Wijmenga J.J., Hooijmeijer JCEW, Pinchuk P., Wymenga E., Baker A.J., Piersma T. // *Biol. Conserv.* V. 149. P. 51–59.
- Vilkov E.V., 2006. Evolution of freshwater lagoons in Dagestan and their importance for waterbirds on the west Caspian coast // *Waterbirds around the world*. Eds G.C. Boere, C.A. Galbraith & D.A. Stroud. The Stationery Office, Edinburgh, UK. P. 372. ISBN 0 11 497333 4
- Vilkov Ye.V., 2013. Abundance dynamics of gamebirds (Anseriformes, Charadriiformes) in the region of lagoons of the western coast of the middle Caspian Sea // 2<sup>nd</sup> International Symposium on Hunting “Modern Aspects of Sustainable Management of Game Population” Novi Sad, Serbia, 17–20 October. P. 114–122. ISBN: 978-86-75-20-279-0

## THE NUMBERS DYNAMICS OF ANATIDS (ANSERIFORMES, ANATIDAE, AVES) IN MODEL AREAS IN DAGESTAN, NORTHEASTERN CAUCASUS, RUSSIA

E. V. Vilkov\*

*Caspian Institute of Biological Resources, Dagestan Federal Research Center, Russian Academy of Sciences, Makhachkala, 367000 Dagestan*

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

The numbers of waterfowl and shorebirds declining on a global scale is largely due to the reduction in wetland areas in the era of climate warming. Long-term monitoring data obtained in 1995–2020 in two Key Bird Areas of Russia of international importance, i.e. the Sulakskaya and Turalinskaya lagoons, the Republic of Dagestan, are presented, the transboundary populations of Anseriformes (Anatidae) taken as examples. Both model lagoons are located in one of Russia's largest bottleneck places of the western Caspian flyways, where the fly routes of European and Asian migrants intersect. The Anseriformes model group, which includes 18 predominantly background species, was chosen based on their regular encounters during migration. According to the information on the ring returns obtained from the Research and Information Center for Bird Ringing at the Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, a conditional outline of the generalized distribution range of Anseriformes was revealed, the faunogenetic basis of which is composed of widespread representatives of Arctic or Siberian fauna types. Based on all available data, including the information derived from literature sources, the geographic location both of populations and their regular migration areas was determined. The rating of 12 of all 18 study species was found to have significantly decreased, vs 2 that increased, and further 4 that remained stable. The resulting trends were synchronized with data available from literary sources on the same species of Anseriformes in their nesting areas. The coincidence of the corresponding trends with the distribution trends of the same anatid species in their nesting areas ensured the distance of distant populations of Anseriformes obtained along their flyways in the model lagoons to be correctly measured. This was found to correlate with the average monthly air temperatures in the autumn–winter period in the Primorskaya Lowland of Dagestan, 12 model species being associated with temperature fluctuations. The numbers of migratory populations of anatids in cold years are shown to lead to their increased migration in the study area, as a result the migration of migrants along the flight routes slowing down and their wintering places being changed. Correlation analysis showed a significant relation between the increased areas of Anseriformes wintering in the Caspian Sea with sea-level regression, in which the shallowing areas of marine waters limited the access of anatids to food resources (benthos). Three key factors determining the dynamics of a group of Anseriformes populations are discussed: hydroclimatic cycles, anthropogenic influence and foraging. A temporary ban on the hunting removal of 8 vulnerable species of anatids (the Greylag Goose, the Common Teal, the Garganey, the Gadwall, the Eurasian Wigeon, the Northern Pintail, the Northern Shoveler, and the Common Pochard) is proposed to be imposed in Siberia, Kazakhstan, the Urals Federal District, the Cis-Urals, the Volga region, and the Southern and North Caucasus federal districts until their populations become sufficiently restored.

**Keywords:** waterfowl, shorebirds, distribution, habitat, lagoons, species conservation, population trends, regulatory factors

УДК 599.745.3(282.256.341)

## УШКАНЬИ ОСТРОВА (ОЗЕРО БАЙКАЛ), ИХ РОЛЬ И ЗНАЧЕНИЕ В ЖИЗНИ БАЙКАЛЬСКОЙ НЕРПЫ (*PUSA SIBIRICA* GMELIN 1788, *PINNIPEDIA*) В СОВРЕМЕННЫХ УСЛОВИЯХ

© 2023 г. Е. А. Петров<sup>а, \*</sup>, А. Б. Купчинский<sup>а</sup>, А. А. Сыроватский<sup>б</sup>

<sup>а</sup>Байкальский музей Сибирского отделения РАН,  
пос. Листвянка, Иркутская обл., 664520 Россия

<sup>б</sup>Иркутский филиал Московского технического университета гражданской авиации,  
Иркутск, 664047 Россия

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

Поступила в редакцию 02.12.2022 г.

После доработки 13.08.2023 г.

Принята к публикации 27.09.2023 г.

Впервые приведено детальное описание береговой линии Ушканьих островов (озеро Байкал) с целью оценить использование берега байкальской нерпой (*Pusa sibirica* Gm.) в качестве лежбищ и роль этих лежбищ в годовом цикле тюленей. Для этого использованы видеоматериалы, полученные с помощью БПЛА фирмы “DJI” Mavic 2 Zoom и Air 2 S, и результаты многолетних полевых наблюдений. Полная съемка береговой линии всех четырех островов проведена 29 и 30 мая 2022 г. (при уровне воды 456.40 м над ур. м.), а также 12 и 24 августа (уровень воды, соответственно, 456.79 и 456.83 м над ур. м.). Показано, что по литологической характеристике на о-ве Большой Ушканьих около 30% береговой линии пригодны для использования нерпами, однако этого в настоящее время не происходит. Среди трех малых островов у тюленей излюбленным местом для формирования залежек является о-в Круглый (по общей численности животных, зафиксированных на острове и в прибрежных водах), вторым по значимости является о-в Тонкий и третьим — о-в Долгий (здесь смонтирована стационарная видеосистема, передающая информацию в режиме онлайн). На всех островах определены координаты конкретных локаций залежек/лежбищ. В настоящее время около 35% протяженности береговой линии трех малых Ушканьих островов в той или иной степени используются нерпой под залежки. В современных климатических условиях лежбища на малых Ушканьих островах, по-видимому, играют исключительно важную роль для значительной части популяции (каждый сезон их посещают несколько тысяч особей), поскольку большинство других лежбищ и локаций, которые нерпы могли бы использовать в качестве таковых, подвержены сильному антропогенному воздействию.

**Ключевые слова:** береговые лежбища, Сибирь, БПЛА

**DOI:** 10.31857/S0044513423120103, **EDN:** GRJRGR

Детальное изучение береговых лежбищ байкальской нерпы (*Pusa sibirica* Gm.), предпринимаемое нами с 2019 г., прояснило ряд факторов, влияющих на интенсивность их использования (Петров и др., 2021, 2021а; и др.). Прежде всего, установлено, что береговые лежбища в летне-осенний период жизненно необходимы для определенной части популяции байкальской нерпы. Величина этой части, скорее всего, определяется особенностями ледового режима на озере особенно в период разрушения сплошного ледового покрова (Петров и др., 2021б). Мы полагаем, что основной причиной выхода тюленей на сушу в условиях меняющегося климата является необходимость завершения линьки теми животными, которые не успели вылезти на плавающих льдах

(Петров и др., 2023). Это не исключает наличия или возникновения иных мотиваций, поскольку на лежбищах одновременно находятся и вылинявшие особи, и по внешнему виду совершенно здоровые. В зависимости от погодных условий ледовый покров разрушается с той или иной скоростью. Различия в сроках ледолома и особенно очищения акватории от плавающих льдов, на которых в 1960–1980-х годах происходила линька у всех особей популяции (Иванов, 1982), и определяя интенсивность использования лежбищ (Petrov et al., 2021). По наблюдениям 1990-х годов “на летние лежбища выходят, главным образом, животные ослабленные, плохо упитанные, подранки, нуждающиеся в отдыхе, просто больные (даже если это не определяется визуально), наконец, не

долинявшие животные” (Петров, 1997, с. 1206). Но и в настоящее время роль береговых лежбищ в восстановлении физической формы (отдых, заживление ран) очевидна (Petrov et al., 2021).

Если это так, то, начиная с 2000-х годов, потребность в лежбищах у байкальской нерпы в годы с теплыми зимами увеличилась. Проявляется это: а) в более раннем начале выхода животных на берег (через день—два после исчезновения плавающих льдов в северной части озера); б) в увеличении численности животных в береговых залежках (по сравнению с 1960—1990-ми годами, возможно, в кратном); в) в более продолжительном периоде функционирования береговых лежбищ (до сентября—октября включительно) (Петров и др., 2021, 2021а; Petrov et al., 2021); г) предположительно в возникновении новых локаций береговых лежбищ или временных залежек (Petrov et al., 2021; Иванов и др., 2022); д) и, по нашим наблюдениям, в изменении поведения (в частности, в усилении агрессивности) животных, возвращающихся на лежбища после сгона.

Однако до сих пор мы плохо представляем, какие локации в настоящее время используются животными в качестве постоянных береговых лежбищ (или временных, спорадических), а какие из существующих ранее (см. табл. 1 в обзоре (Петров и др., 2021)) по каким-то причинам перестали выполнять функции лежбищ (отмирающие лежбища). Недавно была предпринята попытка провести ревизию известных лежбищ на северо-восточном побережье озера (Петров и др., 2023). Было установлено, что только 9% (>20 км) береговой полосы упомянутого берега нерпы могут использовать для образования лежбищ. Этих локаций вполне достаточно, чтобы при необходимости значительная часть популяции одновременно вышла на сушу, однако констатируется, что они (локации) в настоящее время нерпой почти не используются. Поэтому широко известные лежбища на трех островах Ушканьего архипелага, по сути, остаются почти единственными действующими лежбищами на всем оз. Байкал. Однако сведений о них очень мало, и в значительной степени они устарели (Иванов, 1938; Пастухов, 1993). Довольно подробно описан лишь один из лежбищных участков на северном мысу о-ва Долгий<sup>1</sup> (Петров и др., 2021б).

В данной работе мы стремились решить следующие задачи: дать подробное геоморфологическое описание берегов упомянутых островных лежбищ, конкретизировать локации существующих лежбищ, оценить их возможную экологическую емкость и сезонную “пропускную способ-

ность”. Главная цель настоящего сообщения — оценить роль и значение лежбищ Ушканьих о-вов в годовом цикле байкальской нерпы в современных условиях (потепление климата и антропогенная нагрузка).

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для обследования береговой линии мы использовали БПЛА, хорошо зарекомендовавшие себя при изучении ластоногих (Баймуханов и др., 2020; Нестеренко, Катин, 2021; Шибанова и др., 2021; Иванов и др., 2022). В настоящее время их использование является лучшим, так называемым неинвазивным методом проведения дистанционного мониторинга популяций диких животных. Полевые работы (инструментальную съемку) проводили в мае и августе 2022 г. с экспедиционного судна “Профессор А.А. Тресков”. Обследованы берега всех четырех островов архипелага Ушканьих о-ва (рис. 1). Для запуска БПЛА судно ложилось в дрейф. Применяли аппараты фирмы “DJI” Mavic 2 Zoom (взлетная масса 905 г) и Air 2 S (взлетная масса 595 г). Характеристики получаемых видео: 4К, 25 кадров/с; подробные технические характеристики аппаратов приведены на сайте фирмы ([www.dji.com/ru/mavic-3?site=brand-site&from=nav](http://www.dji.com/ru/mavic-3?site=brand-site&from=nav); [www.dji.com/ru/air-2s?site=brand-site&from=nav](http://www.dji.com/ru/air-2s?site=brand-site&from=nav)). Съемку проводили с высоты 100, 200 и 300 м в дневные часы, когда скорость ветра не превышала 10–12 м/с. Общая протяженность обследованной береговой линии составила 14 100 м (в т.ч. 8500 м — на Большом о-ве). Кроме съемок с БПЛА, все берега островов обследованы непосредственно на месте (пеший обход и проезд на лодке), характерные места зафиксированы на фото. Уровень воды в первые дни съемок, 29 и 30 мая, составлял 456.40 м над ур. м., а в августе — превышал отметку 456.80 м над ур. м. Здесь и далее по тексту данные об уровне взяты с сайта [www.rushydro.ru](http://www.rushydro.ru), погодные условия приведены по данным метеостанции, расположенной на Большом Ушканьем о-ве (сайт [www.rp5.ru](http://www.rp5.ru)). При описании берегов, где это было возможно, использовали гранулометрическую классификацию структур осадочных пород и классификацию обломков по их размеру, которые приведены в Справочнике по литологии (1983). Согласно этим классификациям, утес имеет размер более 10 м, крупная глыба — 5–10 м (в поперечнике), средняя — 2.5–5 м, малая глыба — 1–2.5 м (глыбы могут быть окатанными и не окатанными); валун — окатанный обломок размером 1–100 см и далее по уменьшению размера следует щебенка или, если она окатанная, — галька (1–10 см) трех градаций, и самые мелкие частицы — гравий (1–10 мм). Крупно- и мелкозернистые песчаные грунты на островах практически отсутствуют.

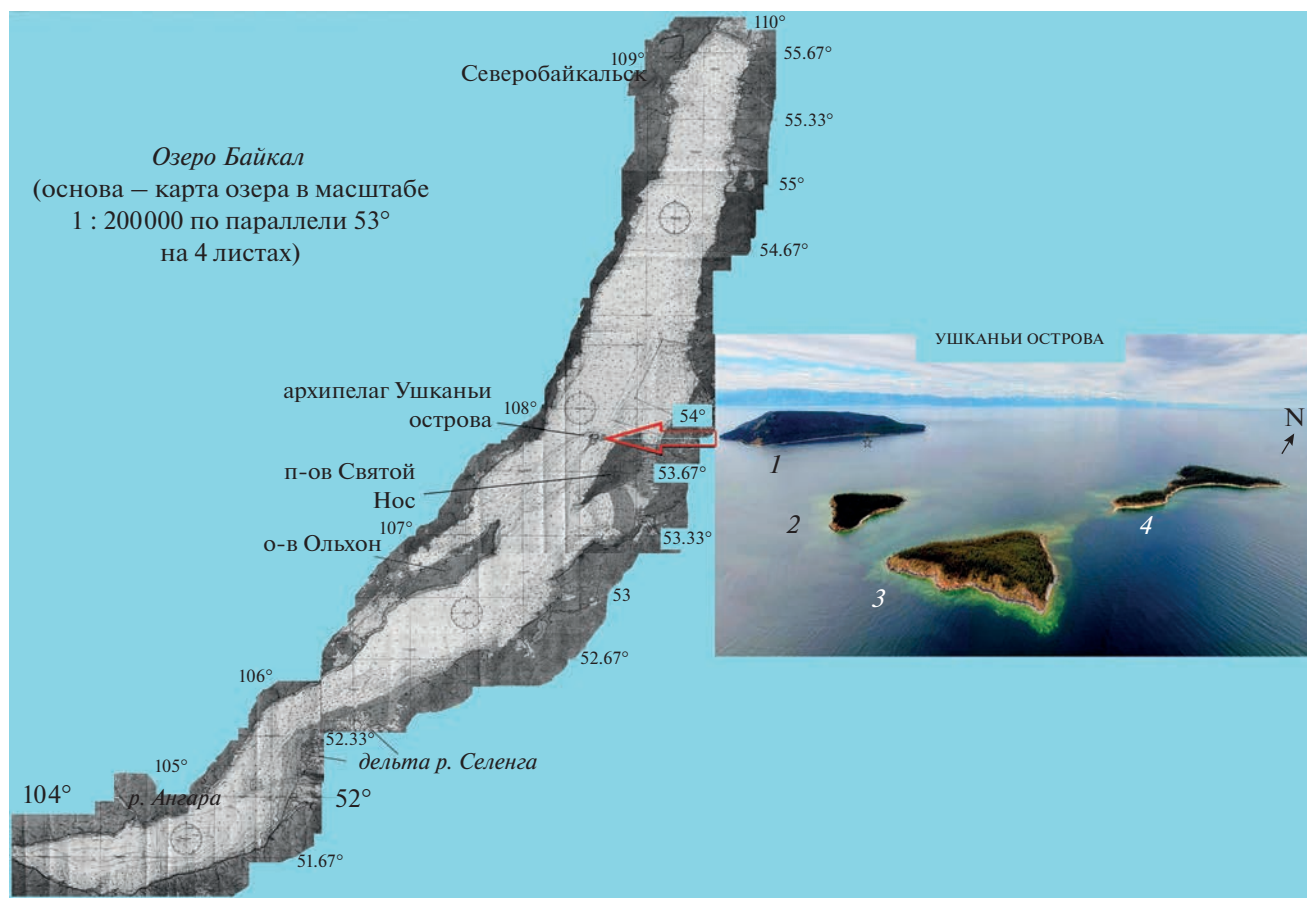
<sup>1</sup> В предыдущих публикациях была допущена ошибка: вместо верного названия “Долгий” использовали ошибочное название “Тонкий”. Эта промашка обсуждена и в дальнейшем не допускалась (подробнее (Иванов и др., 2022)).

Таблица 1. Численность байкальской нерпы на суше (особи) и в воде (особи (%)) и ее распределение на Ушканых о-вах в 2022 г. по данным съемок с БПЛА

| Локация                                      | 29 мая |         | 30 мая                  |                        | 14 августа                |                        | 22 августа             |                           |
|----------------------------------------------|--------|---------|-------------------------|------------------------|---------------------------|------------------------|------------------------|---------------------------|
|                                              | суша   | вода    | суша                    | вода                   | суша                      | вода                   | суша                   | вода                      |
| Остров Долгий и прибрежье                    |        |         |                         |                        |                           |                        |                        |                           |
| Восточный берег                              | 0      | 0       | 6                       | 1 (≈2)                 | 99                        | 19 (16)                | 0                      | 0                         |
| СВ мыс и северный берег                      | 0      | 0       | 63                      | 42 (40)                | 70                        | 60 (46)                | 0                      | 0                         |
| СЗ мыс                                       | 0      | 0       | 7                       | 2 (22)                 | 169                       | 98 (37)                | 42                     | 7 (14)                    |
| Западный берег                               | 0      | 0       | 0                       | 0                      | 0                         | 0                      | 0                      | 4 (100)                   |
| Всего                                        | 0      | 0       | 76                      | 45 (37)                | 338                       | 177 (34)               | 42                     | 11 (21)                   |
| Средняя численность на одной локации (n = 5) | —      | —       | 15 ± 12.0 <sup>a</sup>  | 9 ± 8.2 <sup>b</sup>   | 68 ± 31.9 <sup>c</sup>    | 35 ± 19.1              | 8 ± 8.4 <sup>d</sup>   | 2 ± 1.4 <sup>e</sup>      |
| Остров Круглый и прибрежье                   |        |         |                         |                        |                           |                        |                        |                           |
| ЮВ мыс (маяк)                                | 0      | 0       | 34                      | 33 (49)                | 44                        | 33 (45)                | 97                     | 59 (38)                   |
| Восточный берег                              | 4      | 0 (0)   | 20                      | 49 (71)                | 99                        | 57 (36)                | 8                      | 59 (88)                   |
| Южный берег                                  | 18     | 50 (74) | 91                      | 155 (63)               | 254                       | 190 (43)               | 64                     | 191 (75)                  |
| ЮЗ мыс                                       | 0      | 0 (0)   | 42                      | 52 (55)                | 143                       | 27 (16)                | 0                      | 0                         |
| Западный берег                               | 0      | 0       | 246                     | 89 (26)                | 267                       | 44 (14)                | 23                     | 94 (80)                   |
| С мыс                                        | 1      | 1 (50)  | 414                     | 193 (32)               | 520                       | 68 (12)                | 106                    | 30 (22)                   |
| Всего                                        | 23     | 51 (63) | 847                     | 571 (40)               | 1327                      | 419 (24)               | 298                    | 433 (59)                  |
| Средняя численность на одной локации (n = 6) | —      | —       | 141 ± 64.3 <sup>a</sup> | 95 ± 26.5 <sup>b</sup> | 220 ± 69.8 <sup>c,g</sup> | 70 ± 24.8 <sup>g</sup> | 50 ± 18.7 <sup>d</sup> | 72 ± 27.0 <sup>e, f</sup> |
| Остров Тонкий и прибрежье                    |        |         |                         |                        |                           |                        |                        |                           |
| ЮВ, южный берег                              | 0      | 0       | 0                       | 0                      | 42                        | 53 (56)                | 11                     | 2 (15)                    |
| З мыс, ЮЗ берег                              | 0      | 0       | 0                       | 0                      | 205                       | 64 (24)                | 0                      | 0                         |
| С мыс, СЗ берег                              | 0      | 0       | 0                       | 0                      | 76                        | 37 (33)                | 0                      | 2 (100)                   |
| С мыс, СВ берег                              | 0      | 0       | 0                       | 0                      | 71                        | 160 (69)               | 82                     | 25 (23)                   |
| Средняя численность на одной локации (n = 4) | —      | —       | 0                       | 0                      | 98 ± 36.2                 | 78 ± 27.7              | 23 ± 19.8              | 7 ± 5.9 <sup>f</sup>      |
| Всего                                        | 0      | 0       | 0                       | 0                      | 394                       | 314 (44)               | 93                     | 29 (24)                   |
| Всего на трех островах                       | 23     | 51 (65) | 923                     | 616 (41)               | 2059                      | 910 (31)               | 433                    | 473 (52)                  |

Примечания. При сравнении майских и августовских значений на островах Долгий и Круглый различия статистически недостоверны (при p = 0.1); одинаковыми индексами помечены достоверные различия.





**Рис. 1.** Озеро Байкал (основа — карта в масштабе 1 : 200000), на врезке архипелаг Ушканьи о-ва: 1 — Большой Ушканьей о-в, 2 — о-в Тонкий, 3 — о-в Круглый, 4 — о-в Долгий (Длинный) (стоп-кадр видеосъемки с высоты 300 м).

В настоящем сообщении мы приводим геоморфологическое описание берегов четырех островов, составляющих архипелаг Ушканьи о-ва. В работе использованы названия трех Малых Ушканьих о-вов (с севера на юг: Долгий/Длинный, Круглый, Тонкий), приведенные в работе известного геолога-байкаловеда, описавшего геологическое строение и растительность островов (Ламакин, 1952). В источнике также объяснено возникновение исторических названий островов и их географическая локация; безусловно, эти названия являются верными. В государственном каталоге географических названий по республике Бурятия под № 0609187 зарегистрирован только один остров — Тонкий ( $53^{\circ}51.5' \text{ N}$ ,  $108^{\circ}42.8' \text{ E}$ ), лежащий восточнее Большого Ушканьего о-ва (<https://cgkipd.ru/science/names/reestr-gkgn.php>). На официальном сайте “Публичная кадастровая карта” (<https://pkk.rosreestr.ru>) приведены ошибочные названия островов<sup>2</sup>.

<sup>2</sup> У нас есть основания утверждать это еще и потому, что на самом сайте имеются ошибки, в частности неверно указано местоположение лежбища нерпы и КПП Забайкальского национального парка.

Анализ отснятого материала проводили на основании видеоматериалов и стоп-кадров, на которых присутствовала и дополнительная информация (координаты, высота полета/съемки). Соответствующие литературные данные отсутствовали, поэтому при определении пригодности отдельных участков береговой линии для выхода байкальской нерпы мы ориентировались исключительно на наш опыт полевых исследований. В частности, были использованы результаты наших спорадических, но многочисленных визуальных наблюдений, проведенных непосредственно на островных лежбищах на протяжении 1980–2020-х гг. Другими словами, нам в целом были известны обычные места локализации залежек нерп на береговой линии островов, а также локации, подходящие по геоморфологии, но почему-то не используемые нерпами<sup>3</sup>. К “нерпицким” берегам, т.е. используемым или пригодным для использования нерпами, отнесены берега, на которых, по многолетним наблюдениям,

<sup>3</sup> Такая “избирательность” в выборе места для формирования залежек пока не объяснена (Петров и др., 2021, 2021б).

животные устраивают залежки. Чаще всего это скопление торчащих из воды камней, лежащих на литорали недалеко от каменистого берега (который в этом случае также может быть использован), причем, например, на галечно-валунных или песчаных пляжах нерпы обычно не залегают. Проведенная съемка с БПЛА позволила документально зафиксировать местоположение этих локаций, дать их описание, а также уточнить некоторые детали, в т.ч. оценить их потенциальную экологическую емкость с учетом размера участка и сведений о когда-либо наблюдаемой численности нерп на таком субстрате. В обсуждении использованы также некоторые результаты наблюдений 2010–2020-х годов. Эти результаты получены с помощью стационарной видеокамеры, установленной на о-ве Долгий, и частично опубликованы. Таким образом, на основе перечисленных данных определены как конкретные локации действующих береговых лежбищ, так и локации, потенциально пригодные для образования залежек нерп, но не используемые зверями в настоящее время.

В табл. 1 приведены сведения о численности нерп на момент облетов островов. Количество нерп, залегающих на твердом субстрате, определяли визуально на стоп-кадрах (простым подсчетом), при необходимости применяли масштабирование. Высокая прозрачность воды позволяла также подсчитывать количество плавающих нерп не только на поверхности и в слое воды над платформой, окружающей острова, но и на глубине до 3–5 м на свале, прилегающем к платформе. Подводные платформы с небольшими глубинами характерны для прибрежной полосы всех островов, они прилегают непосредственно к местам залежек. Это позволяло определить одномоментное количество нерп (на стоп-кадрах), плавающих вблизи мест залежек и, вероятно, намеревающихся выбраться на берег. Зверей, плавающих непосредственно над свалом (на удалении от лежбищных участков), мы не учитывали. В статье использован термин “привал” (Иванов, 1938), под которым мы понимаем почти одновременный подход и выход на субстрат большого количества нерп (в масштабах лежбища — от 100 до 400–500 особей), численность которых в течение дня изменяется мало.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

**Остров Большой Ушканий** (рис. 2). Вокруг всего острова простирается волноприбойная платформа с относительно небольшими глубинами; с северной и западной сторон острова она широкая (500–600 м) — здесь деятельность прибора наиболее сильная, с восточной и юго-восточной сторон (где береговые склоны наиболее крутые и высокие, но более защищены от волн) — заметно уже (100–150 м) (Ламакин, 1952). Волноприбойная

платформа резко обрывается в глубину (рис. 2). Южная сторона острова (от косы у метеостанции до ЮВ мыса) (рис. 2*G–2I*) представлена подрезанными прибором утесами; волноприбойная зона узкая (8–10 м), крутая и сплошь скалистая; между скалами эта зона покрыта гальками и валунами. На упомянутой валунно-галечной косе много глыб до нескольких метров в поперечнике, обточенных волнами. За мысом простирается широкий, но невысокий 100-метровый пляж. Пляж ограничен разрушенными береговыми утесами, подходящими к воде (рис. 2*C*). На северной стороне, напротив, высоких утесов нет, а широкий пляж (50–70 м), начиная от уреза воды, состоит из слабо окатанных валунов, галек и щебня, пересыпанных песком, и частично зарос травой. При высоком уровне воды пляж в значительной мере затопливается, но остается сухая полоса, на которой рассеяны мраморные глыбы и обломки. Выше пляжа поднимается скалистый береговой клиф. Волны не доходят до берега, разбиваясь на широкой мелководной платформе, что, казалось бы, создает благоприятные условия для залегания нерп на прибрежных камнях и на берегу. Однако нерпы избегают такие участки берега.

Западный берег (между ЮЗ и СЗ мысами) очень низкий, волноприбойная зона большей частью сложена галькой или даже заросла растительностью (рис. 2). На северо-западной стороне острова преобладают галечные пляжи, на которых в большом количестве разбросаны валуны размером до 100 см в поперечнике. Восточная сторона острова (между мысами ЮВ–СВ, рис. 2*D*, протяженностью 1120 м) представляет собой подмытые береговые утесы, местами в виде разрушающихся останцев доходящие до уреза воды. Между утесами тянутся галечно-валунные пляжи, на которых встречаются мелкие и средние глыбы, полусасыпанные песчано-галечной смесью.

Наше обследование о-ва Большой показало, что из ≈8500 м береговой линии 60% по литологической картине не пригодны для использования нерпой в качестве постоянных лежбищ, 10% составляют скальные участки, которые в совокупности с прибрежными глыбами-камнями могут использоваться для формирования немногочисленных залежек, и 30% береговой линии по литологии подходят для стационарных лежбищ. Но и на непригодных участках литорали повсеместно над водой возвышаются отдельные камни (выходы скал), на которых могут залегать одиночные нерпы.

Вокруг всех малых Ушканий о-вов также имеется волноприбойная платформа, причем она общая и относительно узкая (шириной 50–100 м); ее поверхность очень неровная, на ней много рифов с бурунами, глубины над платформой сильно колеблются (Ламакин, 1952).



**Рис. 2.** Остров Большой Ушканий: *A* — мыс 3, 53.856° N, 108.597° E; *B* — фрагмент северо-восточного берега с высоты 200 м (мыс СЗ, 53.864° N, 108.616° E), видны разрушающийся останец, выходящий к урезу воды, галечно-валунный пляж, заросший травой участок пляжа, каменистый берег; везде отдельные камни на литорали; *C* — коса на мысе Тонкий (53.852° N, 108.598° E) с высоты 200 м, видны постройки метеостанции и круглый бассейн-испаритель; справа — мыс Короткий (названия по: Ломакин, 1952); *D* — изображение острова в Атласе ... (2001), мысы: песчаный ЮВ — 53.846° N, 108.659° E, В — 53.8557° N, 108.6606° E и СВ — 53.8650° N, 108.6506° E; *E* — залежки нерп на камнях около мыса Тонкий в августе 2021 г. (фото Н.А. Бурмейстер); *F* — контуры острова на Googl Earth; *G*, *H*, *I* — фрагменты южного берега, потенциально “нерпичьи” участки чередуются с галечными пляжами.



**Остров Долгий** (рис. 3) — самый северный и самый большой по размерам из малых островов архипелага. Остров своеобразной формы, вытянутой с ЮЮЗ на ССВ (рис. 1). В большей южной части остров очень узкий (посередине — несколько десятков метров), а северная часть — широкая ( $\approx 600$  м) и самая высокая (21 м) (рис. 3). Южное окончание о-ва Долгий (рис. 3, *IIA*) переходит в галечную подводную косу протяженностью около 1000 м. Коса наложена на каменистое крупновалунное мелководье, связывающее о-в Долгий с о-вом Круглый. До повышения уровня воды в Байкале глубина над мелководьем не превышала 1–1.5 м (Ламакин, 1952), теперь местами доходит до 2–2.5 м. Это обширное мелководье не используется тюленями для переходов с одного острова на другой (если таковое вообще существует). От южного (Ю) до СЗ мыса протяженность береговой линии (западная сторона острова)  $\approx 1100$  м. На этой стороне острова много участков, очень подходящих по литологическим параметрам для залегания нерп (рис. 3, *II*), но ни одной локации, посещаемой тюленями, здесь нет, что удивительно.

Например, южнее СЗ мыса на протяжении 120 м крупные камни усивают весь берег, включая прибрежную полосу воды, все это напоминает каменный хаос; скальная платформа обрывается вглубь в 50–60 м от берега (рис. 3, *III*). С нашей точки зрения, по рельефу эта локация ничем не отличается от активно посещаемого нерпами самого СЗ мыса и прилегающего с востока участка берега, однако животных там практически никогда не бывает. То же самое справедливо и для других мест. Дальше на юг каменистый берег замещается 60–70-метровым пляжем, заросшим овсяницей островной (*Festuca popovii*) (Бухарова, 2017) (рис. 3, *IIIE*), но за ним снова идет каменистый мысок из разрушенных останцев (рис. 3, *I*), потом тянется галечно-валунный пляж и так далее вплоть до Ю мыса. Т.е. относительно короткие “нерпичьи” участки берега чередуются с более протяженными каменистыми пляжами, в прибрежной зоне сопровождаемыми отдельными глыбами. Почти везде берег низкий, местами деревья выходят практически на пляж. Камней, по размеру и по форме подходящих для залегания нерп, особенно много там, где есть останцы, часто подходящие к воде; почти все камни лежат в урезе воды (т.е. их доступность зависит от уровня воды), единичные — на некотором удалении от берега на волноприбойной платформе (рис. 3, *IIA–IID*).

На северной стороне острова, протяженностью  $\approx 600$  м, несколько более или менее дугообразных 50–140-метровых галечно-валунных пляжей, на которых разбросаны мелкие (редко средние) глыбы, лежащие в т.ч. в урезе воды (при высоком уровне они становятся доступны нерпе), разделяются маленькими мысами, сложенными

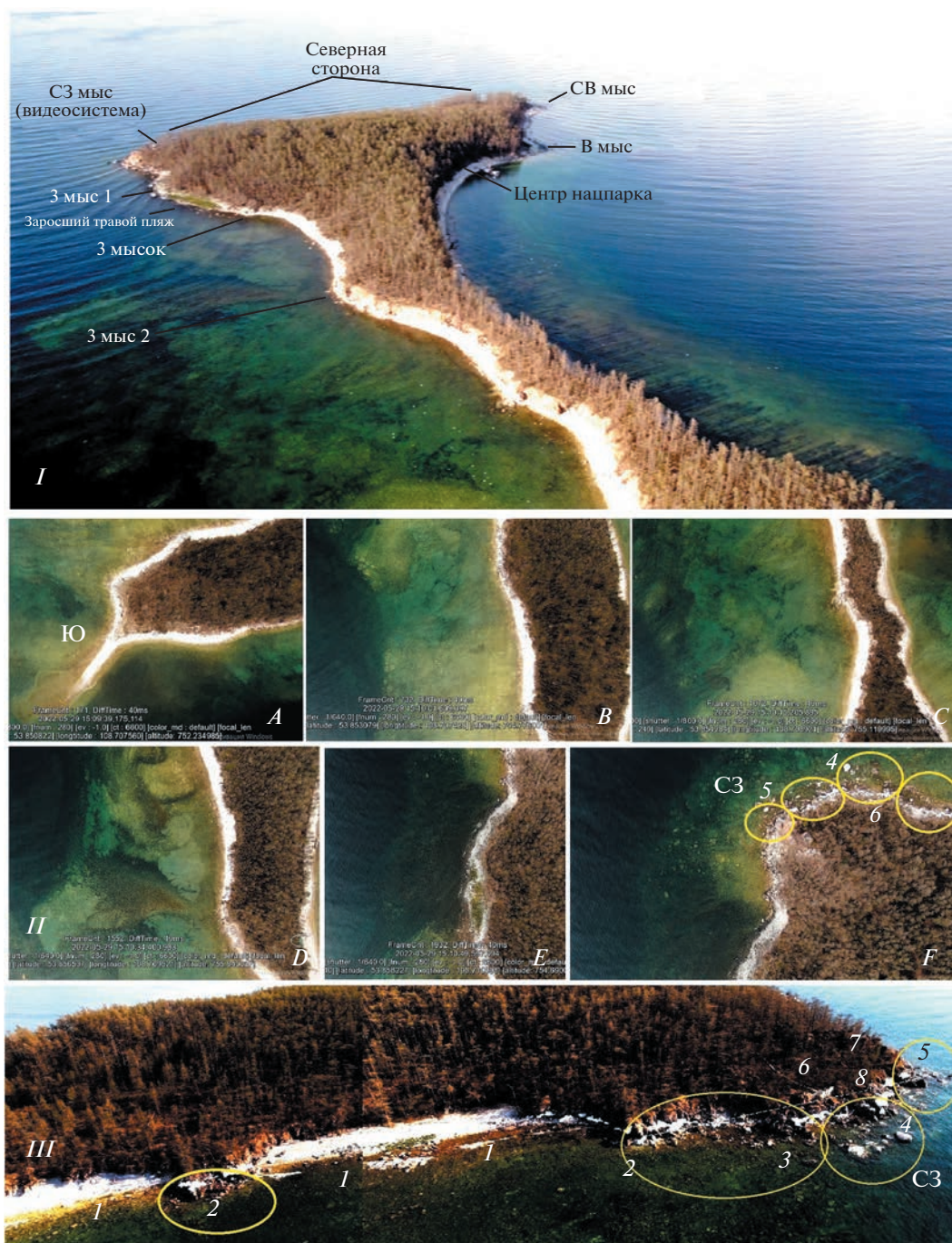
из скал-останцев, иной раз доходящих до воды (рис. 3, *III*). На этих мысах многие глыбы, лежащие как в урезе, так и в прибрежной зоне на разном удалении от берега, используются нерпами для залежек. Один из пляжей, на участке длиной 25 м, частично зарос травянистой растительностью, напротив которой в воде множество крупных камней, выступающих над водой (рис. 3, *III*). В сторону к СЗ мысу пляж с травой переходит в 40-метровый очень каменистый берег из осколков скал, местами образующих каменный хаос. Это “мертвая” зона при стационарном видеонаблюдении<sup>4</sup> (рис. 3, *III*, между 2–3). Соседний участок длиной 70–75 м хорошо просматривается видеокамерой и в наших публикациях фигурирует как “правый фланг” сектора видеонаблюдения (Петров и др., 2021б). Его границей является большая глыба (скала) — “Камушек”, лежащий в 7–9 м от коренного берега (рис. 3, *III*, 4). За Камушком следует собственно каменистый СЗ мыс (“левый фланг”, по берегу около 60 м). Общая протяженность берега в секторе видеонаблюдения с “мертвыми” зонами около 160 м. Физическая характеристика сектора видеонаблюдения приведена ранее (Петров и др., 2021б; Petrov et al., 2022). Подводная платформа у СЗ мыса очень узкая, крутой свал начинается в 40–50 м от берега. Другие посещаемые нерпой участки берега на северной стороне о-ва Долгий по гранулометрическим параметрам мало чем отличаются от описанного участка (рис. 3, *III*).

Восточный берег острова от Ю мыса до “Центра нерпы”<sup>5</sup> ( $\approx 950$  м) находится в зоне активного антропогенного влияния (недалеко — место высадки туристов и стоянка судов). И хотя, по нашей оценке, 215 м береговой линии (22%) потенциально пригодны для использования нерпами, такового не наблюдается. К северу от Центра находится округлый мыс, за ним следует небольшая губа с каменистым берегом (40 м), которая замыкается 30-метровым СВ мысом ( $53.858^\circ$  N,  $108.718^\circ$  E) (рис. 3, *I*). Мыс образован первой 7-метровой террасой. От мыса в озеро на 400 м тянется узкая полоса бурунов с торчащими из воды камнями (риф) (Ламакин, 1952).

**Остров Круглый** (рис. 4). Берега скалисты, а на прибойной полосе западной и южной сторон острова во многих местах имеются глыбы и валуны разного размера. Весь высокий южный берег между мысами ЮВ–ЮЗ (рис. 4A, 4B) представляет собой большой обвал остро-реберных глыб мрамора

<sup>4</sup> Здесь находится основное лежбище о-ва Долгий, на котором Байкальский музей установил видеокамеру, много лет работающую в режиме онлайн (Петров и др., 2021б).

<sup>5</sup> Центр нерпы — организован ФГБУ “Заповедное Подлеморье” с целью упорядочить посещение туристами берегового лежбища на о-ве Долгий, к Центру подходят паромы и катера с туристами, от него начинается пеший маршрут к лежбищу.

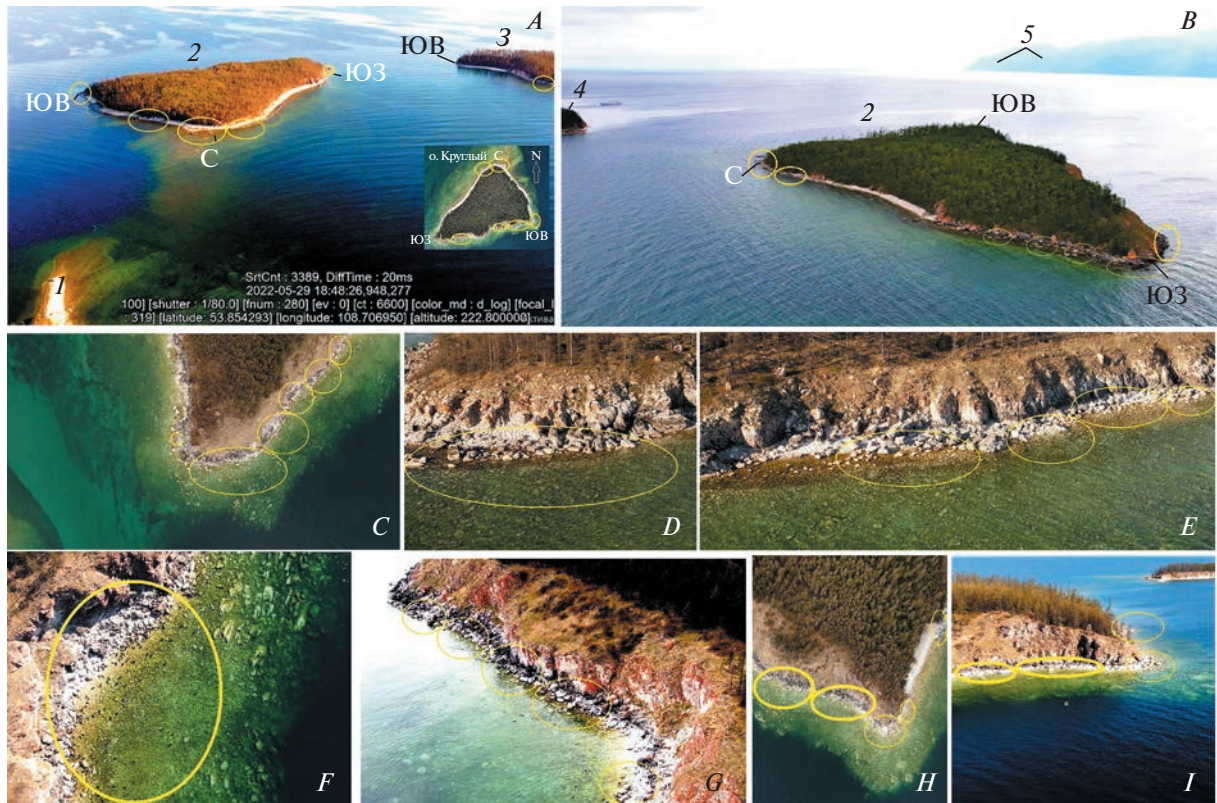


**Рис. 3.** Остров Долгий: *I* – общий вид на северную часть; *II* – западная сторона, *A* – от Ю мыса ( $53.851^{\circ}$  N,  $108.707^{\circ}$  E) до *F* – СЗ мыса ( $53.860^{\circ}$  N,  $108.710^{\circ}$  E), лежбища нерпы; *III* – часть северного берега, используемая нерпами (*1* – галечно-валунный пляж; *2* – скальные останцы, выходящие к урезу воды; между *2–3* – “мертвая” зона ( $53.859^{\circ}$  N,  $108.713^{\circ}$  E, см. текст), между *3–4* – правый фланг видеонаблюдения; *4* – скала-глыба “Камушек” ( $53.860^{\circ}$  N,  $108.711^{\circ}$  E); *4–5* – левый фланг видеонаблюдения; *6* – тропа к смотровой площадке; *7* – солнечные батареи и другая аппаратура; *8* – видеокамера (стоп-кадры, высота съемки 100 м). Желтыми окружностями обозначены места массовых залежек нерп.

ров (хаос), многие из которых, достигая “грандиозного размера”, продолжают под водой (Ламакин, 1952). Южный берег изрезанный с несколькими бухточками, ограниченными абразионными обрывами-клифами и останцами, и с не-

большими каменистыми пляжами (протяженность участка между мысами ЮВ–ЮЗ около 490 м) (рис. 4*D–4I*). Северная оконечность и северо-восточный берег не такие каменистые (как южная) (рис. 4*A*). Около половины северо-восточного





**Рис. 4.** Вид на остров Круглый с высоты 220 м: *A* — с северной стороны (на вкладке — в плане); *B* — с западной стороны; *C–I* — с южной стороны (*C* — ЮЗ мыс, 53.843° N, 108.702° E; *D* — тот же мыс, вид сбоку; *E–F* — лежищные участки в сторону ЮВ мыса, видны нерпы; *H* — ЮВ мыс, 53.846° N, 108.708° E; *I* — он же, вид сбоку (вдали южный конец о-ва Долгий). *C*, ЮВ, ЮЗ — мысы. *1* — южная оконечность о-ва Долгий, *2* — о-в Круглый, *3* — о-в Тонкий, *4* — о-в Долгий (видно туристическое судно), *5* — мыс Верхнее Изголовье п-ова Святой Нос). Желтыми окружностями обозначены места массовых залежек нерп.

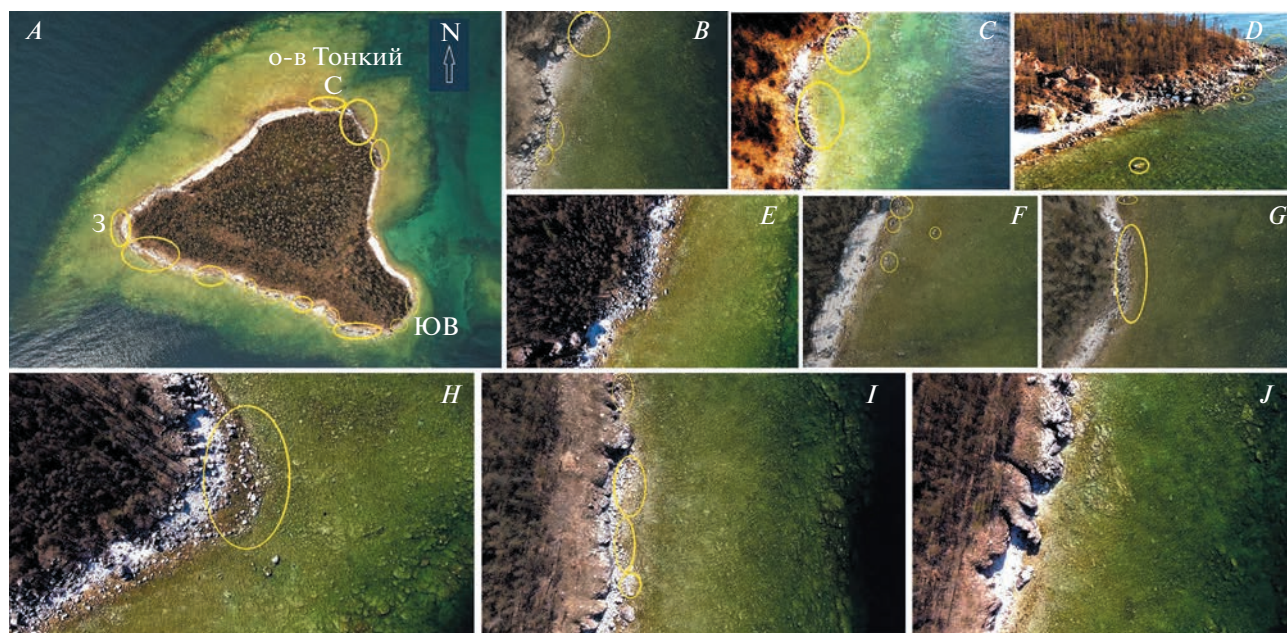
побережья занимают валунно-галечные пляжи, которые частично покрыты травой и на которые нерпа не выходит. Протяженность восточного побережья составляет  $\approx 450$  м. Примерно в 300 м от Северного мыса начинается “нерпичий” берег (по литологическим параметрам похожий на южный, но относительно низкий) (рис. 4).

Очень низкий берег северного мыса с прилегающими прибрежными участками выложен крупными плохо окатанными валунами и глыбами. Берег переходит в обширное прибрежное каменистое мелководье, на котором отдельные глыбы малого и среднего размера лежат в прибрежье на разном расстоянии от уреза воды, но глыбового материала немного (рис. 4). Западный берег между мысами *C*–ЮЗ имеет протяженность  $\approx 450$  м. Сразу за *C* мысом характер берега такой же, как на самом мысу — крупные, плохо окатанные камни, по размерам скорее глыбы, нежели валуны, встречаются на протяжении  $\approx 125$  м. После этого резко начинается валунно-галечный пляж длиной  $\approx 180$  м, заканчивающийся глыбами в урезе воды. Дальше вплоть до ЮЗ мыса ( $\approx 150$  м) берег напоминает хаос: он завален осколками берего-

вых скал, многие из которых имеют размеры средних глыб. Некоторые из них лежат в прибрежных водах.

**Остров Тонкий** (рис. 5) самый низкий в архипелаге (отсюда и название) и маленький — длина его береговой линии около 1200 м. С южной стороны между мысами 3–ЮВ рельеф побережья протяженностью  $\approx 420$  м похож на южный берег о-ва Круглый, за исключением высоты клифов — они ниже. Но берег очень скалистый, отвесные скалы опускаются от бровки второй террасы до самой воды или же под ними расположены узкие полосы обвалившихся камней, омываемых прибоем (хаос). Особенно большие по размеру обвалившиеся глыбы на 3 мысу (рис. 5*D*, 5*H*) и на отдельных участках южного берега (рис. 5*I*, 5*J*). Такой же характер берега и южнее *C* мыса (рис. 5*B*, 5*C*), но дальше на восточной стороне острова (длина береговой линии  $\approx 390$  м) прибрежная полоса расширяется, образуя большой валунно-галечный пляж между мысами *C*–ЮВ. В прибрежье лежат немногочисленные глыбы. Волноприбойная платформа относительно узкая, большие глубины





**Рис. 5.** Остров Тонкий: *A* — план острова с указанием мысов; *B, C* — участки северо-западного берега между мысами *C* (53.847° N, 108.695° E) и *3* (53.846° N, 108.691° E); *D* — мыс *3* с западной стороны (53.845° N, 108.691° E); *E–G* — участки северо-восточного берега между мысами *C–ЮВ*; *H* — мыс *3* (в плане); *I, J* — участки южного берега между мысами *3–ЮВ* (53.844° N, 108.696° E) (стоп-кадры видеосъемки с высоты 100, 300 м).

(свал) окружают остров, за исключением участка между островами Тонкий и Круглый.

#### Использование лежбищ Ушканьих островов.

В табл. 1 приведены суммированные данные, полученные из анализа майских и августовских видеосъемок БПЛА. Первые животные появились в районе островных лежбищ практически на следующий день после окончательного исчезновения плавающего льда в северной части озера (29 мая): они почти отсутствовали на суше, но плавали в воде, и 96% животных отмечены около о-ва Круглый. Отметим, что 29 мая при солнечной и безветренной погоде<sup>6</sup> наблюдалась легкая зыбь — небольшая волна шла с С—СЗ. Она не могла препятствовать выходу тюленей на берег, но тюленей было всего несколько десятков, причем 63% подошедших животных оставались в воде (табл. 1). На следующий день, 30 мая, преобладал легкий (3 м/с) ЮВ ветер, температура воздуха ( $\approx 7^\circ\text{C}$ ), относительная влажность (52–68%), облачность (от 0 до 20–30%) существенно не отличались от соответствующих показателей предыдущего дня, однако нерпы подошли к островам в значительном количестве (несколько сотен). Произошел

так называемый, привал<sup>7</sup> — при облете островов были зафиксированы >1500 тюленей. Больше всего нерп (лежащих на твердом субстрате и плавающих в прибрежном мелководье) было на о-ве Круглый (90.9%), меньше — на о-ве Долгий (7.8%, в т.ч. более половины — на камнях в секторе наблюдения стационарной видеокамерой (рис. 3, III)) и еще меньше — на о-ве Тонкий (1.3%). При этом на суше численность нерп по островам распределялась в такой же пропорции (соответственно, 91.7, 8.2 и 0.01%). Значительное количество животных неторопливо плавали в непосредственной близости от лежбищ, т.е. оставались в прибрежных водах: вокруг о-ва Круглый 40%, около о-ва Долгий 37%. На участке лежбища, просматриваемого видеокамерой с берега (о-в Долгий), 30 мая нерпы появились с утра, и в 16 ч было отмечено максимальное количество особей, лежащих на камнях (64). Судя по видеозаписям, первый привал на этом участке произошел 6 июня, когда днем на 130-метровом участке побережья только на суше в среднем находились 270 особей. Этот факт дает основание предположить, что и на

<sup>6</sup> По данным метеостанции о-ва Большой на 8.00 и 20.00 ч, соответственно, температура воздуха 4–6°C, атмосферное давление 717 мм рт. ст., относительная влажность 73–70%, ветер легкий западный (2 м/с) с переходом на тихий юго-восточный (1 м/с), облачность 40–10% (www.rp5.ru).

<sup>7</sup> Термин охотников-нерповщиков, введенный в научную литературу Т.М. Ивановым, означает ситуацию, когда до этого к пустующему лежбищу в течение буквально нескольких часов почти одновременно подходит большое количество зверей и они остаются на них какое-то время (Иванов, 1938, с. 55).

лежищах других островов количество подошедших нерп увеличилось в разы.

В августе животные распределялись между островами равномернее (табл. 1), однако лежища на о-ве Круглый оставались более востребованными. Общая численность нерп 14 августа на о-ве Круглый (1742 особи) была в 2.4 и 3.4 раза больше, чем на островах Тонкий и Долгий (соответственно, 708 и 515 особей). 64.4% особей обнаружены на лежищах о-ва Круглый, 19.2% — на лежищах о-ва Тонкий и 16.4% — на о-ве Долгий (табл. 1). С учетом нерп, плавающих в окрестных водах островов, соотношение несколько изменилось (соответственно, 58.8, 23.8 и 17.4%). В целом 14 августа общая численность нерп на островах (на суше и в воде) в 1.9 раза превосходила численность первого привала (2965 и 1560 особей, соответственно), при этом показатели средней численности нерп, приходящейся на одну локацию на островах Долгий, Круглый и Тонкий, 30 мая и 14 августа достоверно не различались (табл. 1).

Через неделю (22 августа) общая численность нерп на Ушканьих о-вах уменьшилась в 3.3 раза, но распределение по островам осталось прежним. На лежищах о-ва Круглый было 68.8% нерп (но с теми, что оставались в воде, — 80.7%), на о-ве Тонкий залегало 21.5% (с плавающими — 13.5%) и на о-ве Долгий — соответственно, 9.7 и 5.8%.

На лежищах о-ва Круглый во время первого привала (30 мая) на суше лежало больше нерп (60%), чем оставалось в воде, хотя различие не достоверно; 14 августа достоверно больше животных находилось на “берегу” (76%), чем плавало в прибрежных водах, а 22 августа — на суше лежало только 41% животных (табл. 1). Все показатели численности нерп на о-ве Круглый в эти дни достоверно больше, чем на о-ве Тонкий (не учитывая численность на о-ве Долгий) (табл. 1).

## ОБСУЖДЕНИЕ

В аспекте нашей темы важно, что все настоящие тюлени для береговых залежек используют определенные места, в строго определенных географических точках, а новые лежища (до этого не существовавшие) у ластоногих возникают крайне редко (Kunnasranta et al., 2002; Biard et al., 2022; Niemi et al., 2022). Согласно результатам обследования побережья о-ва Большой Ушкань и с учетом геоморфологических и литологических характеристик, локаций, подходящих для формирования залежек нерп (“нерпичьих” берегов), довольно много. Однако, по нашим многолетним (начиная с 1980-х годов), правда спорадическим, наблюдениям и личным сообщениям Ю.А. Будеева (сотрудник Забайкальского национального парка, который в течение десятков лет проживал

на территории метеостанции Большого Ушканьего о-ва), нерпы на острове не залегают, точнее, регулярно посещаемых лежищ на нем нет. Но так было не всегда. Например, известно, что в прошлом на северо-западной каменистой косе Большого Ушканьего о-ва (мыс Тонкий) существовало “мощное (по числу выходящих особей) лежище” (Пастухов, 1977, с. 292). Открытие в начале 1960-х гг. метеостанции с довольно большим штатом привело к тому, что это лежище, оказавшееся на расстоянии в 300–500 м от площадок метеостанции, нерпы посещать перестали (Пастухов, 1993). По свидетельству работников метеостанции в последние годы на мысу Тонкий, который узкой косой уходит в озеро на 150–200 м (рис. 2С), немногочисленные особи нерп периодически стали образовывать залежки на прибрежных камнях (рис. 2Е), что можно расценивать как начало возрождения лежища (сегодня на метеостанции работают 2 сотрудника, не имеющих водного транспорта, и фактор беспокойства значительно снижен).

На малых Ушканьих о-вах постоянные лежища существуют на протяжении сотен лет, и они активно используются нерпами до сих пор. Эти лежища сохранились даже после многолетней интенсивной охоты — до 1930-х годов нерпу добывали летом и ранней осенью непосредственно на лежищах (Иванов, 1938). Летние залежки в 1980–1990-х гг. начинали образовываться, как и сейчас, вслед за исчезновением плавающих льдов, и, в соответствии со сроками очищения северной части озера ото льда, во второй половине июня они становились многочисленными, а в июле — массовыми. Но общая численность нерп на лежищах Ушканьих о-вов была небольшой, например, в июле 1993 г. одновременно наблюдали до 400 нерп (Петров, 1997), еще меньше животных посещали лежища, вероятно, в 1960-х (Пастухов, 1993) и особенно в 1930-х годах (Иванов, 1938).

На о-ве Долгий все современные лежищные участки находятся на его северной стороне, а самое известное (и посещаемое туристами) — на СЗ мысу (рис. 3, III). В отдельные дни только на участке лежища, за которым ведется видеонаблюдение, одновременно могут залегать не менее 600 особей (Петров и др., 2021б; Petrov et al., 2022). Это без учета нерп, плавающих между камнями или в воде рядом. За СЗ мысом, буквально на расстоянии 15–20 м (уже на западной стороне острова), с нашей точки зрения, берег совершенно не отличается по рельефу от упомянутого лежища, но на нем залежек не бывает. Причиной этого является не фактор беспокойства (вообще-то присутствующий на лежище). Свою роль в этом, несомненно, играет наличие у нерп некой “избирательности” в выборе мест для устройства залежек (Петров и др., 2021б). Такая избирательность,

возможно, зависит от режима освещения либо от других факторов, например, расстояния до свала.

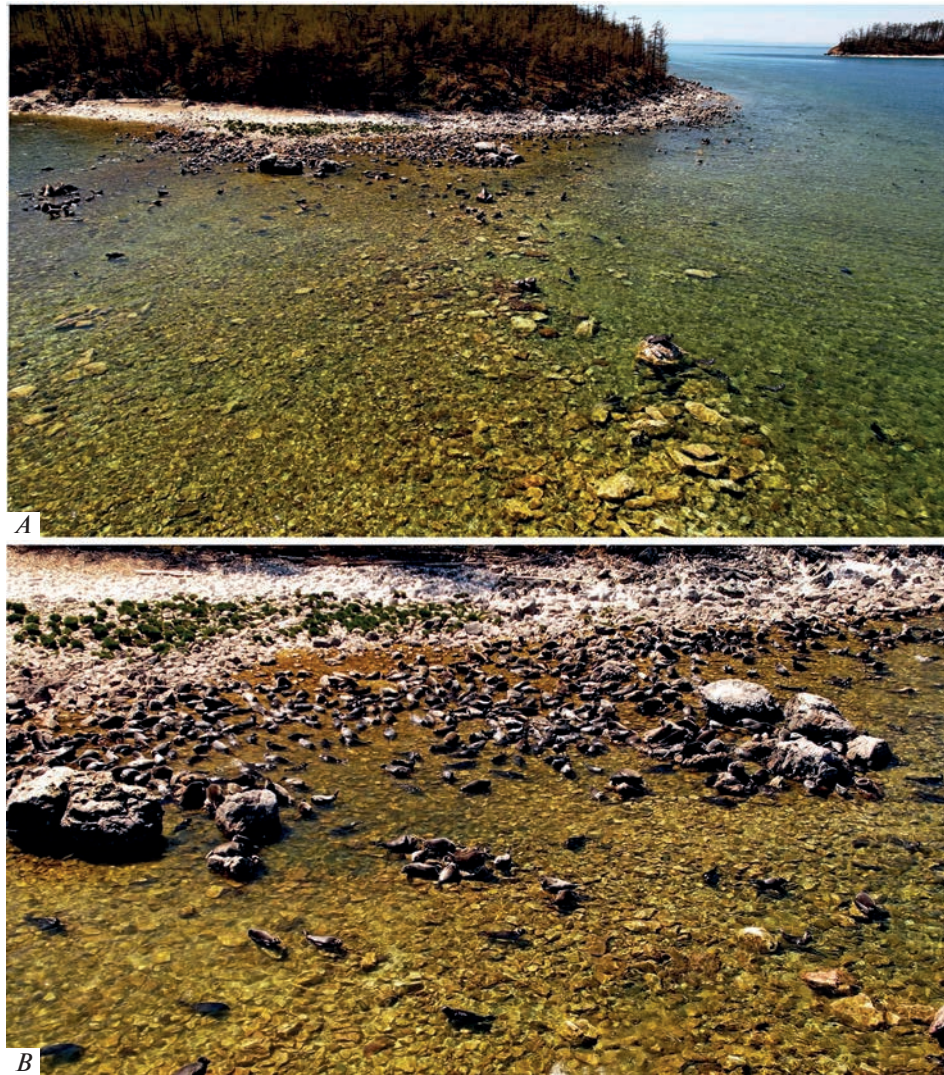
На западном побережье о-ва Долгий, несмотря на наличие подходящих локаций, например, на мысу 3 ( $53.857^{\circ}$  N,  $108.711^{\circ}$  E) или на соседнем мыске, нерпы не залегают (рис. 3, *Л*). На восточной стороне острова нерп также не бывает. Исключением является небольшой каменистый мыс с торчащими из воды камнями (на рис. 3, *Г* этот мыс обозначен как “В” — восточный), расположенный в 50 м севернее от “Центра нерпы”. Еще в 1970–1980-х и даже в 1990-х годах на нем существовало лежбище, на котором мы ежегодно наблюдали несколько десятков особей. И это несмотря на то, что и в те времена невдалеке к берегу приставали катера с людьми, желающими посмотреть на нерпу (только катеров было в разы меньше, чем сейчас). После организации и начала активной деятельности Центра тюлени перестали посещать эту локацию. Следующий, СВ мыс ( $53.859^{\circ}$  N,  $108.718^{\circ}$  E), как и отдельные крупные камни, лежащие в литорали на расстоянии 100–120 м от берега (рис. 3, *Л*), до сих пор периодически используются нерпой под относительно многочисленными залежками. Таким образом, в настоящее время при длине береговой линии о-ва Долгий порядка 3000 м, только 10% ( $\approx 300$  м) используются нерпой для устройства залежек; но потенциально пригодны для нерп участки общей длиной 1225 м ( $\approx 41\%$ ). На многих других участках (не вошедших в разряд “используемых”) имеются отдельные камни, скалы и валуны (в урезе воды, в прибрежных водах), на которых могут залегать нерпы. Но этого не происходит. Причиной этого могут быть особенности морфологии побережья: чтобы добраться до этих участков, нерпам нужно преодолеть широкую и мелководную платформу, а, по нашим наблюдениям, они избегают таких участков.

На о-ве Круглый при общей протяженности береговой линии  $\approx 1400$  м около 840 м (60%) можно отнести к “нерпичьему” берегу, но с разной интенсивностью посещения животными той или иной локацией (рис. 4). На южной стороне острова почти повсеместно ежегодно залегают нерпы (рис. 4*Д–4Н*), т.е. здесь расположены мощные, регулярно посещаемые лежбища, которые чередуются с валунно-галечными пляжами (рис. 4*Д–4Л*). Этот берег подвержен волновому воздействию, поэтому залежки нерп, порой многочисленные, насчитывающие 2–3 сотни голов, даже во время привалов возникают только в тихую погоду. На восточном побережье на протяжении 150 м имеются участки берега, относимые нами к “нерпичьему” типу, но животные очень редко залегают в этих местах. Этот берег не подвергается воздействию волн (о чем свидетельствует наличие травянистых растений), труднодоступен для человека, и причины, по которым нерпы игнорируют

эти локации, неизвестны. Только на отдельных камнях в прибрежной зоне нечасто можно наблюдать 2–3 десятка нерп. Западный берег (между мысами С–ЮЗ) активно используется нерпами на участках, прилегающих к мысам. От С мыса к югу простирается 125-метровый отрезок берега, который усыпан неокатанными глыбами, и на нем залегают сотни животных. Его можно рассматривать как продолжение лежбища на самом мысу. Второй участок, напоминающий небольшой каменистый хаос, продолжается до ЮЗ мыса на расстоянии  $\approx 150$  м. На этом берегу также залегают нерпы, особенно часто на глыбах средних размеров, лежащих на литорали (рис. 4*В*).

Особое значение для байкальской нерпы имеет северный мыс (С) с прилегающими участками берега и побережья. Именно на этом мелководье (а не на больших камнях и скалах) залегают подавляющее количество нерп (рис. 6). На этом лежбищном участке одновременно могут залегать 400–500 особей, а сам участок очень хорошо защищен от волнового воздействия. Повышение уровня воды в озере (сезонное — от весны к осени) существенно сокращает площадь субстрата, используемого нерпой для залегания на Ушканных о-вах, и заставляет животных менять местоположение в границах того же лежбища. В частности, прилегающее к северному мысу мелководье при низком уровне воды осушается, многие животные оказываются формально на коренном берегу (рис. 7*А*). По мере затопления низкого и очень пологого берега многие нерпы, продолжая использовать его, вынуждены лежать в “полуводе”, т.е. нижняя часть тела находится в воде (рис. 7*В*, 7*С*). При дальнейшем подъеме уровня нерпы выбираются на не затапливаемый “сухой” пляж (рис. 7*Д*). В данном конкретном случае затопление части лежбищного участка, на наш взгляд, мало влияло на интенсивность выхода на него нерп. Если численность нерп в августе была больше или меньше, чем 30 мая (табл. 1), то это результат разной мощности привалов. На это указывают данные о численности нерп на северном лежбище о-ва Круглый 14 и 22 августа: при одинаковом уровне воды численность различалась в 5 раз. Заметим, что в 2022 г. уровень Байкала был исходно высоким. Во время съемки 30 мая он составлял 456.40 м над ур. м., к 1 августа вода поднялась до отметки 456.72 м (+32 см), а к 14 и 22 августа уровень поднялся до 456.81 и 456.83 м над ур. м., соответственно. Для сравнения в 2018 г. начальный уровень был низким (455.88 м над ур. м.), к 1 августа он поднялся на 57 см (до 456.45 м над ур. м.) (рис. 7*А*). Однако на многих лежбищах с другим рельефом берега повышение уровня воды приводит к сокращению численности нерп, поскольку доступных для нерп мест остается мало. По нашим многочисленным наблюдениям, при уровне воды выше 457.0 м над ур. м. на СЗ





**Рис. 6.** Мелководье на северном мысу о-ва Круглый (53.848° N, 108.704° E) — самое многочисленное и посещаемое лежбище байкальской нерпы не только на Ушканьих о-вах, но и на всем оз. Байкал (А — панорама с высоты 100 м, В — фрагмент панорамы с высоты <10 м) (стоп-кадры видеосъемок, 30 мая 2022 г.).

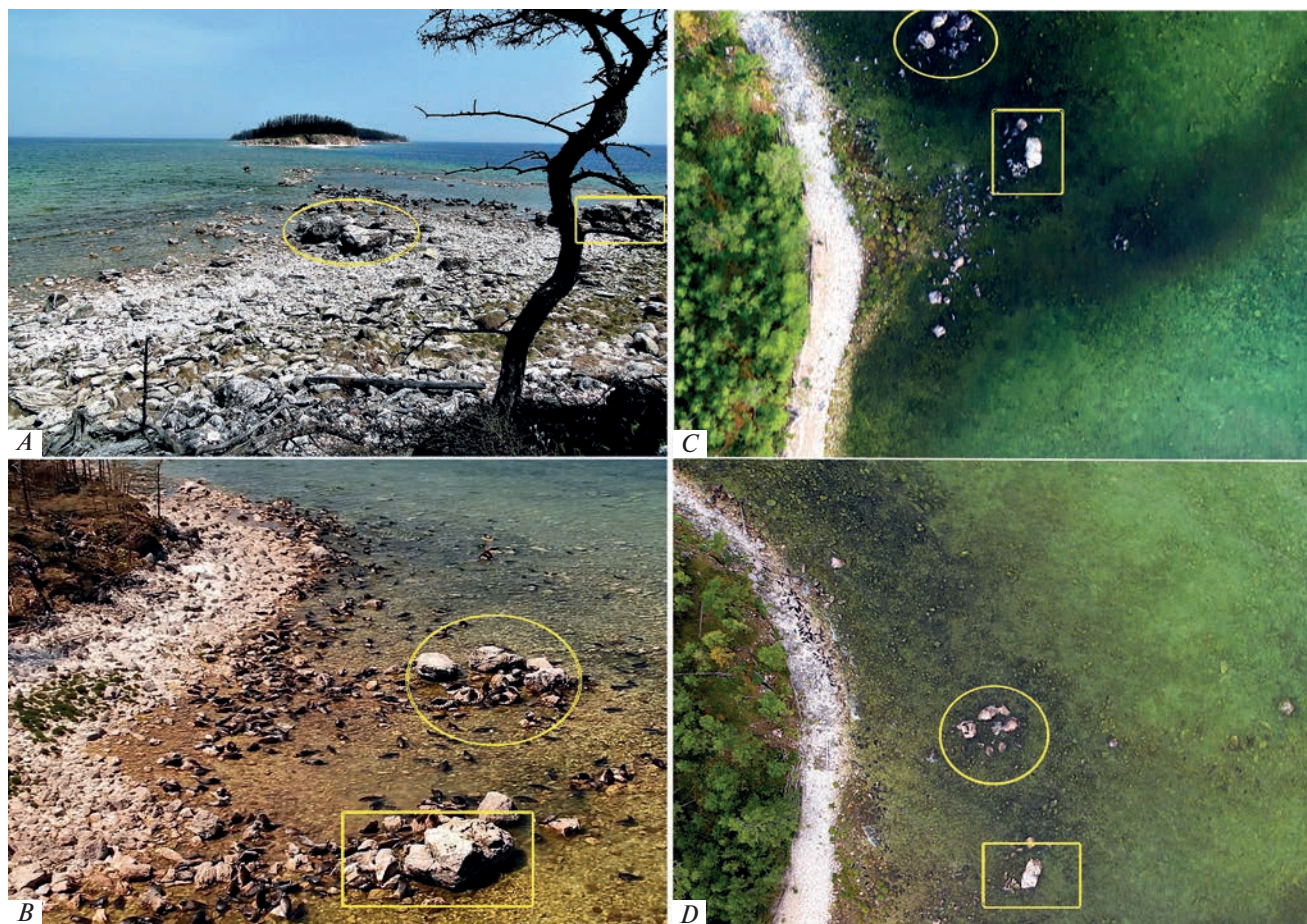
лежбище на о-ве Долгий “сухим” остается только Камушек, на поверхности которого вплоть до сентября—октября залегают 30—40 нерп.

Общая протяженность “нерпичьего” берега на о-ве Тонкий составляет около 500 м, т.е. около 40% береговой линии (1200 м). Как и на о-ве Круглый, на южном побережье острова в тихую погоду регулярно возникают многочисленные залежки нерп, их общая численность в отдельные дни может составлять несколько сотен особей. При наличии прибойной волны численность залегающих особей резко падает вплоть до нуля. На восточном берегу также имеются небольшие лежбищные участки, разделенные валунно-галечными пляжами. На лежбищах образуются относительно многочисленные залежки, насчитывающие 200—

300 особей в отдельные дни; животные также лежат на глыбах и скальных выступах в литорали.

Увеличение в течение нескольких часов численности нерп с 79 (28 + 51) особей 29 мая до 1560 (924 + 636) особей 30 мая впечатляет и, на наш взгляд, может свидетельствовать о следующем. 1. Это яркий пример привала (Иванов, 1938). Одновременно столь массовый привал подтверждает, что после разрушения ледового покрова и исчезновения плавающих льдов нерпы продолжают держаться вместе, возможно, в том же составе, в каком они до этого находились на “линных” ледовых залежках, а не рассредоточиваются в пелагиали. Трудно допустить, что такое массовое и одновременное перемещение животных к островам происходит в индивидуальном порядке. 2. Значительная численность мигрирующих к островам





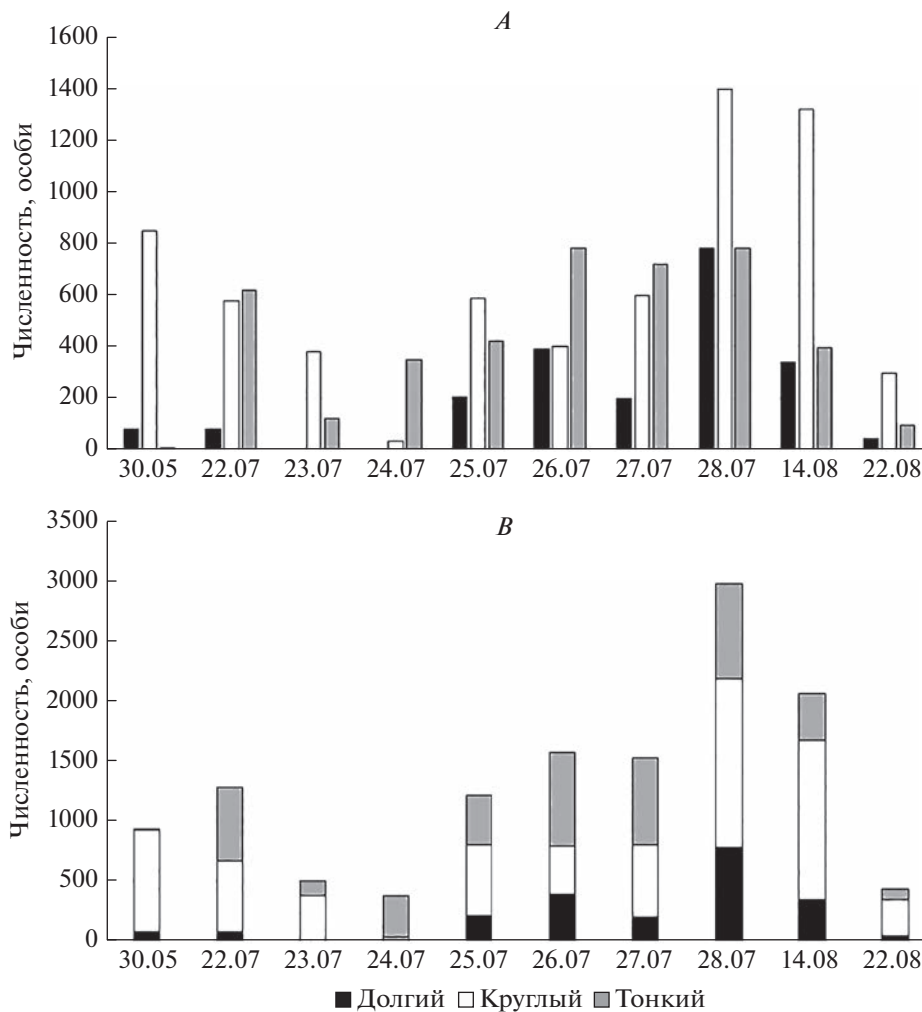
**Рис. 7.** Северный мыс на острове Круглый (53.847° N, 108.706° E): *A* — 01.08.2018 г., уровень воды 456.45 м над ур. м.; *B* — 30.05.2022 г., уровень воды 456.40; *C* — 14.08.2022 г., уровень воды 456.81 и *D* — 22.08.2022 г., уровень воды 456.83 м над ур. м. Одинаковыми геометрическими фигурами помечены одни и те же камни на снимках (*A* — фото Е.А. Петрова, *C–D* — стоп-кадры видеосъемок с высоты 40 и 100 м).

особей говорит о физической потребности этих животных в твердом субстрате. Примечательно, что в 1960-х годах роль летних лежбищ (всех, а не только на Ушканьих о-вах) в жизни нерп считалась “ничтожной”, численность нерп, выходящих на берег по всему озеру, оценивалась в десятки, даже сотые доли 1%, максимум — в 1–1.5% (в сентябре)<sup>8</sup> (Пастухов, 1977, с. 292). То есть при общей численности популяции в 60 тыс. лежбища посещали максимум 600–900 зверей. 3. Судя по численности, нерпы посещают о-в Круглый в 2–3 раза активнее, чем другие острова. Такая привязанность к острову вряд ли обусловлена особенностями рельефа побережий. Скорее всего, она объясняется относительно лучшей защищенностью лежбищных участков о-ва Круглый от волнения и преобладающих ветров, особенно северных румбов. Кроме того, возможно, это главное, на о-ве Круглый минимальный фактор беспокой-

ства, во всяком случае, посещение острова людьми почти исключено (в отличие от о-ва Долгий). Правда, о-в Тонкий тоже практически не посещается людьми, однако от волнения о-в Долгий его не прикрывает. Впрочем, некоторые виды тюленей также демонстрируют высокую степень привязанности к месту, используя одни и те же береговые лежбища из года в год (Kunnasranta et al., 2002; Biard et al., 2022; Niemi et al., 2022).

Наши обследования с помощью БПЛА подтвердили наличие значительных колебаний численности нерп, приходящих на лежбища Ушканьих о-вов (Петров и др., 2021б; Шибанова и др., 2021). Если 14 августа только вокруг о-ва Круглый обитали ≈1700 нерп (вода + суша, таблица), то 22 августа — в 2.3 раза меньше (≈730). На о-ве Тонкий разница была еще больше — в 5.8 раза, а на о-ве Долгий — почти в 10 раз (в том же соотношении). При этом влияние погодных условий на численность в данном случае минимальное, хотя если судить по данным сайта [www.rp5.ru](http://www.rp5.ru), то 14 ав-

<sup>8</sup> Теперь сезонная динамика иная (Петров и др., 2021а).



**Рис. 8.** Численность байкальской нерпы (*A*) на лежбищах малых Ушканьих островов (*B*) по материалам, полученным с помощью БПЛА (июльские данные по: Шибанова и др., 2021; за 30 мая, 14 и 22 августа — наши данные).

густа погода не совсем благоприятствовала залеганию нерп на берегу<sup>9</sup>. На самом деле погода в целом была хорошей (что и позволило нам совершить облет островов), а дождь пошел только в ночь на 15 августа. 22 августа погода мало отличалась от 14 августа, только днем было очень тепло (28–32°C).

При таких колебаниях определение общей численности тюленей, посещающих береговые лежбища в течение всего сезона, становится практически невозможным. Наши визуальные наблюдения, проведенные непосредственно на лежбищах, показали, что животные, пришедшие на какой-то остров, в случае их полного схода в воду в результате сгона туристами или проходящими

поблизости судами, либо через какое-то время возвращаются обратно (как правило, в меньшем количестве), либо уходят в открытую пелагиаль. Второе характерно и при добровольном уходе нерп с лежбища. Есть мнение, что “перемещения животных в летний период включают в себя ... перемещения между ... тремя островами архипелага”. Правда, оно соседствует с утверждением, что колебания численности нерп на разных островах не взаимосвязаны (Шибанова и др., 2021). На наш взгляд (доказательств пока нет), нерпы придерживаются “своих” островов. Диаграмма, построенная по имеющимся нашим и литературным цифровым данным, показывает, что нерпы приходят на островные лежбища и уходят с них независимо друг от друга (рис. 8А). Например, 28 июля наблюдался мощный привал нерп на двух островах, а на третьем острове их численность почти не изменилась. Наши съемки показали, что нерпы явно предпочитают для залегания лежбища

<sup>9</sup> Дождь и грозы в первой половине дня, направление ветра менялось с западного (первая половина суток) на южное (с 15 ч), но ветер оставался слабым (1 м/с), атмосферное давление колебалось между 755–760 мм рт. ст., облачность 90–100%, температура 21–24°C.

о-ва Круглый, но данные из других источников (Шибанова и др., 2021; Крученкова, Шибанова, 2021) не столь однозначны (рис. 8В). Обследование Малых Ушканьих о-вов с использованием БПЛА<sup>10</sup>, показало, что в период с 22 по 28 июля 2020 г. общая численность нерп на островах менялась. По одному источнику — от нуля (9 и 17 июля нерп не было), по другому источнику — от  $308 \pm 25$  до  $3467 \pm 297$  ( $\pm$  SD) особей в день. Большинство животных обнаруживали на островах Долгий (до 48%) и Круглый (до 77%)<sup>11</sup>; всего на всех островах были учтены 9500 особей, в среднем по  $\approx 1360$  особей в день (Шибанова и др., 2021; Крученкова, Шибанова, 2021). При этом некоторые выводы, сделанные нами на основании анализа материалов, полученных с помощью стационарной видеосистемы на северном лежбище о-ва Долгий<sup>12</sup> (Петров и др., 2021, 2021a 2021b; Купчинский и др., 2021; Petrov et al., 2021), и результаты наблюдений в природе, во-первых, нужно рассматривать с учетом наличия значительного антропогенного воздействия на лежбище (Купчинский и др., 2021) и, во-вторых, не распространять на лежбища, находящиеся на других островах (на которых этот фактор отсутствует или минимален). По характеру освоения лежбища скорее всего сильно различаются. По нашим оценкам, во время массового привала лежбища Ушканьих о-вов могут одновременно “принять” до 5000 особей.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Наши многолетние визуальные наблюдения и материалы авиасъемок с использованием БПЛА позволили провести детальное геоморфологическое описание береговой линии Ушканьих о-вов и установить точные локации расположения лежбищ на островах Ушканьего архипелага, посещаемых байкальской нерпой в настоящее время, с привязкой к географическим координатам. Выяснено, что на о-ве Долгий нерпа использует лишь 10% береговой линии, все ее залежки расположены на северной стороне острова, причем остается немало мест, которые ничем не отличаются по литологии и которые нерпы почему-то не используют. Наиболее многочисленные лежбища нерп расположены на о-ве Круглый, на котором около 60% береговой линии оценены как “нерпичьи”, т.е. регулярно (ежегодно) посещаются многочисленными животными на протяжении всего летнего сезона. О-в Тонкий по значимости (по

численности залегающих нерп и частоте использования лежбищ) занимает второе место после Круглого. На данном этапе исследований оценить роль лежбищ в жизни нерп и в целом в популяции можно только по наблюдаемой максимальной численности животных, посещающих лежбище в тот или иной сезон (поскольку массовое мечение зверей провести практически невозможно). В основном нерпы посещают лежбища в виде привалов (одновременный подход на лежбище большого количества особей). Однако, сколько времени (дней) та или иная группа тюленей данного привала проводит на лежбищах, как часто происходит ротация залегающих на лежбищах тюленей и какова реальная экологическая емкость островных лежбищ — без массового мечения животных установить невозможно. Но в отличие от 1960—1980 гг., когда роль лежбищ оценивалась как ничтожная (Пастухов, 1977; 1993), в 2010—2020-х гг. за сезон островные лежбища посещали тысячи животных. Вероятно, они по разным причинам испытывали физиологическую потребность в пребывании вне воды. Исходя из представленных материалов, наших наблюдений и публикаций, очевидно, что реальное значение Ушканьих о-вов в жизни популяции байкальской нерпы в настоящее время, в частности, на фоне потепления климата (например, Шимараев и др., 2002) велико. В отдельные дни одномоментно на островных лежбищах могут находиться до 5 тыс. особей.

Описанные результаты в очередной раз инструментально подтвердили выводы, сделанные на основании анализа видеоматериалов, которые были получены стационарной видеокамерой на о-ве Долгий (Петров и др., 2021, 2021b; Купчинский и др., 2021; Petrov et al., 2021). В частности, наличие значительных колебаний частоты посещений и численности животных на береговых лежбищах не только в течение нескольких дней, но порой и в течение нескольких часов. На начальной стадии освоения лежбищ основной причиной межгодовых различий являются годовые особенности ледового режима в период весеннего разрушения ледового покрова. В летний период различия в общей схеме функционирования лежбищ (порядок их освоения, суточная динамика) и интенсивности использования (численность, частота присутствия) определяются иными причинами, из которых основной мы считаем количество животных, не успевших провести линьку на льду (Петров, Купчинский, 2023). Массовые одновременные привалы нерп на островные береговые лежбища объясняются наличием в пелагиали озера более или менее постоянных групп, которые совместно нагуливаются и кочуют. Только миграцией различных групп животных можно объяснить резкие скачки в посещаемости лежбищ. Экспериментальных подтверждений нашей

<sup>10</sup>Обе работы написаны на основе одних и тех же данных; совершено 9 облетов — по одному в день.

<sup>11</sup>В работе использованы неверные названия островов, о чем мы подробно писали (Иванов и др., 2022), верные названия островов — Круглый и Тонкий.

<sup>12</sup>В наших прежних публикациях также ошибочно указывался о-в Тонкий (см. Иванов и др., 2022).



гипотезы нет. Вопреки возросшей потребности зверей в твердом субстрате в теплое время года, в настоящее время большинство лежбищ, исторически существовавшее на северо-восточном побережье Байкала, либо посещается только спорадически небольшим количеством нерп в конце мая—начале июня, либо находятся на стадии отмирания по причине излишнего антропогенного воздействия (Петров и др., 2023). В этих условиях значение Ушканьих о-вов, как практически единственного места обитания байкальской нерпы в летний период, еще более возрастает.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят Д.Е. Шабанова — пилота БПЛА, и видеоинженера К.М. Иванова, оказавших техническое содействие при получении и обработке видеоматериалов, а также команду теплохода “Профессор А.А. Тресков”, которая обеспечила выполнение экспедиционных работ в полном объеме.

### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках бюджетной темы № 121032900077—4 “Экологическая диагностика изменений некоторых элементов биогеоценозов территории Восточной Сибири”.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баймуханов М.Т., Жданко Л.А., Баймуханов Т.Т., Дауенева Е.С., Рыскулова С.Е., Баймуханова А.И., 2020. Метод учета и определения линейных размеров каспийских тюленей (*Pusa caspica*) на лежбищах с помощью мультикоптеров // Зоологический журнал. Т. 99. № 2. С. 215—222.
- Бухарова Е.В., 2017. Редкие растения островной флоры Забайкальского национального парка. Вестник Бурятского государственного университета. Биология. География. Вып. 3. С. 3—9.
- Иванов К.М., Купчинский А.Б., Овдин М.Е., Петров Е.А., Сыроватский А.А., Шабанов Д.Е., 2022. Опыт применения БПЛА в экологических исследованиях популяции байкальской нерпы (*Pusa sibirica* Gm.) в период начала формирования береговых лежбищ // Международный научно-исследовательский журнал. № 8 (122). С. 1—12.
- Иванов М.К., 1982. Кожно-волосая покров байкальской нерпы // Морфофизиологические и экологические исследования байкальской нерпы. Новосибирск: Наука. С. 20—39.
- Иванов Т.М., 1938. Байкальская нерпа, ее биология и промысел // Известия Биолого-географического НИИ при Восточно-Сибирском государственном университете. Т. 8. Вып. 1—2. С. 1—119.
- Крученкова Е.А., Шибанова П.Ю., 2021. Использование беспилотного летательного аппарата для проведения регулярных учетов байкальской нерпы на летних береговых лежбищах архипелага Ушкань острова // Материалы Международного молодежного научного форума “ЛОМОНОСОВ-2021” / Отв. ред. И.А. Алешковский, А.В. Андриянов, Е.А. Антипов, Е.И. Зимакова. [Электронный ресурс] М.: МАКС Пресс.
- Купчинский А.Б., Петров Е.А., Овдин М.Е., 2021. Первый опыт применения дистанционного мониторинга берегового лежбища байкальской нерпы (*Pusa sibirica* Gm.) // Биота и среда природных территорий. № 2. С. 77—94.
- Ламакин В.В., 1952. Ушкань острова и проблема происхождения Байкала. М.: Государственное издательство географической литературы. 199 с.
- Нестеренко В.А., Катин И.О., 2021. Дистанционный учет ларги на лежбищах архипелага Римского-Корсакова (залив Петра Великого) с помощью беспилотных летательных аппаратов // Биота и среда природных территорий. № 1. С. 72—81. DOI:10.37102/2782-1978\_2021\_1\_6
- Пастухов В.Д., 1977. Уровенный режим и популяция байкальской нерпы // Лимнология прибрежно-солевой зоны Байкала / Отв. ред. чл.-корр. АН СССР Н.А. Флоренсов. Новосибирск: Наука. С. 289—300.
- Пастухов В.Д., 1993. Байкальская нерпа: биологические основы рационального использования и охраны ресурсов. Новосибирск: ВО Наука. 272 с.
- Петров Е.П., 1997. Распределение байкальской нерпы (*Pusa sibirica*, Pinnipedia, Phocidae) // Зоологический журнал. Т. 76. № 10. С. 1202—1209.
- Петров Е.А., Купчинский А.Б., Фиалков В.А., 2021. К вопросу о значении береговых лежбищ в жизни байкальской нерпы (*Pusa sibirica* Gm.) в условиях потепления климата // Международный научно-исследовательский журнал (International Research Journal). Екатеринбург. № 3 (105). Ч. 2 (март). С. 42—47. <https://doi.org/10.23670/IRJ.2021.105.3.032>
- Петров Е.А., Купчинский А.Б., Фиалков В.А., Бадардинов А.А., 2021а. Значение береговых лежбищ в жизни байкальской нерпы (*Pusa sibirica* Gmelin 1788 Pinnipedia). 1. Обзор // Зоологический журнал. Т. 100. № 5. С. 590—600. <https://doi.org/10.31857/S0044513421050111>
- Петров Е.А., Купчинский А.Б., Фиалков В.А., Бадардинов А.А., 2021б. Значение берега в жизни байкальской нерпы (*Pusa sibirica* Gmelin, 1788, Pinnipedia). 3. Функционирование лежбищ байкальской нерпы на острове Тонкий (Ушкань острова, оз. Байкал) по материалам видео наблюдений // Зоологический журнал. Т. 100. № 7. С. 823—840. <https://doi.org/10.31857/S0044513421070102>
- Петров Е.А., Купчинский А.Б., 2023. Основная причина выхода байкальской нерпы (*Pusa sibirica* Gm.) на береговые лежбища — растянутая смена волосанного покрова (линька) на фоне потепления климата // Зоологический журнал. Т. 102. № 1. С. 1—14. <https://doi.org/10.31857/S0044513423010087>
- Петров Е.А., Купчинский А.Б., Овдин М.Е., 2023. Северо-восточное побережье оз. Байкал как место обитания байкальской нерпы (*Pusa sibirica* Gm., 1778) в летний период // Известия ТИНРО. Т. 203. Вып. 2. С. 371—391. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2023-203-371-391>



- Справочник по литологии, 1983. / Под ред. Н.Б. Вассовича, В.Л. Либровича, Н.В. Логвиненко, В.И. Марченко. М.: Недра. 509 с.
- Шибанова П.Ю., Ильина П.О., Глазова Т.Д., Глазов Д.М., Соловьёва М.А., Разуваев А.Е., Рожнов В.В., 2021. Первый опыт проведения регулярных учетов численности байкальской нерпы (*Pusa sibirica* Gmelin, 1788) на летних береговых лежбищах архипелага Ушканьи острова методом видеосъемки беспилотным летательным аппаратом // Морские млекопитающие Голарктики: сборник тезисов XI-ой Международной конференции, 01–05 Марта 2021 г. Москва. С. 109.
- Шимараев М.Н., Куимова Л.Н., Синюкович В.Н., Цехановский В.В., 2002. О проявлении на Байкале глобальных изменений климата в XX столетии // Доклады Академии Наук. Т. 383. № 3. С. 397–400.
- Biard V., Nykanen M., Niemi M., Kunnasranta M., 2022. Extreme moulting site fidelity of the Saimaa ringed seal // Mammalian Biology. <https://doi.org/10.1007/s42991-021-00209-z>
- Kunnasranta M., Hyvärinen H., Häkkinen J., Koskela J.T., 2002. Dive types and circadian behaviour patterns of Saimaa ringed seals *Phoca hispida saimensis* during the open-water season // Acta Theriologica. V. 47(1). P. 63–72. <https://doi.org/10.1007/BF03193567>
- Niemi M., Nykanen M., Biard V., Kurkilahti M., Kunnasranta M., 2022. Molting phenology of a lacustrine ringed seal, *Pusa hispida saimensis* // Ecology and Evolution. V. 12. P. 1–15. <https://doi.org/10.1002/ece3.9248>
- Petrov E.A., Kupchinsky A.B., Fialkov V.A., 2021. Summer coastal rookeries and perspectives of the Baikal seal (*Pusa sibirica*) population in the conditions of the global warming // Biosyst. Divers. V. 29 (4). P. 387–392. <https://doi.org/10.15421/012149>

## THE USHKAN'Y ISLANDS, LAKE BAIKAL, AND THEIR ROLE AND SIGNIFICANCE IN THE LIFE OF THE BAIKAL SEAL (*PUSA SIBIRICA* GMELIN 1788, PINNIPEDIA) IN MODERN CONDITIONS

E. A. Petrov<sup>1, \*</sup>, A. B. Kupchinsky<sup>1</sup>, A. A. Syrovatsky<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Baikal Museum, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Listvyanka, Irkutsk Region, 664520 Russia

<sup>2</sup>Irkutsk Branch, Moscow Technical University of Civil Aviation, Irkutsk, 664047 Russia

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

For the first time, a detailed description of the coastline of the Ushkan'y Islands, Lake Baikal is given in order to assess the use of the shore by the Baikal seal (*Pusa sibirica* Gm.) as haulouts, and the role these haulouts play in the annual cycle of seals. To do this, video material obtained using the DJI UAV Mavic 2 Zoom (take-off weight 905 g) and Air 2 S (take-off weight 595 g), as well as long-term field observations were used. A complete survey of the coastline of all four islands was carried out on May 29<sup>th</sup> and 30<sup>th</sup>, 2022 (at a water level of 456.40 m a.s.l.) and on August 12<sup>th</sup> and 24<sup>th</sup> (water level 456.79 and 456.83 m, respectively). Based on lithological characteristics, about 30% coastline on the Bolshoy Island, the largest one, is shown to be suitable for use by seals, but currently this is not the case. Among the three smaller islands, the most favorite place for the formation of seal haulouts is the Kruglyi Island, based on the total number of animals recorded on the island and in coastal waters, followed by the Tonkiy Island and then the Dolgiy Island, the latter supporting a stationary video system transmitting information online. On all islands, coordinates of specific haulout/rookery locations have been determined. Currently, about 35% length of the coastline of the three smaller Ushkan'y Islands are being used by seals for haulouts to one degree or another. Under current climatic conditions, the rookeries on the smaller Ushkan'y Islands seem to play extremely important roles for a significant part of the population (several thousand individuals visit them every season), since most other rookeries and locations that seals could use as such are highly susceptible to anthropogenic impacts.

**Keywords:** coastal rookeries, Siberia, UAV

## НИКОЛАЙ АНДРЕЕВИЧ РЯБИНИН (13.12.1946–30.04.2023)

© 2023 г. А. С. Зайцев<sup>а</sup>, \*, К. Б. Гонгальский<sup>а</sup>, А. В. Тиунов<sup>а</sup>,  
Б. А. Воронов<sup>б</sup>, Е. С. Кошкин<sup>б</sup>, Д. К. Куренщиков<sup>б</sup>

<sup>а</sup> Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН,  
Ленинский проспект, 33, Москва, 119071 Россия

<sup>б</sup> Институт водных и экологических проблем ДВО РАН,  
ул. Дикопольцева, 56, Хабаровск, 680000 Россия

\*e-mail: andrey.zaytsev@hotmail.com

DOI: 10.31857/S0044513423120097, EDN: XXQSCM

30 апреля 2023 г. ушел из жизни Николай Андреевич Рябинин, доктор биологических наук, один из ведущих почвенных зоологов России, специалист в области изучения фауны, систематики, экологии и биогеографии панцирных клещей (рис. 1).

Николай Андреевич родился в с. Кантаурово Борского р-на Горьковской обл. 13 декабря 1946 г. В 1970 г. он окончил Горьковский государственный педагогический институт и начал свой трудовой путь методистом Хабаровской краевой станции юных натуралистов (1970–1971). С 1971 по 1974 год он обучался в аспирантуре при Хабаровским комплексным НИИ Дальневосточного на-

учного центра (ХабКНИИ ДВНЦ) АН СССР под руководством основателя почвенной зоологии в нашей стране академика Меркурия Сергеевича Гилярова. В 1975 г. Николай Андреевич блестяще защитил кандидатскую диссертацию “Почвенная фауна лесов Среднего Приамурья”. Следующие годы своей научной деятельности он посвятил панцирным клещам Дальнего Востока в партнерстве с ведущим орибатологом страны Дмитрием Александровичем Криволуцким. Итогом многолетней кропотливой работы стала защищенная в 2004 г. в Биолого-почвенном институте ДВО РАН докторская диссертация “Панцирные клещи (Ascariformes, Oribatida) Дальнего Востока России”.

Вся научная жизнь Николая Андреевича была связана с ХабКНИИ ДВНЦ АН СССР, переименованным позднее в Институт водных и экологических проблем ДВО РАН, где он прошел путь от младшего научного сотрудника до заведующего лабораторией экологии животных. Он был также ученым секретарем Хабаровского научного центра ДВО РАН (1996–2003) и долгое время работал ученым секретарем диссертационного совета ИВЭП ДВО РАН. Николай Андреевич взрастил в Хабаровске целую плеяду признанных на международном уровне специалистов — почвенных зоологов и энтомологов. Под его руководством защитились четыре кандидата наук, один из которых (Г.Н. Ганин) в дальнейшем стал доктором наук. Двое из его учеников продолжают работать в ИВЭП ДВО РАН. Николай Андреевич уделял большое внимание общественной деятельности, долгие годы возглавляя Хабаровскую краевую общественную организацию “Экологический фонд Амур”, которая помогала решать экологические проблемы в крае и представлять интересы простых граждан по вопросам экологической повестки.

Перу Николая Андреевича принадлежат более 120 научных трудов в области таксономии, фауны и экологии панцирных клещей Евразии и Северной Америки. Николай Андреевич практически с



Рис. 1. Николай Андреевич Рябинин в экспедиции на Нижнем Амуре (Малмыжский утёс, август 2008 г.).

нуля провел инвентаризацию фауны панцирных клещей Дальнего Востока, которая, благодаря его усилиям, в настоящее время включает 605 видов. Он описал пять родов и около пятидесяти новых для науки видов орибатид.

Сеть научных контактов Николая Андреевича не ограничивалась российским Дальним Востоком, охватывала специалистов-орибатологов из других частей нашей страны, а также Китая, Японии, США, Канады, Монголии, Филиппин. Он пользовался огромным авторитетом среди коллег по всему миру, а его таксономические описания новых видов были своеобразным эталоном качества для молодых специалистов, которым Николай Андреевич всегда был готов прийти на помощь советом и делом. Он уделял очень много времени и сил подготовке новой смены и всегда говорил, что любимое дело никогда не перестанет быть любимым, если у него появляются последователи. На любом научном совещании или конференции, которые ему удавалось посетить, Ни-

колай Андреевич всегда и сразу привлекал молодежь и делился своим опытом и знаниями.

Николай Андреевич был талантливым руководителем, под его началом в лаборатории экологии животных сформировался коллектив, включавший специалистов в разных областях зоологии. Николая Андреевича отличал мудрый и демократичный стиль руководства, он с большим вниманием и уважением относился к любой просьбе и проблеме каждого сотрудника, помогая найти единственно верное взвешенное решение.

До последних дней Николай Андреевич был жизнерадостным, активным, открытым человеком, другом, товарищем, полным творческих планов и идей. Нам будет не хватать его искрометного юмора, такта, деликатности и позитивного настроения во время научных дискуссий и планирования новых исследований. Память о нем навсегда сохранится в наших сердцах.

### Obituary

#### NIKOLAI ANDREEVICH RYABININ (13.12.1946–30.04.2023)

A. S. Zaitsev<sup>1</sup>, \*, K. B. Gongalsky<sup>1</sup>, A. V. Tiunov<sup>1</sup>, B. A. Voronov<sup>2</sup>, E. S. Koshkin<sup>2</sup>, D. K. Kurenschikov<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Leninsky Prospekt, 33, Moscow, 119071 Russia

<sup>2</sup> Institute of Water and Environmental Problems, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Dikopoltseva Street, 56, Khabarovsk, 680000 Russia

\*e-mail: andrey.zaitsev@hotmail.com