

ISSN 0044-5134

Том 102, Номер 9

Сентябрь 2023



ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



www.sciencejournals.ru



СОДЕРЖАНИЕ

Том 102, номер 9, 2023

Состав и распределение макробеспозвоночных, ассоциированных с губкой <i>Lubomirskia baikalensis</i> (Spongillida, Lubomirskiidae) в период экологического кризиса на озере Байкал <i>И. В. Механикова, Т. Я. Ситникова, И. В. Ханаев</i>	963
Первые сведения о микротурбелляриях (Plathelminthes, Rhabditophora) Богучанского водохранилища. 1. <i>Kalyrtothynchia</i> байкальского происхождения с описанием трех новых видов <i>Р. С. Кривороткин, Е. П. Зайцева, О. А. Тимошкин</i>	980
Переописание <i>Moraria (Baikalomoraria) werestschagini</i> Borutzky 1949 (Copepoda, Harpacticoida, Canthocamptidae) из озера Байкал <i>Т. М. Алексеева, О. А. Тимошкин</i>	1000
Новый вид шетинохвосток рода <i>Stenolepisma</i> (Zygentoma, Lepismatidae) из Юго-Западного Казахстана <i>В. Г. Каплин</i>	1021
Чесночница Палласа (<i>Pelobates vespertinus</i> (Pallas 1771), Amphibia, Pelobatidae) – второй вид амфибий, переносящий экстремальную гипоксию <i>Д. И. Берман, Н. А. Булахова, Е. Н. Мещерякова, А. В. Розуленко, К. И. Шишикина</i>	1028
Пространственно-временная неоднородность населения пресмыкающихся Западной Сибири <i>Ю. С. Равкин, В. М. Ефимов, И. П. Кокорина, С. В. Чеснокова, М. И. Лялина</i>	1046
Пространственное распределение больших подорликов (<i>Clanga clanga</i> , Accipitridae, Accipitriformes) в период зимовки и особенности их биотопов, выявленные методом GPS-GSM телеметрии <i>А. Л. Мищенко, А. С. Педенко, А. В. Шариков, Д. А. Карвовский, В. Н. Мельников, О. В. Суханова, Р. Х. Бекмансуров, О. С. Гринченко</i>	1059
Валидация метода определения метаболитов глюкокортикоидов в экскрементах полуденной песчанки (<i>Meriones meridianus</i> Pallas 1773, Muridae, Rodentia): биологический и физиологический подходы <i>Е. Н. Суркова, Л. Е. Савинецкая, А. В. Чабовский</i>	1072

Contents

Volume 102, No 9, 2023

Composition and Distribution of Macroinvertebrates Associated with <i>Lubomirskia baikalensis</i> Sponges (Spongillida, Lubomirskiidae) during an Ecological Crisis in Lake Baikal <i>I. V. Mekhanikova, T. Y. Sitnikova, I. V. Khanaev</i>	963
The First Data on Microturbellarians (Plathelminthes, Rhabditophora) of the Boguchansky Reservoir. I. Kalyptorhynchia of Baikal Origin, with Description of Three New Species <i>R. S. Krivorotkin, E. P. Zaytseva, O. A. Timoshkin</i>	980
Redescription of <i>Moraria (Baikalomoraria) werestschagini</i> Borutzky 1949 (Copepoda, Harpacticoida, Canthocamptidae) from Lake Baikal <i>T. M. Alekseeva, O. A. Timoshkin</i>	1000
A New Species of the Bristletail Genus <i>Ctenolepisma</i> (Zygentoma, Lepismatidae) from Southwestern Kazakhstan <i>V. G. Kaplin</i>	1021
Pallas' Spadefoot, <i>Pelobates vespertinus</i> (Pallas 1771) (Amphibia, Pelobatidae), the Second Amphibian Species to Tolerate Extreme Hypoxia <i>D. I. Berman, N. A. Bulakhova, E. N. Meshcheryakova, A. V. Rogulenko, K. I. Shishikina</i>	1028
Spatial and Temporal Heterogeneity of the Reptile Assemblage in Western Siberia <i>Yu. S. Ravkin, V. M. Efimov, I. P. Kokorina, S. V. Chesnokova, M. I. Lyalina</i>	1046
Spatial Distribution of Greater Spotted Eagles (<i>Clanga clanga</i> , Accipitridae, Accipitriformes) during the Wintering Period and Features of Their Habitats Determined Using GPS-GSM Telemetry <i>A. L. Mischenko, A. S. Pedenko, A. V. Sharikov, D. A. Karvovsky, V. N. Melnikov, O. V. Sukhanova, R. H. Bekmansurov, O. S. Grinchenko</i>	1059
Validation of a Method for Measuring the Fecal Glucocorticoid Metabolites in the Midday Gerbil (<i>Meriones meridianus</i> Pallas 1773, Muridae, Rodentia): Biological and Physiological Approaches <i>E. N. Surkova, L. E. Savinetskaya, A. V. Tchabovsky</i>	1072

УДК 595.371:594.3(282.256.341)

СОСТАВ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ МАКРОБЕСПОЗВОНОЧНЫХ, АССОЦИИРОВАННЫХ С ГУБКОЙ *LUBOMIRSKIA BAIKALENSIS* (SPONGILLIDA, LUBOMIRSKIIDAE) В ПЕРИОД ЭКОЛОГИЧЕСКОГО КРИЗИСА НА ОЗЕРЕ БАЙКАЛ

© 2023 г. И. В. Механикова^а*, Т. Я. Ситникова^а, И. В. Ханаев^а

^аЛимнологический институт СО РАН, Иркутск, 664033 Россия

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

Поступила в редакцию 06.04.2023 г.

После доработки 15.05.2023 г.

Принята к публикации 20.05.2023 г.

Исследования проведены в литоральной зоне озера Байкал в период масштабного экологического кризиса, который затронул все звенья экосистемы, в том числе поселения эндемичных губок семейства *Lubomirskiidae*. Губки играют важнейшую роль в бентических сообществах каменистой литорали озера, обеспечивая чистоту воды и являясь специализированным биотопом для множества разнообразных организмов. В последнее десятилетие в разных районах Байкала отмечены массовые заболевания и гибель губок, что может привести к необратимым изменениям структуры литоральных сообществ. Нами были исследованы состояние губок, состав сообществ макробеспозвоночных, таксономическое богатство, распространение и обилие доминирующих групп – амфипод и гастропод, обитающих на ветвистых губках *Lubomirskia baikalensis* с различными проявлениями заболеваний, в разных районах Байкала (2015, 2020, 2021, 2022 гг.) и проведено сравнение с историческими данными. Показано, что таксономическое богатство амфипод (35 видов и подвидов, а также 5 таксонов, определенных до рода) выше на 20 таксонов, чем это было 30 лет назад. Всего 22 вида и подвида гастропод обнаружены на губке, из них 20 впервые. Установлены различия видового состава, комплекса доминирующих видов и количественных показателей амфипод и гастропод на губках из разных районов озера, что подтверждено подводными видеонаблюдениями. Обилие всех групп макробеспозвоночных на единицу массы губки, как и обилие доминирующих групп – амфипод и гастропод, уменьшались по направлению с юга на север. Величины обилия исследованных беспозвоночных на губках по сравнению с докризисным периодом сопоставимы. На губках найдены беспозвоночные из нескольких экологических групп с различными пищевыми стратегиями (собиратели, соскребатели, фильтраторы), для большинства из них губка является временным местообитанием. Для восстановления плотности поселения губок и сохранения популяций ключевых видов беспозвоночных предлагается создание губочных “ферм” в наименее загрязненных районах Байкала.

Ключевые слова: заболевания губок, амфиподы, гастроподы, таксономическое богатство, обилие, Сибирь

DOI: 10.31857/S0044513423080081, **EDN:** EETNGE

Эндемичные байкальские губки семейства *Lubomirskiidae* являются важнейшим элементом бентических сообществ каменистой литорали Байкала и своеобразным биотопом для множества организмов от простейших до рыб. Ветвистые губки *Lubomirskia baikalensis* (Pallas 1771) особенно широко распространены в южной и средней котловинах западного побережья озера, но также нередко встречаются и в северной части. Они обитают в основном на глубинах 3–40 м, иногда до 50–120 м (Ефремова, 2001; Вейнберг, 2005; Букшук, 2020). Фильтрация огромные объемы воды, губки обеспечивают ее чистоту, а многим видам беспозвоночных служат многоярусным биотопом для поселения, убежищем от хищников

и местом для размножения и питания. Оседающие из толщи воды и поселяющиеся на поверхности губки мелкие организмы являются легкодоступным источником пищи для многих животных (Кожов, 1931; Гаврилов, 1950; Kamaltynov et al., 1993). Сравнительно недавно губки занимали до 47% доступного пространства каменистой литорали озера, составляя до 44% биомассы (Pile et al., 1997). Ветвистая форма *L. baikalensis* образовывала густые заросли из ярко-зеленых колоний с множеством ветвей иногда более 1 м в высоту, некоторые отдельные разрастания (кусты) губок достигали в поперечнике 1 м² (Кожов, 1931; Гаврилов, 1950) с максимальными размерами по высоте до 2 м (Грачев и др., 2015).

На губках поселяются представители разных групп беспозвоночных, но только некоторые виды являются специализированными спонгиофилами, связанными с губкой топически и/или трофически (Гаврилов, 1950; Kamaltunov et al., 1993). Первые сведения о двух видах амфипод — *Brandtia parasitica parasitica* (Dybowsky 1874) и *Eulimnogammarus violaceus* (Dybowsky 1874), образующих ассоциации с ветвистыми губками, приведены в монографии Дыбовского (Dybowsky, 1874). Первому виду он дал название “parasitica”, считая его паразитом губок. Позднее Кожов (1931) подтвердил тесную связь этого вида с губкой, но предполагал, что губки привлекают к себе рачков огромным количеством крупных Сорерода, обитающих на ней. Наиболее полные сведения о беспозвоночных животных, ассоциированных с ветвистыми байкальскими губками, содержатся в работе Камалтынова с соавторами (Kamaltunov et al., 1993), где, кроме видового состава беспозвоночных, впервые приводится и количественная характеристика массовых таксонов. Позднее список организмов, обитающих на губках (не только ветвистых), был уточнен, а список видов амфипод дополнен (Weinberg et al., 2004). Другие многочисленные публикации по макробеспозвоночным, ассоциированным с губками, касаются частных вопросов по ряду видов (Механикова, 2001; Röpstorf et al., 2003; Куликова и др., 2007, 2017; Mekhanikova, 2010; Механикова, Воробьева, 2017; и др.).

Начиная с 2011 г. в литоральной зоне Байкала отмечаются изменения в структуре бентических сообществ, массовое развитие зеленых нитчатых водорослей рода *Spirogira*, ставшее причиной нарушения зональности в распределении макрофитов, массовые заболевания (некроз, обесцвечивание ветвей, изменение цвета) и гибель эндемичных байкальских губок *L. baikalensis* (Бормотов, 2011; Timoshkin et al., 2016; Khanaev et al., 2018; Maikova et al., 2021). У больной губки изменяется состав и структура микробных сообществ, в которых доминируют представители Cyanobacteria, в то время как разнообразие и количество эукариотических водорослей уменьшаются. В результате дисбаланса, вызванного условно-патогенными микроорганизмами, происходит гибель фотосинтезирующих симбиотических микроводорослей, меняется режим функционирования губки и наступает ее гибель (Деникина и др., 2016; Kulakova et al., 2018; Belikov et al., 2019).

Первое упоминание об аномально окрашенной губке *L. baikalensis* относится к 2011 г. Губки грязно-розового цвета массово встречались на глубинах 25–55 м вдоль западного побережья от пос. Большие Коты (Южный Байкал) до Ушканых о-вов (граница между Средним и Северным Байкалом) (Бормотов, 2011). С тех пор большие и погибшие губки были обнаружены практически по всему Байкалу, в разных районах их число составляло от 20 до 100% (Timoshkin et al., 2016; Ха-

наев, 2016; Ханаев и др., 2017). В последующие годы экологическая ситуация на Байкале ухудшилась. При картировании губок в трех котловинах озерабольные губки были обнаружены повсеместно примерно на половине обследованных станций, и их доля была выше среди ветвистых форм (Khanaev et al., 2018). Самая высокая доля больных и отмерших ветвистых губок от общей площади проективного покрытия отмечена на полигоне в Лиственничном заливе (до 100%) и на полигоне в районе пади Варначка (до 59%) (Южный Байкал), а самая низкая — в проливе Ольхонские Ворота (Средний Байкал), где их число составило 20% (Khanaev et al., 2018; Майкова и др., 2023). По мнению ряда авторов (Деникина и др., 2016; Khanaev et al., 2018; Belikov et al., 2019), заболевания губок в Байкале не связаны с изменением климата. Для объяснения причин, вызывающих заболевания губок, прежде всего, выдвигается гипотеза возрастающего антропогенного влияния, а также рассматривается фактор увеличения концентрации общего метана по всему озеру.

Цель работы — исследовать состояние ветвистых губок, изучить состав сообществ макробеспозвоночных, более детально исследовать таксономический состав, обилие и распределение доминирующих групп, таких как амфиподы и гастроподы, ассоциированных с большими ветвистыми губками *L. baikalensis* в трех котловинах озера, а также предложить меры по восстановлению плотности поселения здоровых губок и сохранению населяющих их макробеспозвоночных.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом послужили макробеспозвоночные животные, собранные с байкальских ветвистых губок *L. baikalensis*; подробно изучены две основные группы — амфиподы и гастроподы. Губки отобраны во время проведения водолазных спусков в летний период 2015, 2020, 2021, 2022 гг. на каменистой литорали разных районов трех котловин озера (глубины от 7 до 15.5 м) на 12 станциях (рис. 1). Под водой губок отделяли от каменистого субстрата и помещали в пластиковые плотно закрывающиеся контейнеры. После подъема на поверхность воду процеживали через газ и губок замораживали, три губки (падь Жилище) зафиксированы 4% формалином. Всего собрано 29 проб губок: Южный Байкал — 15, Средний и Северный Байкал — по 7 экз. Из-за отсутствия специального оборудования (подводный пылесос), пробы следует считать полуколичественными.

В лаборатории губок размораживали в прохладной воде, тщательно промывали, удаляли остатки мелких камней и песка с подошвы, фотографировали, измеряли длину и число ветвей, подсчитывали число норок, выгрызенных амфиподами *E. violaceus*, подробно описывали характер повреждений (проявлений болезни). Из пробы выбирали всех макробеспозвоночных, под-

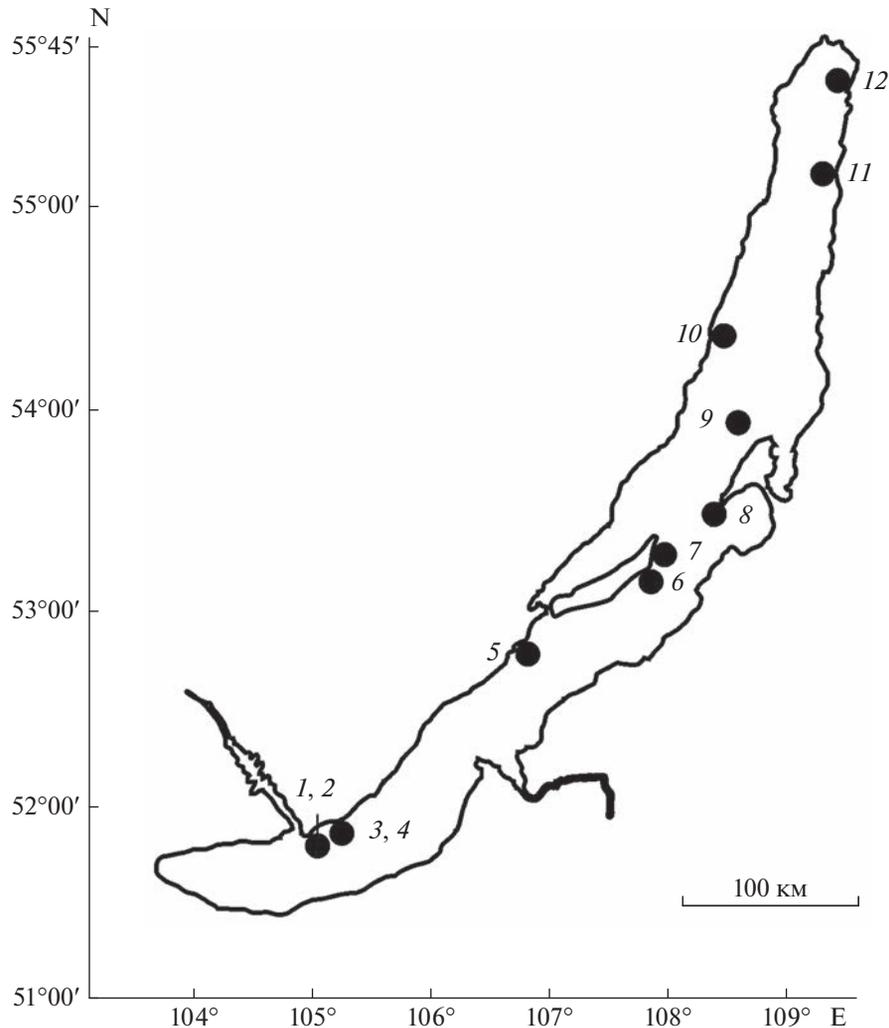


Рис. 1. Карта-схема оз. Байкал с номерами станций: 1 – залив Лиственничный (51°51'50.5" с.ш., 104°50'38.5" в.д.), 2 – мыс Березовый (51°50'30" с.ш., 104°53'20" в.д.), 3 – падь Жилище (51°53'57.3" с.ш., 105°03'52.0" в.д.), 4 – падь Варначка (51°54'05.2" с.ш., 105°06'13.2" в.д.), 5 – бухта Ая (52°47'16.4" с.ш., 106°36'56.1" в.д.), 6 – мыс Ухан (53°04'58.2" с.ш., 107°25'00.5" в.д.), 7 – мыс Ижимей (53°13'42.9" с.ш., 107°43'46.0" в.д.), 8 – Нижнее Изголовье п-ова Святой Нос (53°30'24.7" с.ш., 108°31'44.5" в.д.), 9 – о-в Круглый Ушканий (53°50'43" с.ш., 108°41'38" в.д.), 10 – мыс Елохин (54°33'05.7" с.ш., 108°39'54.9" в.д.), 11 – мыс Турали (55°19'20.3" с.ш., 109°46'54.3" в.д.), 12 – мыс Немнянка (55°32'38.6" с.ш., 109°49'04.6" в.д.).

считывали их число в пробе и пересчитывали на 100 г сырой массы губки. Губок взвешивали на лабораторных весах OWA labor DDR (Германия). Перед взвешиванием губок держали в вертикальном положении для того чтобы с них стекла вода.

Для сравнения полученных данных по обилию макробеспозвоночных на больших губках с таковыми до “докризисного” периода использовали графики из работы Kamal'tynov et al. (1993). Логарифмы массы губки были преобразованы в реальные значения, каждая точка на графике привязана к массе губки на оси абсцисс (x) и числу особей на оси ординат (y). Затем были подсчитаны приблизительные средние значения для массовых видов амфипод (2 вида) и гастропод (1 вид). К сожалению, для большинства видов такие данные

отсутствуют, хотя для некоторых приведены максимальные значения обилия на крупных губках, эти данные также использовали для сравнения.

Для характеристики губок и различных невооруженным глазом макробеспозвоночных были изучены подводные фото- и видеоматериалы из архива И.В. Ханаева, в том числе сделанные ранее – в период, который теперь принято называть “докризисным”. Съемки выполнены видеокамерами “GoPro HERO 3 +”, “GoPro HERO 7” и забюксированным фотоаппаратом “Sony A7”, оснащенный дополнительным искусственным светом “Ikelite PRO-2800” (Khanaev et al., 2018). Изучено более 150 фотографий и несколько коротких видеороликов продолжительностью 5–10 мин каждый.

Для сравнения сходства видового состава амфипод и гастропод из разных котловин Байкала использован индекс Чекановского—Сьеренсена: $I_{cs} = 2c/(a + b)$, где a и b — число видов в двух выборках, c — число общих видов (Песенко, 1982). Графики построены в программе Excel для Windows. Дополнительно использован непараметрический метод корреляционного анализа, выполненный в пакете программ Statistica 10.0 для Windows, значения коэффициента корреляции Спирмена при $p < 0.05$ приняты как статистически значимые.

К абсолютным доминантам по обилию отнесены виды, составляющие 64–100% от общего обилия, к доминантам — 36–64%, субдоминантам — 16–36%, второстепенным — 4–16% и менее 4% — к малозначимым видам (Любарский, 1974).

Таксономия амфипод дана по: Takhteev et al., 2015, гастропод по: Ситникова и др., 2004.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Подводные наблюдения

В 2011 г., за 4 года до начала наших исследований, на обследованных позднее станциях у губок не было замечено признаков заболеваний, повреждений и изменения цвета. В период сбора материала (2015, 2020, 2021, 2022) во время водолазных спусков в разных районах озера отмечены как погибшие, так и больные губки с различными проявлениями заболеваний — некроз, пленки, частичное и полное обесцвечивание ветвей, повреждения неизвестного характера, некоторые губки были покрыты обрастаниями (рис. 2а–2к). В заливе Лиственничный (2015 г.) губки, как и вся поверхность дна на глубинах до 12–15 м, были покрыты плотными зарослями из нитчатых водорослей (рис. 2h, 2j). В некоторых районах встречались визуально здоровые губки (например, мыс Ухан, 2021 г.).

Лишь немногие виды беспозвоночных животных идентифицированы по фотографиям (рис. 2а–2г). облигатный симбионт байкальских губок — *B. parasitica*, в массе отмечен на губках Южного Байкала, единично и редко в Северном Байкале, а на фото губок из Среднего Байкала не замечен. В Южном Байкале *B. parasitica* на одних губках полностью отсутствовала, на других наблюдались большие поселения из множества особей (рис. 2а, 2b). На заселенных губках эти рачки также распределены неравномерно — на некоторых ветвях они отсутствовали, на других были плотные скопления рачков, также встречались одиночные особи на большом расстоянии одна от другой. В районе мыса Елохин (Северный Байкал, 2021 г.) *B. parasitica* на губках была отмечена единично, менее чем на половине фотографий, скоплений не обнаружено. Второй легко идентифицируемый вид амфипод — *Pallasea cancellus* (Pallas 1767), часто виден на фотографиях губок Южного и

Среднего Байкала (рис. 2с–2е). Эти крупные амфиподы (по: Базикалова, 1945 максимальная длина 65 мм) встречались иногда по 10 и более особей в одном поле зрения; более мелкие амфиподы на одной из фотографий, вероятно, были молодыми особями этого вида. *B. parasitica* и *P. cancellus* отмечены как на визуально здоровых, так и на некротизированных участках ветвей губок. Совместно эти виды встречались крайне редко. Больше всего особей *P. cancellus* было отмечено на губках, опоясанных био пленками из цианобактерий. Мелкие неидентифицированные амфиподы, плавающие вокруг губки, а также сидящие на губке амфиподы беловатого цвета с крупными глазами могли быть видами из родов *Baikalogammarus* и *Poekilogammarus*.

Брюхоногие моллюски повсеместно присутствовали на здоровых корковых и больных ветвистых губках рода *Lubomirskia*, а также на соседних твердых субстратах. На корковых губках отмечены два вида гастропод: *Megalovalvata baicalensis* (Gerstfeldt 1859) и *Kobeltocochlea martensiana* (W. Dybowski 1875). На подошве ветвистых губок, кроме перечисленных выше гастропод, присутствовали *Benedictia baicalensis* (Gerstfeldt 1859), *Teratobaikalia ciliata* (W. Dybowski 1875), *Baicalia turriiformis* (W. Dybowski 1875), а также виды рода *Choanomphalus*. На ветвях губок встречены *M. baicalensis* (рис. 2f, 2g), *B. baicalensis* и *B. turriiformis*, особи этих видов гастропод ползали по обесцвеченным и полностью некротизированным ветвям или “висели” на ветвях, как на скальных и валунных стенках.

Характеристика губок

Высота исследованных губок составляла от 15–17 до 50–60 см (у большинства — 30–40 см). Масса губок колебалась в широких пределах — от 37 до 1600 г, из них крупных губок массой более 500 г было 6 экз. Губки различались не только размерами и массой, но также числом и формой ветвей (цилиндрические, уплощенные), количеством сросшихся ветвей.

В Южном Байкале все губки, кроме одной визуально здоровой, имели различные проявления заболеваний. В основном на губках обнаружены обрастания (спирогира и другие водоросли, био пленки, “розовая” плесень), некроз участков и даже целых ветвей, черные пятна с твердой поверхностью, язвы, коричневые густки, а у некоторых губок — обесцвеченные участки (рис. 2h–2k). Относительно размеров губки площадь повреждений в большинстве случаев была небольшой, мертвых губок с полным некрозом всех ветвей в отобранных пробах не было. В Среднем и Северном Байкале отмечены визуально почти здоровые губки, губки с незначительными проявлениями болезни или с небольшой площадью повреждений.



Рис. 2. Губки *Lubomirskia baikalensis* с различными проявлениями заболеваний и массовые виды амфипод и гастропод: *a, b* – агрегации *Brandtia parasitica* на визуально здоровой губке (падь Жилище); *c, d* – *Pallasia cancellus* на губке с отмершими водорослями (бухта Ая); *e* – *Pallasia cancellus* на губке с обесцвеченными ветвями (бухта Ая); *f, g* – *Megalovalvata baicalensis* на мертвых губках (падь Варначка); *h* – маленькая губка, заросшая нитчатыми водорослями (залив Лиственничный); *i* – губка с обширным некрозом ветвей (падь Варначка); *j* – губка с отмершими водорослями (залив Лиственничный); *k* – губка с некротизированными и обесцвеченными ветвями (мыс Березовый). Масштаб 5 см.

Макробеспозвоночные животные

На губках встречены представители 9 групп макробеспозвоночных животных: амфиподы, гастроподы, хирономиды (личинки), ручейники (личинки и куколки), изоподы, турбеллярии, пи-

явки, двустворчатые моллюски. Олигохеты сохранились только в трех пробах, зафиксированных 4% формалином, в замороженных пробах иногда единично встречались только полуразжившиеся фрагменты крупных олигохет. Осталь-

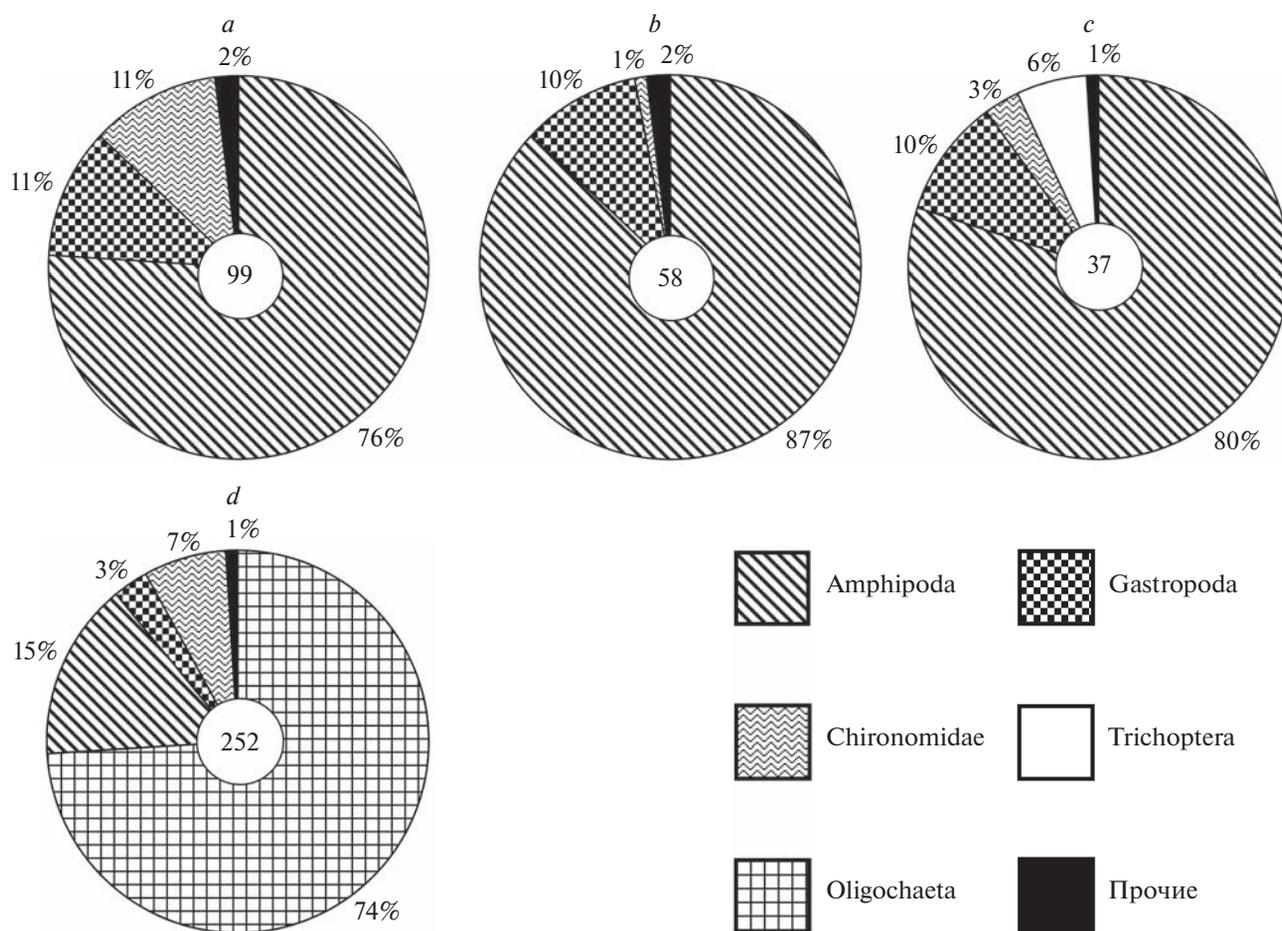


Рис. 3. Соотношение между основными группами макробеспозвоночных на губках: *a* – южная котловина (пробы без олигохет), *b* – средняя котловина (пробы без олигохет), *c* – северная котловина (пробы без олигохет), *d* – южная котловина (пробы с олигохетами). В центре диаграммы среднее число беспозвоночных на 100 г сырой массы губки.

ные группы беспозвоночных хорошо перенесли замораживание, а амфиподы даже сохранили естественный цвет.

Представители двух групп макробеспозвоночных – амфиподы и гастроподы – обнаружены на всех губках, хирономиды – в большинстве проб (встречаемость 71–86% в разных котловинах). Ручейники встречались на губках Южного и Северного Байкала чаще (по 57%), чем на губках Среднего Байкала (43%). В пробах из Южного Байкала часто попадались изоподы (64%), а в пробах из Среднего Байкала – пиявки (57%). Очень редко и не везде на губках отмечены турбеллярии и двусторчатые моллюски.

Средняя величина обилия всех макробеспозвоночных на 100 г губки уменьшалась по направлению с юга на север; количественно преобладали амфиподы, вклад гастропод и хирономид был ниже (рис. 3*a–c*). Наибольшее значение обилия всех макробеспозвоночных на 100 г губки зарегистрировано в южной котловине (257 экз.). В абсолютных величинах наибольшие значения числа

беспозвоночных (до 900 экз. на одной губке) отмечены в Южном и Среднем Байкале.

Хирономиды в основном были представлены мелким особями (1–2, иногда 5 мм), длина более крупных не превышала 7–8 мм. На хирономид в разных котловинах приходилось от 1 до 11% от общего обилия (рис. 3*a–c*). Прочие группы беспозвоночных попадались единичными экземплярами, а их доля в общем обилии составила лишь 1–2%. Только в северной котловине озера доля ручейников на губках была выше (рис. 3*c*). Почти все ручейники относятся к виду *Baicalina bellicosa* Martynov 1914. На двух губках у мыса Немнянка найдены мелкие двусторчатые моллюски рода *Euglesa*, причем некоторые из них были встречены в домики ручейников.

На губках, зафиксированных формалином ($n = 3$), доминировали олигохеты (рис. 3*d*), составляя 74% от общего обилия (в среднем 188 червей на 100 г губки). Олигохеты, несомненно, являются одной из основных групп, обитающих на губках, но по размерам скорее относятся к мейо-

беспозвоночным; в основном они были представлены мелкими (длина ~1–3 мм) видами из семейства Naididae. В огромных количествах отмечены представители родов *Chaetogaster* (длина ~ 0.5–1 мм, при подсчетах не учитывались) и *Nais*.

Кроме макробеспозвоночных, в пробах встречались организмы мейобентоса — остракоды, веслоногие рачки (род *Cyclops*), нематоды, гидры, тихоходки, инфузории (семейство Vorticellidae). Судя по видеоматериалам, на больных губках в массе поселяются мшанки.

Таксономический состав, распространение и количественные характеристики амфипод и гастропод

Амфиподы. На исследованных губках из разных районов Байкала нами зарегистрировано 35 видов и подвидов байкальских эндемичных амфипод и 5 таксонов родового ранга, не определенных до вида из-за отсутствия половозрелых особей или повреждений (табл. 1). Амфиподы принадлежат к 11 родам 5 семейств. Впервые на ветвистых байкальских губках зарегистрировано 20 таксонов амфипод. Число таксонов в разных котловинах озера примерно одинаково (табл. 1), но видовой состав таксоценозов и доминирующие виды разные. На одной губке встречено от 2 до 12 таксонов амфипод.

Во всех котловинах Байкала отмечены только 8 одних и тех же видов амфипод, два из них — *Brandtia parasitica sensu lato* и *Pallasea cancellus sensu lato*, представлены разными подвидами в разных частях озера (табл. 1). Немногие из зарегистрированных видов имели высокую встречаемость (до 80–100%) хотя бы в одной котловине. Таких таксонов всего пять: *B. parasitica parasitica*, *B. latissima lata* (Dybowsky 1874), *E. violaceus*, *P. cancellus gerstfeldtii* (Dybowsky 1874) и *Poekilogammarus erinaceus* Tachteew 1992 (табл. 1).

Главную роль в обилии амфипод на губках южной котловины играл облигатный симбионт байкальских губок *B. parasitica parasitica* (рис. 4). Вид встречен на всех исследованных губках, наибольшее обилие отмечено у мыса Березовый — более 800 экз. на одной губке.

В средней котловине доминировали два близких и трудноразличимых вида из рода *Poekilogammarus* — *P. erinaceus* и *P. araneolus* (Dybowsky 1874), а также *P. cancellus gerstfeldtii*, вместе составляя 84% обилия всех видов (рис. 4). Доля *B. parasitica sensu lato* в средней котловине незначительна (рис. 4). Номинативный подвид найден на одной губке в бухте Ая, а подвид *B. parasitica stenocephala* (Daneliya et Väinölä 2014) — на одной губке у Нижнего Изголовья п-ова Святой Нос.

В северной котловине доминировала *P. cancellus cancellus*, на ее долю приходится более половины от общего обилия (рис. 4). Роль симбионта *B. parasitica hanajevi* (Daneliya et Väinölä 2014) не-

значительна (рис. 4), подвид найден на одной станции (мыс Елохин) на трех губках.

Вместе на одной губке *P. cancellus* и *B. parasitica* встречались редко — всего на четырех губках в южной котловине, на одной в средней, а в северной вместе не отмечены. При совместном обнаружении, если на губках была обильна *B. parasitica*, то *P. cancellus* была представлена единично, и наоборот. У *P. cancellus* на губках отмечены взрослые особи, молодь и ювенильные рачки без шипов, недавно вышедшие из марсупиумов самок (молодь преобладала). Большое количество *P. cancellus* обнаружено как на больных, так и на здоровых губках.

При высокой частоте встречаемости во всех котловинах озера дуплогрызущего симбионта байкальских губок *E. violaceus*, его доля в общем обилии была невысокой (табл. 1, рис. 4). Вид обнаружен как на губках с выгрызенными норками (19 губок, число рачков на губке 1–18), так и на губках без них (10 губок, число рачков 1–10). На некоторых губках число норк достигало 25 штук. Норки *E. violaceus* иногда были заняты *B. parasitica*.

Некоторые виды с высокой встречаемостью — *B. latissima lata*, *Eulimnogammarus cruentus* (Dorogostaisky 1930), *Baikalogammarus pullus* (Dybowsky 1874), *Micruropus minutus* (Sowinsky 1915) (табл. 1), имели низкое обилие (от десятых долей до 1.5%, кроме *B. latissima lata* — 6% в южной котловине). Большинство видов амфипод, зарегистрированных на губках, встречались редко и единично (менее 1 экз./100 г губки).

Редчайшие находки относятся к виду *Hyalellopsis hamata* Sowinsky 1915, найденному на двух станциях у побережья о-ва Ольхон (мыс Ухан и мыс Ижимей); всего обнаружено 15 особей, из них 1 яйценосная самка и 2 самки с молодью в марсупиуме. Это первая находка вида после его описания Совинским (1915).

Между массой губок и числом всех видов амфипод выявлена достоверная положительная корреляция (рис. 5).

Коэффициент видового сходства амфипод в пробах из разных котловин Байкала примерно одинаков: между южной и средней — 0.5, между южной и северной и средней и северной — по 0.4.

Гастроподы. На губках зарегистрировано 22 вида и подвида гастропод (один подвид новый) из 11 родов 5 семейств; все они являются байкальскими эндемиками, за исключением палеаркта *Radix auricularia* (Linnaeus 1758). В южной и средней котловинах озера обнаружено по 14 видов гастропод, в северной — 8 видов (табл. 1). Число таксонов гастропод на одной губке варьировало от 1 до 10.

Число особей гастропод, встреченных на губках, было на порядок меньше, чем число особей амфипод. Максимальное число особей гастропод на одной губке и среднее обилие в пересчете на единицу массы губки уменьшались от южной

Таблица 1. Таксономический состав и встречаемость амфипод и гастропод на ветвистых байкальских губках *Lubomirskia baikalensis* в трех котловинах Байкала (по материалам 2015, 2020, 2021, 2022 гг.)

Таксоны	Котловина		
	южная	средняя	северная
Amphipoda			
Семейство Acanthogammaridae			
<i>Brandtia (Brandtia) latissima lata</i> (Dybowsky 1874)	+++++	+++	++
* <i>B. (B.) latissima polypina</i> Dorogostaisky 1930	—	—	+
<i>B. (Dorogostajskia) parasitica parasitica</i> (Dybowsky 1874)	+++++	+	—
<i>B. (D.) parasitica hanajevi</i> (Daneliya et Väinölä 2014)	—	—	++
<i>B. (D.) parasitica stenocephala</i> (Daneliya et Väinölä 2014)	—	+	—
* <i>Hyalellopsis (Hyalellopsis) hamata</i> Sowinsky 1915	—	++	—
Семейство Carinogammaridae			
* <i>Echiuropus (Asprogammarus) rhodophthalmus rhodophthalmus</i> (Dybowsky 1874)	—	—	+
* <i>E. (Echiuropus) levis</i> Bazikalova 1945	+	—	—
<i>Echiuropus</i> sp.	+	—	—
* <i>Gmelinoides fasciatus</i> (Stebbing 1899)	+	—	—
Семейство Gammaridae			
<i>Bazikalovia obsoleta</i> (Bazikalova 1945)	++	+	—
<i>Eulimnogammarus (Eulimnogammarus) cruentus</i> (Dorogostaisky 1930)	++	++	++
<i>E. (E.) grandimanus</i> Bazikalova 1945	+	—	—
<i>E. (E.) lividus lividus</i> (Dybowsky 1874)	—	—	+
* <i>E. (E.) maackii maackii</i> (Gerstfeldt 1858)	+	—	—
* <i>E. (Eurybiogammarus) aheneus aheneus</i> (Dybowsky 1874)	—	—	+
* <i>E. (E.) capreolus</i> (Dybowsky 1874)	—	+	++
* <i>E. (E.) ibex atrichus</i> Bazikalova 1945	—	—	+
<i>E. (E.) violaceus</i> (Dybowsky 1874)	+++++	+++++	+++++
<i>Eulimnogammarus (Eurybiogammarus)</i> sp.	—	+	+
* <i>E. (Philolimnogammarus) cyanellus</i> Bazikalova 1945	—	+	—
<i>E. (P.) viridis viridis</i> (Dybowsky 1874)	+	—	++
<i>Eulimnogammarus (Philolimnogammarus)</i> sp.	+	++	—
* <i>Corophiomorphus</i> sp.	+	—	—
Семейство Micrurpodidae			
<i>Baikalogammarus pullus</i> (Dybowsky 1874)	+++	+	+++
* <i>Micruropus asper</i> Bazikalova 1962	+	—	—
* <i>M. glaber glaber</i> (Dybowsky 1874)	—	+	—
* <i>M. koshowi koshowi</i> Bazikalova 1945	—	—	+
<i>M. littoralis littoralis</i> (Dybowsky 1874)	++	—	++
* <i>M. littoralis crassipes</i> Sowinsky 1915	—	++	—
<i>M. minutus</i> (Sowinsky 1915)	+++	+++	—
* <i>M. vortex vorticellus</i> Bazikalova 1945	+	—	—
Семейство Pallaseidae			
* <i>Pallasea (Babr) aff. baikali</i> Stebbing 1899	—	—	+
<i>P. (Pallasea) cancellus cancellus</i> (Pallas 1767)	+	—	+++
* <i>P. (P.) cancellus gerstfeldtii</i> (Dybowsky 1874)	—	+++++	—
* <i>P. (Pentagonurus) viridis</i> (Garjajew 1901)	—	—	+
* <i>Poekilogammarus (Onychogammarus) araneolus</i> (Dybowsky 1874)	+	+	+
<i>P. (O.) erinaceus</i> Tachteew 1992	++	+++++	+++
* <i>P. (O.) megonychus megonychus</i> Sowinsky 1915	—	—	+
<i>Poekilogammarus</i> sp.	++	—	—
Число видов и подвидов амфипод	22	18	21

Таблица 1. Окончание

Таксоны	Котловина		
	южная	средняя	северная
Gastropoda			
Семейство Acroloxiidae			
* <i>Baicalancylus</i> sp. (молодь)	–	+	–
* <i>Gerstfeldtancylus</i> (<i>Kozhoviancylus</i>) <i>benedictiae</i> Starobogatov 1989	+	–	–
* <i>Pseudancylastrum</i> (<i>Pseudancylastrum</i>) aff. <i>aculiferum</i> Starobogatov 1989 (молодь)	+	–	–
* <i>P. (P.) sibiricum</i> (Gerstfeldt 1859)	+	–	–
• <i>Pseudancylastrum</i> sp. (молодь)	+	–	–
Семейство Baicaliidae			
* <i>Baicalia dybowskiana dybowskiana</i> (Lindholm 1909)	–	–	+
* <i>B. turiformis</i> (W. Dybowski 1875)	++	–	–
•Baicaliidae (протоконхи)	+	–	–
* <i>Maackia</i> (<i>Eubaicalia</i>) <i>bythiniopsis</i> (Lindholm 1909)	++	+	–
* <i>M. (E.) herderiana</i> (Lindholm 1909)	++++	–	–
* <i>M. (E.) variesculpta</i> (Lindholm 1909)	–	+	–
* <i>Teratobaicalia</i> (<i>Trichobaicalia</i>) <i>ciliata</i> (W. Dybowski 1875)	++	++	++
Семейство Benedictiidae			
* <i>Benedictia</i> (<i>Baicalocochlea</i>) <i>baicalensis</i> (Gerstfeldt 1859)	+	+++	++
<i>Kobeltocochlea martensiana</i> (W. Dybowski 1875)	++	++	–
Семейство Lymnaeidae			
* <i>Radix auricularia</i> (Linnaeus 1758)	–	–	+
Семейство Planorbidae			
* <i>Choanomphalus amauronius</i> Bourguignat 1862	++	++	+
* <i>Ch. annuliformis</i> Kozhov 1936	–	++	–
* <i>Ch. euristomus</i> Lindholm 1909	++	++	+
* <i>Ch. euristomus</i> ssp. n.	–	+	++
* <i>Ch. gerstfeldtianus</i> Lindholm 1909	++	+	–
* <i>Ch. maacki</i> Gerstfeldt 1859	+++	–	–
• <i>Choanomphalus</i> (молодь)	–	–	+
* <i>Ch. aff. schrenki</i> W. Dybowski 1875	–	+	–
* <i>Ch. valvatoides</i> W. Dybowski 1875	–	+	–
Семейство Valvatidae			
<i>Megalovalvata</i> (<i>Megalovalvata</i>) <i>baicalensis</i> (Gerstfeldt 1859)	++++	+++++	+++++
Число видов и подвидов гастропод	14	14	8
Число проб	15	7	7

Примечания. * На губках отмечен впервые, • В общее число видов не включен.

Встречаемость, %: + – менее 20, ++ – 21–40, +++ – 41–60, ++++ – 61–80, +++++ – 81–100.

Прочерк – представитель данного таксона не встречен.

котловины к северной (рис. 4). Наибольшее обилие гастропод (32 экз./100 г губки) при доминировании одного вида – *Choanomphalus amauronius* Bourguignat 1862 (66%) – отмечено на губке, покрытой нитчатыми водорослями (южная котловина, Листвянка). Наибольшее число видов (10) при высоком обилии гастропод (20 экз./100 г губки) также отмечено в южной котловине (падь Варначка) на губке с обширным некрозом ветвей.

Пять широко распространенных в Байкале видов гастропод встречены на губках во всех котло-

винах (табл. 1). Вальваты *M. baicalensis* имели наибольшую частоту встречаемости (80–100%) во всех котловинах озера (рис. 4). Доля вальват в обилии гастропод в южной котловине составила 33% (до 9 экз. на 100 г губки), в средней и северной котловинах *M. baicalensis* была абсолютным доминантом среди гастропод, однако число особей на 100 г губки не превышало 4 экз. (рис. 4).

Второе место по встречаемости в южной котловине занимали два вида – *Maackia herderiana* (Lindholm 1909) и *Ch. maacki* Gerstfeldt 1859 (табл. 1),

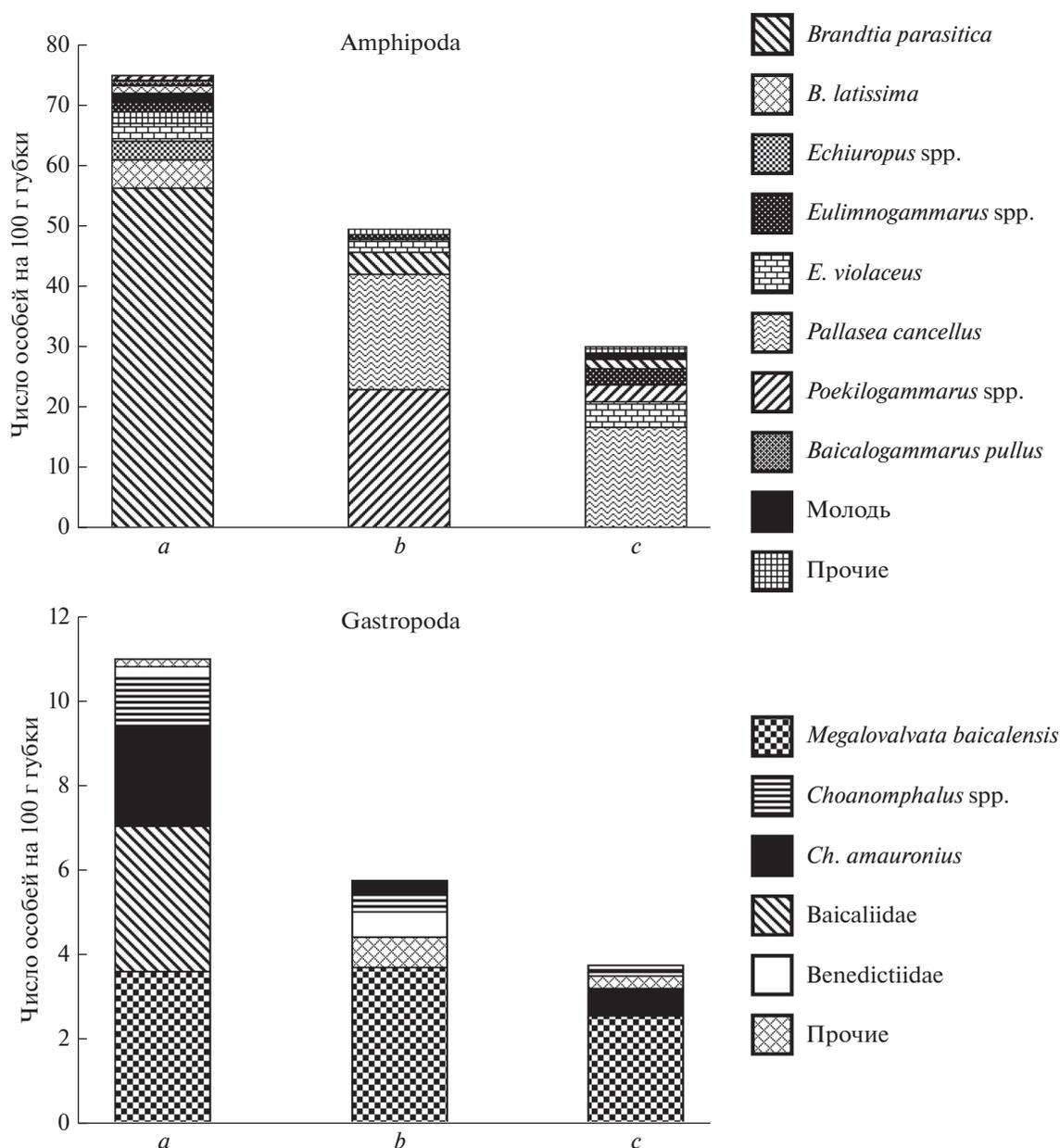


Рис. 4. Таксономическая структура и обилие амфипод и гастропод на губках: *a* – южная котловина, *b* – средняя котловина, *c* – северная котловина.

а по обилию – *Ch. amauronius* и *M. herderiana* (рис. 4). Максимальное число особей *Ch. amauronius* достигало 21 экз., а *M. herderiana* – 13 экз. на 100 г губки (рис. 4). Средние значения обилия других видов гастропод не превышали 1 экз./100 г губки. Половина таксонов гастропод обнаружена на губках одноразово единичными экземплярами. Не идентифицированная до вида молодь улиток составила небольшую долю (0.5–1% от общего числа).

Достоверно значимая корреляция между массой губок и обилием на них гастропод не выявлена (рис. 5).

Коэффициент видового сходства гастропод между южной и средней котловинами озера выше (0.67), чем между южной и северной, а также между средней и северной котловинами (по 0.45).

ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенные исследования выявили видовое богатство, разнообразие экологических групп (образа жизни) и количественное обилие амфипод и гастропод, ассоциированных с байкальскими ветвистыми губками с разными признаками заболеваний. На ветвистых губках в разных районах

трех котловин Байкала впервые зарегистрированы 20 таксонов амфипод и 21 таксон гастропод (табл. 1). Одиннадцать из зарегистрированных ранее 24 видов и подвидов амфипод, обнаруженных на здоровых губках (Kamaltynov et al., 1993; Weinberg et al., 2004), не встречены на больных ветвистых губках в период наших исследований. Эти найденные амфиподы относятся главным образом к редким и малочисленным видам. По всем имеющимся к настоящему времени данным список ассоциированных с ветвистыми губками амфипод включает 51 таксон (46 без учета определенных до рода).

Видовой состав гастропод, ассоциированных с губками, изучен практически впервые (табл. 1). Отмеченное таксономическое богатство гастропод, ассоциированных с большими губками, свидетельствует об активном освоении ими нового биотопа по всему Байкалу. Выявленное на видео- и фотоматериалах неравномерное распределение гастропод на подошве и ветвях губок свидетельствует об «ярусности» распределения. Некоторые виды гастропод, например, представители рода *Choanomphalus*, на ветвях губок не встречены.

Большинство амфипод и гастропод, отмеченных на губках, широко распространено в литоральной зоне по всему озеру, видов с ограниченным ареалом мало. Среди амфипод преобладают литофилы (большинство *Eulimnogammarus*, *B. latissima*, некоторые *Micruropus*), есть обитатели песчаных и заиленных грунтов (*Micruropus*, *Echiuropus*), а также виды, обитающие среди водорослей и зарослей высшей растительности (*Pallasea*, *B. pullus*). В специализированную группу спонгиофилов входят четыре вида, о которых будет сказано ниже. Многие виды амфипод, обитающие на губках, очень подвижны и легко мигрируют с одного биотопа на другой (Механикова, 2017). Большинство видов гастропод, отмеченных на губках, в озере Байкал населяют каменисто-валунные и скальные грунты литорали. Лишь *Choanomphalus schrencki* W. Dybowski 1875 (на губках найдены сходные с ним особи моллюсков) является обычным обитателем песчаных грунтов, *Baicalia dybowskiana* (Lindholm 1909), *Ch. valvatooides* W. Dybowski 1875, *B. baicalensis* и *R. auricularia* обитают на смешанных каменисто-песчаных грунтах, представители двух последних видов часто встречаются на водной растительности. Один вид — *Gerstfeldtiancyclus benedictiae* Starobogatov 1989 — населяет главным образом поверхность раковины улиток рода *Benedictia*.

Население байкальских ветвистых губок формируется из специализированных облигатных видов-спонгиофилов (видов-консортов) и не облигатных видов, населяющих окружающее дно. К истинным консортам Камалтынов (Kamaltynov et al., 1993) относит организмы, живущие исключительно на виде-эдификаторе, гибель которого влечет за собой гибель консортов, а виды, встречающиеся на губке время от времени, по его мне-

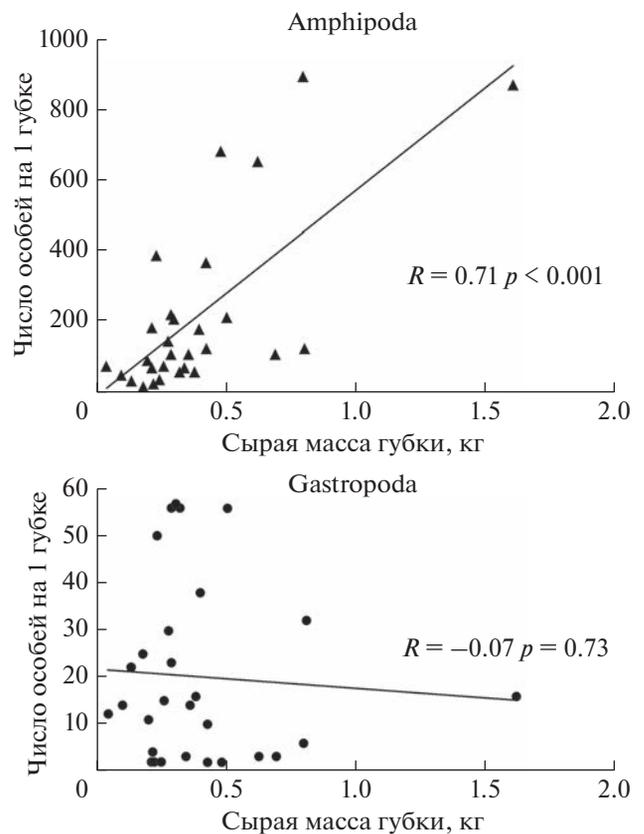


Рис. 5. Связь между числом амфипод и гастропод и массой губок *Lubomirskia baicalensis*.

нию, не следует считать консортами. Так, по его наблюдениям, для *P. erinaceus* губка служит лишь временным местообитанием и только на ювенильной стадии (Kamaltynov et al., 1993). В наших материалах нектобентонты *P. erinaceus* и *P. araneolus*, доминирующие на губках в средней котловине озера, были представлены разноразмерными особями, в том числе яйценосными самками. Поэтому к консортам ветвистых губок мы относим четыре вида амфипод — эпибионта *B. parasitica* sensu lato, дуплогрызущего симбионта *E. violaceus* и нектобентонтов *P. erinaceus* и *P. araneolus* (Базикалова, 1945; Kamaltynov et al., 1993; Takhteev, 1995; Тахтеев, 2000; Daneliya, Väinölä, 2014). Среди гастропод, зарегистрированных на губках, истинных видов-консортов не обнаружено. Ни один из видов гастропод не является облигатным симбионтом губок, все они обитают главным образом на каменистых грунтах литорали Байкала и используют губку как дополнительное местообитание (Кожов, 1936; Ситникова и др., 2010).

Хотя у перечисленных выше видов-консортов амфипод весь жизненный цикл связан с губкой, перечень субстратов, на которых они встречаются, гораздо шире. Так, *B. parasitica* sensu lato часто встречалась на затопленной древесине и (при драгировках) на песчаном грунте. Подвид *B. para-*

sitica stenocephala отмечен не только на живых, но и на мертвых губках, отловлен на илистом дне при отборе проб драгой на большой глубине (190–210 м), а также встречен на затопленной древесине (Kamaltynov et al., 1993; Камалтынов, 2001; Daneliya, Väinölä, 2014). Расселение рачков происходит во время горизонтальных миграций — осенью часть популяции *B. parasitica* перемещается на большие глубины; мигрирующие особи отмечались на гальке, гравии, щебне, песке и других типах грунта (Камалтынов, 2001).

E. violaceus живет в норках, которые выгрызает в губках мощными мандибулами. Он также совершает горизонтальные миграции и вне губок отмечался на щебне, песке, обломках камней (Dybowsky, 1874; Совинский, 1915; Базикалова, 1945; Kamaltynov et al., 1993; Камалтынов, 2001). На больных губках в большинстве случаев амфипод было больше, чем норок, но встречались и губки с норками, где не было амфипод, что также указывает на миграционную активность *E. violaceus*. Губкам *E. violaceus* не наносит большого вреда — немногочисленные и неглубокие норки вряд ли могут влиять на структуру и прочность ветвей. Вероятно, *E. violaceus* поддерживает “гнездо” в порядке, вычищая его поверхность и, возможно, покидает губку, когда норки становятся непригодными для обитания после зарастания водорослями, в том числе после заболевания губки.

К консортам губок также относятся два близких вида — *P. erinaceus* и *P. araneolus*, из группы нектобентических амфипод. Среди нектобентонтов рода *Poekilogammarus* лишь немногие тесно связаны с субстратом — *P. araneolus* отмечен только на камнях с губками, а *P. erinaceus* отмечен, кроме того, на разных типах каменистых и илисто-песчаных грунтов (Dybowsky, 1874; Takhteev, 1995; Тахтеев, 2000, 2000a). Вокруг кустов губок *P. erinaceus* образовывал плотные скопления (Тахтеев, 1992; Камалтынов, 2001). Несмотря на большую подвижность и способность избегать орудий лова, частота встречаемости и обилие этих видов были высокими в средней части озера.

Из большого числа не облигатных видов амфипод некоторые имели высокую частоту встречаемости и значительное обилие (табл. 1, рис. 4). Фитофил *P. cancellus* sensu lato не только широко распространен на губках в средней и северной частях озера, но и вытеснил там облигатного симбионта байкальских губок *B. parasitica* (рис. 4). Летом *P. cancellus* обитает в основном на растениях, в начале зимы после их отмирания мигрирует на каменистые грунты с водорослевыми обрастаниями, а зимой — на нижнюю поверхность льда с водорослями (Камалтынов, 2001; Бондаренко и др., 2009). Множество взрослых особей *P. cancellus* на ветвистых губках наблюдали водолазы — в “докризисный” период В.И. Черных (мыс Ижидей, озерная котловина), в современный период И.В. Ханаев (разные районы). Несмотря на значительные морфологические различия между

B. parasitica и *P. cancellus*, оба вида прекрасно приспособлены к обитанию на губке благодаря вооружению тела и цепким конечностям. У *B. parasitica* дорсальные кили и латеральные выросты несут многочисленные шипы, у *P. cancellus* вооружение состоит из килей и зубцов, особенно мощных и на концах загнутых крючком на 5-м сегменте мезосомы. Не удивительно, что *P. cancellus* — крупный (в наших пробах длина до 50 мм), очень подвижный и неприхотливый вид — стал конкурентом для мелких (10–12 мм) и малоподвижных рачков.

В отличие от обилия байкальских амфипод, обилие брюхоногих моллюсков не коррелировало с массой губок (рис. 5). Для морских губок также показаны как наличие, так и отсутствие корреляции между объемом губок и обилием на них беспозвоночных (Chin et al., 2020). Различия между таксономическим богатством амфипод и брюхоногих моллюсков, найденных на губках в разных котловинах озера, отчасти можно объяснить разным объемом выборки.

Несмотря на постоянную встречаемость *M. bicalensis* на каменистых и скальных грунтах литорали южной и средней котловин озера, эти вальваты значительно уступали другим гастроподам в обилии (Кожов, 1936; Ситникова и др., 2010; Максимова и др., 2012). На губках же, как на здоровых (Kamaltynov et al., 1999), так и на больных, в настоящее время они преобладали (рис. 4). Совместно с *K. martensiana* и *T. ciliata* вальваты также населяют корковые губки, но для откладки яиц эти и другие виды гастропод используют свободные от губок пространства, лишь иногда прикрепляя яйцевые массы у края подошвы губок (Ситникова, собственные наблюдения). Этот факт позволяет предположить, что гастроподы, в том числе и вальваты, являются временными обитателями губок. Вероятно, основная причина, по которой гастроподы посещают больные губки, это обилие на них разнообразной пищи.

По способу добывания пищи среди амфипод, встреченных на губках, преобладали собиратели и соскребатели (виды родов *Brandtia*, *Eulimnogammarus*, *Pallasea*, *Micruropus*, *Gmelinoides* и др.). Судя по составу питания амфипод, на ветвистых губках успешно сосуществуют всеядные бентофаги, планктофаги, хищники, некоторым видам свойственна некрофагия (Гаврилов, 1950; Mogino et al., 2000; Механикова, 2001, 2002; Mekhanikova, 2010; Механикова, Воробьева, 2017). Паразиты-спонгиофаги, питающиеся тканями губки, не выявлены.

У амфипод питание губками требует существенной модификации ротового аппарата, в первую очередь мандибул, пригодных для разгрызания твердой пищи (Oshel, Steele, 1985; Coleman, 1989). Из 496 видов ракообразных (из них 53 вида амфипод), ассоциированных с антарктическими губками, было известно не более 25 видов, питающихся губками (Arndt, 1933). Ни у од-

ного из байкальских видов амфипод, найденных на губках, не отмечено специализации ротового аппарата для питания губкой (Mekhanikova, 2010). Модификация мандибулы может быть также обусловлена специализированным местообитанием (Watling, 1993). У *E. violaceus*, выгрызающего норки в губках с кремниевым скелетом, мандибулы базового типа имеют ряд модификаций. Это прочные “коронки” на режущих частях мандибулы (а не только по краям зубцов, как у полифагов), режущие части направлены вниз и немного вперед относительно верхнего края головы, а также некоторые другие адаптации (Mekhanikova, 2010).

Результаты исследования состава питания *E. violaceus* противоречивы. По данным Гаврилова (1950), у всех вскрытых им особей кишечника оказались пустыми (объем материала, к сожалению, не указан). Морино с соавторами (Morino et al., 2000) находили в кишечниках *E. violaceus* (не более 5 рачков) фрагменты губки со спаянными спикулами. Одним из авторов данной статьи было вскрыто 34 кишечника *E. violaceus*, и только два из них были заполнены кусочками губки, у 11 фрагменты губок встречались единично, а большинство просмотренных кишечника были пустыми (Mekhanikova, 2010). По микроэлементному составу амфипода *E. violaceus* и гастропода *M. baicalensis* выделяются среди других исследованных литоральных видов из этих групп беспозвоночных высокой концентрацией меди, цинка, железа, марганца, кадмия, что свидетельствует об их тесной связи с губкой, в составе которой также много меди и цинка. Компонентами пищи указанных видов амфипод и гастропод могли быть симбиотические водоросли, клетки губки, простейшие, грибы и бактерии, не оставляющие следов в кишечнике (Куликова и др., 2007, 2017).

В пищевом комке гастропод, которые населяют каменистую литораль озера и характеризуются различными пищевыми стратегиями, отмечены разнообразные объекты питания от простейших до планктонных и бентосных диатомовых, а также растительный и животный детрит и пыльца хвойных (Röpstorff et al., 2003; Ситникова, Репсторф, 2004; Sitnikova et al., 2012). Как и на каменистых грунтах литорали, на губках обнаружены соскребатели (Benedictiidae, Acroloxidae и Planorbidae) и фильтраторы (Valvatidae и Baicaliidae). Способ фильтрации у гастропод из этих семейств различный. Представители первого семейства собирают пищу с субстрата по способу “пылесоса”, позволяющего захватывать большой спектр пищевых частиц, в том числе “губочный” детрит. Представители второго семейства улавливают пищевые частицы, пропускаемые с током воды через мантийную полость, где они обволакиваются слизью. Фильтраторы составили более 60% обилия всех гастропод, ассоциированных с губками.

Ранее было выяснено, что пищевой комок фильтратора *M. baicalensis*, обитающего на губках,

включал главным образом спикулы губок, а также планктонные и бентосные диатомовые водоросли, обрывки макрофитов и песчинки (Röpstorff et al., 2003; Ситникова, Репсторф, 2004). Пищевой комок *M. baicalensis* на скальных стенках каньона Жилище на 40% состоял из спикул губок. После гибели и разрушения губок их фрагменты и спикулы, благодаря течениям, прибою, в результате двигательной активности беспозвоночных и рыб, попадают в толщу воды и включаются в состав sestona. Судя по соотношению стабильных изотопов азота и углерода, вальваты усваивают растительный и животный детрит (Sitnikova et al., 2012).

На каменистой литорали Байкала население губок было менее разнообразно, чем население окружающего субстрата (Kamaltynov et al., 1993; Kravtsova et al., 2004), а плотность поселения и амфипод, и гастропод достигала нескольких тысяч экземпляров на 1 м² (Kravtsova et al., 2004; Максимова и др., 2012; и др.). По приведенным выше данным для этих групп, обитающих на губках (рис. 4, 5), может показаться, что население губок беднее не только по видовому составу, но и количественно. Однако даже у небольшой ветвистой губки (высотой 30 см) с шестью ветвями (диаметром около 2 см) площадь поверхности составляет примерно 0.1 м², поэтому при пересчете обилия беспозвоночных на квадратный метр поверхности губки окажется, что плотность поселения не ниже, чем на каменистых грунтах литорали.

По сравнению с “докризисным” периодом нами не выявлено уменьшения количественных показателей массовых видов макробеспозвоночных на больших губках. Хотя количественные данные для сравнения наших материалов с более ранними данными немногочисленны и касаются в основном лишь некоторых массовых видов (Kamaltynov et al., 1993), изучение архивных фото- и видеоматериалов это подтверждает. При пересчете данных из графиков (Kamaltynov et al., 1993) на 100 г сырой массы губки получены следующие средние значения: по всем губкам — *B. parasitica* 34 экз., *E. violaceus* 2 экз.; на крупных губках (2.5–3 кг) — *B. parasitica* 63–76 экз., *E. violaceus* 1 экз., *M. baicalensis* 3 экз.. По нашим данным, полученным также для южной котловины, средние значения на 100 г губки составили у *B. parasitica* 40 экз., *E. violaceus* 3.5 экз., *M. baicalensis* 5 экз. Максимальные значения обилия для упомянутых выше и некоторых других видов в большинстве случаев тоже сопоставимы.

Из-за сидячего прикрепленного образа жизни губки, как и кораллы, более уязвимы к колебаниям факторов среды обитания и инфекциям, чем подвижные организмы. Стрессовые факторы окружающей среды, чрезмерный вылов, патогенные организмы, хищничество и напряженные конкурентные отношения, загрязнители с побережья, сведение лесов в прибрежной зоне, а так-

же комплекс нескольких факторов могут быть причинами заболеваний и гибели губок. Часто эпидемии губок приводили к их массовой гибели, и в середине 20 века индустрия, связанная с губками, оказалась на грани исчезновения (Castritsi-Catharios et al., 2005; Webster, 2007; Luter et al., 2010). В Карибском бассейне в 1938 г. эпидемия поразила до 70–95% туалетных губок и только через 10 лет их численность стала восстанавливаться. В Лигурийском море в 1987 г. погибло более 60% коммерческих губок. Массовая гибель губок наблюдалась в Средиземном море, в Папуа – Новая Гвинея, на Большом Барьерном рифе и других морских водоемах (Gaino et al., 1992; Smith et al., 1996; Pronzato, 1999; Cerrano et al., 2001; Cervino et al., 2006; Webster, 2007).

Губки также обладают высокой способностью к регенерации, восстановление популяций губок включает в себя комплекс процессов регенерации и пополнения (Pronzato, 1999; Wulff, 2013). Многие виды губок могут противостоять инвазиям патогенных организмов, продуцируя различные биоактивные соединения с антибактериальными, противовирусными и другими свойствами. Также губки способны изолировать поврежденные ткани от здоровой части губки, создавая тканевые барьеры (Rützler, 1988; Blunt et al., 2005; Webster, 2007). Для восстановления популяций коммерческих губок в Карибском бассейне, Средиземном море, на Филиппинах и островах Микронезии успешно использовались так называемые губочные “фермы” (Pronzato, 1999; Webster, 2007). При массовой смертности коммерческих губок на мелководье в Средиземном море было рекомендовано их сохранение в более глубоких водах, где они могли бы служить родильными домами (“brodstock”) (Castritsi-Catharios et al., 2005). Процесс регенерации пораженных участков и быстрый рост недавно были описаны для байкальских форм губок (Maikova et al., 2020).

Однако губки – это очень медленно растущие животные, и при их полной или даже частичной гибели на восстановление популяции потребуются многие годы. Исследования по изучению времени восстановления нарушенных в значительной степени морских сообществ, к которым относятся такие крупные долгорастущие виды, как губки и кораллы, показывают, что этот процесс может растянуться на десятилетия и даже на сотни лет (Воздействие тралового промысла ..., 2013). Существуют также примеры быстрой сукцессии, занимающей годы, что было отмечено у стеклянных губок (Fillinger et al., 2013). В Баренцевом море расчетное время на восстановление массовых поселений губок оценивалось минимум в 16 лет (Воздействие тралового промысла ..., 2013; Любин, 2013).

По многолетним наблюдениям у байкальских ветвистых губок на месте обломанных омертвевших кончиков ветвей через некоторое время отрастали живые ветви (Ханаев, в печати). В усло-

виях эксперимента, проведенного в естественных условиях, у массово пасынкованных особей ветвистой губки *L. baikalensis* заживление происходило в течение 2–6 месяцев. В местах обреза в течение года наблюдалась регенерация тканей с восстановлением точки роста, с максимальными приростами отдельных ветвей до 3 см за год (Ханаев и др., в печати). Этот же процесс неоднократно наблюдали на примере реперных особей больных губок на стационарных площадках в разных районах озера (Maikova et al., 2020).

Наиболее наглядным примером эффективности создания губочных “ферм” на Байкале может служить проложенный летом 2005 г. по дну озера кабельный переход ЛЭП 35 кВ в проливе Ольхонские ворота (Малое Море). Укладка кабельных цепей на дно пролива проводилась в пластиковых трубах ПЭ 100. Начиная с 2006 г., сначала ежегодно, потом раз в два года на объекте проводятся режимные обследования. В условиях преобладания в проливе песчаных грунтов и сложившихся благоприятных гидрологических факторов, в том числе придонных течений, полиэтиленовая труба и бетонные конструкции явились оптимальным субстратом для поселения байкальских губок. Так, начиная с 2008–2009 гг., при проведении очередных визуальных вололазных осмотров на кабельном переходе стали появляться десятки, а потом и сотни молодых губок. К настоящему времени (август 2022 г.) на конструкциях кабельного перехода имеются участки, сплошь покрытые корковыми губками, а на бетонных и металлических частях встречаются и ветвистые губки. Отдельные разрастания корковых губок достигали 0.4 м в диаметре, что свидетельствует о достаточной высокой скорости прироста – до 2 см в год.

Для сохранения байкальских ветвистых губок были предложены такие меры, как контроль над состоянием среды обитания, особенно в местах антропогенного влияния, и использование неdestructивных методов сбора материала во время исследовательских работ (Timoshkin et al., 2016; Букшук, 2020). По нашему мнению, для восстановления популяций ветвистых губок наиболее перспективным может оказаться создание губочных “ферм” в районах озера с преимущественно здоровыми губками. Наблюдения за ростом и состоянием губок на искусственных субстратах при помощи видео- и фотосъемки помогут определить время, когда губок можно будет переместить в другие районы Байкала. Так как скорость роста байкальских ветвистых губок очень низкая и в среднем составляет 1 см в год (Гомбрайх, 1988), то этот процесс может занять многие годы.

БЛАГОДАРНОСТИ

За предоставленные пробы губок с мыса Березовый благодарим О.А. Тимошкина и сотрудников Лаборатории биологии водных беспозвоночных, за оформление рисунков – А.А. Широкову.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках бюджетных тем Лимнологического института СО РАН № 0279-2021-0007 и № 0279-2021-0005.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Базикалова А.Я., 1945. Амфиподы озера Байкала // Труды Байкальской лимнологической станции. Т. 11. 440 с.
- Бондаренко Н.А., Оболкина Л.А., Мельник Н.Г., Механикова И.В., Глызина О.Ю. и др., 2009. Кробиология озера Байкал: современное состояние изученности вопроса и основные направления исследований // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Т. 2. Книга 1. Новосибирск: Наука. С. 912–927.
- Бормотов А.Е., 2011. Что случилось с байкальскими губками? // Наука из первых рук. Т. 41. № 5. С. 20–23.
- Букишук Н.А., 2020. Губки // Красная книга Иркутской области. Улан-Удэ: Изд-во ПАО “Республиканская типография”. С. 327–330.
- Вейнберг Е.В., 2005. Спонгиофауна плиоцен-четвертичных отложений Байкала. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Санкт-Петербург: Зоол. ин-т АН СССР. 22 с.
- Воздействие тралового промысла на донные экосистемы Баренцева моря и возможности снижения уровня негативных последствий, 2013. Мурманск. WWF. 55 с.
- Гаврилов Г.Б., 1950. Макрофауна прибрежной платформы Южного Байкала в районе Лиственичного. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: Зоол. ин-т АН СССР. 4 с.
- Гомбрайх В.А., 1988. Новые данные о *Lubomirskia baikalensis* Dyb. из озера Байкал // Новое в изучении флоры и фауны Байкала и его бассейна. Иркутск. С. 70–76.
- Грачев М.А., Синюкович В.Н., Макаров М.М., Дзюба Е.В., Тимошкин О.А. и др., 2015. Выступление на бюро Совета по науке РАН и ФАНО. Москва, 15 апреля 2015 г. Иркутск: Репроцентр А1. 44 с.
- Деникина Н.Н., Дзюба Е.В., Белькова Н.Л., Ханаев И.В., Феранчук С.И., 2016. Первый случай заболевания губки *Lubomirskia baikalensis*: исследование микробиома // Известия РАН. Серия биологическая. № 3. С. 315–322.
- Ефремова С.М., 2001. Губки // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Новосибирск: Наука. Т. 1. Книга 1. С. 177–190.
- Камалтынов Р.М., 2001. Амфиподы (Amphipoda: Gammaroidea) // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Т. 1. Книга 1. С. 573–831.
- Кожов М.М., 1931. К познанию фауны Байкала, ее распределения и условий обитания // Известия Биолого-географического научно-исследовательского института при Государственном Иркутском университете. Т. 5. № 1. 171 с.
- Кожов М.М., 1936. Моллюски озера Байкал. Систематика, распределение, экология, некоторые данные по генезису и истории // Труды Байкальской Лимнологической станции. Т. 8. 350 с.
- Куликова Н.Н., Максимова Н.В., Сутурин А.Н., Парадина Л.Ф., Ситникова Т.Я. и др., 2007. Биогеохимическая характеристика доминирующих моллюсков каменистой литорали Южного Байкала // Геохимия. № 5. С. 535–546.
- Куликова Н.Н., Механикова И.В., Чебыкин Е.П., Воднева Е.В., Тимошкин О.А., Сутурин А.Н., 2017. Химический элементный состав и концентрационная функция амфипод литоральной зоны оз. Байкал // Водные ресурсы. Т. 44. № 3. С. 366–380.
- Любарский Е.Л., 1974. Об оценке проективного покрытия компонентов травостоя // Экология. № 1. С. 98–99.
- Любин П.А., 2013. Устойчивое использование биоресурсов морей России: проблемы и перспективы // Презентация в ходе работы круглого стола, организованного Всемирным фондом дикой природы России при поддержке Ассоциации “РПХ Карат” 27–28 мая 2013 г. в г. Мурманске.
- Майкова О.О., Букишук Н.А., Кравцова Л.С., Онищук Н.А., Сакирко М.В. и др., 2023. Спонгиофауна озера Байкал в системе мониторинга за шесть лет наблюдений // Сибирский экологический журнал. Т. 1. С. 11–24.
- Максимова Н.В., Мельникова Е.Н., Широкая А.А., Ситникова Т.Я., Тимошкин О.А., 2012. Сезонное и межгодовое распределение брюхоногих моллюсков в трех гидродинамических зонах каменистой литорали озера Байкал // Ruthenica. Т. 22. № 1. С. 1–14.
- Механикова И.В., 2001. Состав и сезонная динамика питания *Brandtia parasitica* (Dyb.) из озера Байкал // Исследования фауны водоемов Восточной Сибири. Иркутск: Иркутский гос. университет. С. 62–70.
- Механикова И.В., 2002. Сравнительное изучение питания двух видов рода *Pallasea* (Crustacea, Amphipoda) из озера Байкал // Экологические, физиологические и паразитологические исследования пресноводных амфипод. Иркутск: Иркутский гос. ун-т. С. 5–17.
- Механикова И.В., 2017. Амфиподы (Crustacea, Amphipoda) каменистой литорали Южного Байкала в районе мыса Березовый // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отд. биол. Т. 122. № 3. С. 28–37.
- Механикова И.В., Воробьева С.С., 2017. О питании симбиотических амфипод *Brandtia parasitica parasitica* (Crustacea, Amphipoda) на больных байкальских губках семейства *Lubomirskiidae* в Южном Байкале // Зоологический журнал. Т. 97. № 2. С. 131–135.
- Песенко Ю.А., 1982. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука. 287 с.
- Ситникова Т.Я., Ренсторф П., 2004. Эти моллюски живут только в Байкале // Наука из первых рук. № 1. С. 84–99.
- Ситникова Т.Я., Старобогатов Я.И., Широкая А.А., Шибанова И.В., Коробкова Н.В., Адов Ф.В., 2004. Брюхоногие моллюски (Gastropoda) // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосбор-

- ного бассейна. Новосибирск: Наука. Т. 1. Книга 2. С. 937–1002.
- Ситникова Т.Я., Широкая А.А., Максимова Н.В., Ханаев И.В., Слугина З.В., Тимошкин О.А., 2010. Распределение брюхоногих моллюсков в каменистой литорали озера Байкал // Гидробиологический журнал. Т. 46. № 1. С. 3–20.
- Совинский В.К., 1915. Amphipoda оз. Байкал // Зоологические исследования Байкала. Т. 9. Вып. 1. Киев: Императорский университет Св. Владимира. 381 с.
- Тахтеев В.В., 1992. *Poekilogammarus erinaceus* sp. n. – новый вид байкальских бокоплавов (Amphipoda, Gammaridae) // Зоологический журнал. Т. 71. № 2. С. 150–153.
- Тахтеев В.В., 2000. Очерки о бокоплавах озера Байкал: систематика, сравнительная экология, эволюция. Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та. 355 с.
- Тахтеев В.В., 2000а. Дополнение к ревизии рода *Poekilogammarus* Stebbing, 1899 (Crustacea, Amphipoda, Gammaridea) из озера Байкал // Зоологический журнал. Т. 79. № 6. С. 649–661.
- Ханаев И.В., 2016. Пространственно-временной аспект распространения различных форм заболевания байкальских губок на мелководьях озера Байкал // Вестник научных конференций. № 12. С. 36.
- Ханаев И.В., Дзюба Е.В., Белькова Н.Л., Феранчук С.И., Макаров М.М. и др., 2017. Развитие эпизоотии байкальских губок родов *Lubomirskia* и *Baikalospongia*. Карта № 218 // Экологический атлас Байкальского региона. Изд-во Института географии им. В.Б. Соचाва СО РАН. 5 с. <http://atlas.isc.irk.ru>. ISBN: 978-5-94797-314-3.
- Arndt W., 1933. Die biologischen Beziehungen zwischen Schwämmen und Krebsen // Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin. B. 19. S. 221–325.
- Belikov S., Belkova N., Butina T., Chernogor L., Martynova-Van Kley A. et al., 2019. Diversity and shifts of the bacterial community associated with Baikal sponge mass mortalities // PLoS ONE. V. 14. № 3.
- Blunt J.W., Copp B.R., Munro M.H.G., Northcote P.T., Pringle M.R., 2005. Marine natural products // Natural Product Reports. V. 22. P. 15–61.
- Castritsi-Catharios J., Miliou H., Pantelis J., 2005. Experimental sponge fishery in Egypt during recovery from sponge disease // Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems. V. 15. P. 109–116.
- Cerrano C., Magnino G., Sarà A., Bavestrello G., Gaino E., 2001. Necrosis in a population of *Petrosia ficiformis* (Porifera, Demospongiae) in relation with environmental stress // Italian Journal of Zoology. V. 68. № 2. P. 131–136.
- Cervino J.M., Winiarski-Cervino K., Polson S.W., Goreau Th., Smith G.W., 2006. Identification of bacteria associated with a disease affecting the marine sponge *Ianthella basta* in New Britain, Papua New Guinea // Marine Ecology Progress Series. V. 324. P. 139–150.
- Chin Y.Y., Prince J., Kendrick G., Wahab M.A.A., 2020. Sponges in shallow tropical and temperate reefs are important habitats for marine invertebrate biodiversity // Marine Biology. V. 167. № 11. [164].
- Coleman C.O., 1989. On the nutrition of the two Antarctic Acanthonotozomatidae (Crustacea: Amphipoda). Gut contents and functional morphology of mouthparts // Polar Biology. V. 9. P. 287–294.
- Daneliya M.E., Väinölä R., 2014. Five subspecies of the *Dorogostaiskia parasitica* complex (Dybowsky) (Crustacea: Amphipoda: Acanthogammaridae), epibionts of sponges in Lake Baikal // Hydrobiologia. V. 739. P. 95–117.
- Dybowsky B.N., 1874. Beiträge zur näheren Kenntnis der in dem Baikal-See vorkommenden niederen Krebse aus der Gruppe der Gammariden / Herausgegeben von der Russ. Entomol. Gesellsch. zu St. Petersburg. – St. Petersburg: Buchdr. Von W. Besobrasoff und Comp. 190 s.
- Fillinger L., Janussen D., Lundälv T., Richter C., 2013. Rapid glass sponge expansion after climate-induced Antarctic ice shelf collapse // Current Biology. V. 23. № 14. P. 1330–1334.
- Gaino E., Pronzato R., Corriero G., 1992. Mortality of commercial sponges: incidence in two Mediterranean areas // Bollettino di Zoologia, Pubblicato dall'Unione Zoologica Italiana. V. 59. P. 79–85.
- Kamaltynov R.M., Chernykh V.I., Slugina Z.V., Karabanov E.B., 1993. The consortium of the sponge *Lubomirskia baikalensis* in Lake Baikal, East Siberia // Hydrobiologia. V. 271. P. 179–189.
- Khanaev I.V., Kravtsova L.S., Maikova O.O., Bukshuk N.A., Sakirko M.V. et al., 2018. Current state of the sponge fauna (Porifera: Lubomirskiidae) of Lake Baikal: Sponge disease and the problem of conservation of diversity // Journal of Great Lakes Research. V. 44. P. 77–85.
- Kravtsova L.S., Kamaltynov R.M., Karabanov E.B., Mekhanikova I.V., Sitnikova T.Ya. et al., 2004. Macrozoobenthic communities of underwater landscapes in the shallow-water zone of southern Lake Baikal // Hydrobiologia. V. 522. P. 193–205.
- Kulakova N.V., Sakirko M.V., Adelsin R.V., Khanaev I.V., Nebesnykh I.A., Pérez T., 2018. Brown rot syndrome and changes in the bacterial community of the Baikal sponge *Lubomirskia baikalensis* // Microbial Ecology. V. 75. № 4. P. 1024–1034.
- Luter H.M., Whalan S., Webster N.S., 2010. Exploring the role of microorganisms in the disease-like syndrome affecting the sponge *Ianthella basta* // Applied and Environmental Microbiology. V. 76. № 17. P. 5736–5744.
- Maikova O.O., Kravtsova L.S., Khanaev I.V., 2020. Baikal endemic sponges in the system of ecological monitoring // Limnology and Freshwater Biology. № 1. P. 364–367.
- Maikova O., Bukshuk N., Kravtsova L., Nebesnykh I., Yakhnenko A., et al., 2021. Baikal endemic sponge disease and anthropogenic factor // IOP Conference Series: Earth and Environmental Science. V. 937. № 2. P. 1–12.
- Mekhanikova I.V., 2010. Morphology of mandible and lateral plates in six endemic amphipods (Amphipoda, Gammaridea) from Lake Baikal, in relation to feeding // Crustaceana. V. 83. № 7. P. 865–887.
- Morino H., Kamaltynov R.M., Nakai K., Mashiko K., 2000. Phenetic analysis, trophic specialization and habitat partitioning in the Baikal amphipod genus *Eulimnogammarus* (Crustacea) // Advances in Ecological Research. V. 31. Ancient Lakes: biodiversity, ecology and evolution. London: Academic Press. P. 355–376.

- Oshel P.E., Steele D.H., 1985. Amphipod *Paramphithoe hystrix*: a micropredator on the *Haliclona ventilabrum* // Marine Ecology Progress Series. V. 23. P. 307–309.
- Pile A.J., Patterson M.R., Savarese M., Chernykh V.I., Filalkov V.A., 1997. Trophic effects of sponge feeding within Lake Baikal's littoral zone. 2. Sponge abundance, diet, feeding efficiency, and carbon flux // Limnology and Oceanography. V. 42. P. 178–184.
- Pronzato R., 1999. Sponge-fishing, disease and farming in the Mediterranean Sea // Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems. V. 9. P. 485–493.
- Röpstorf P., Sitnikova T.Ya., Timoshkin O.A., Pomazkina G.V., 2003. Observation on stomach contents, food uptake and feeding strategies of endemic Baikalian Gastropods // Berliner Palaobiologische Abhandlungen. V. 4. P. 151–156.
- Rützler K., 1988. Mangrove sponge disease induced by cyanobacterial symbionts: failure of a primitive immune system? // Diseases of Aquatic Organisms. V. 5. P. 143–149.
- Sitnikova T., Kiyashko S., Maximova N., Pomazkina G., Röpstorf P. et al., 2012. Resource partitioning in endemic species of Baikal gastropods indicated by gut contents, stable isotopes and radular morphology // Hydrobiologia. V. 682. № 1. P. 75–90.
- Smith G.W., Ives L.D., Nagelkerken I., Ritchie I.A., Ritchie K.B., 1996. *Aspergilliosis* associated with Caribbean Sea fan mortalities // Nature. V. 382. P. 487.
- Takhteev V.V., 1995. The gammarid genus *Poekilogammarus* Stebbing, 1899, in Lake Baikal, Siberia (Crustacea Amphipoda Gammaridea) // Arthropoda Selecta. V. 46. № 1. P. 7–64.
- Takhteev V.V., Berezina N.A., Sidorov D.A., 2015. Checklist of the Amphipoda (Crustacea) from continental waters of Russia, with data on alien species // Arthropoda Selecta. V. 24. № 3. P. 335–370).
- Timoshkin O.A., Samsonov D.P., Yamamuro M., Moore M.V., Belykh O.I. et al., 2016. Rapid ecological change in the coastal zone of Lake Baikal (East Siberia): Is the site of the world's greatest freshwater biodiversity in danger? // Journal of Great Lakes Research. V. 42. № 3. P. 487–497.
- Watling L., 1993. Functional morphology of the amphipod mandible // Journal of Natural History. London. V. 27. P. 837–849.
- Webster N., 2007. Sponge disease: a global threat? // Environmental Microbiology. V. 9. № 6. P. 1363–1375.
- Weinberg I., Glyzina O., Weinberg E., Kravtsova L., Rozhkova N. et al., 2004. Types of interactions in consortia of Baikalian sponges // Bollettino Museo Istituto Università Genova. V. 68. P. 655–663.
- Wulff J., 2013. Recovery of sponges after extreme mortality events: morphological and taxonomic pattern in regeneration versus recruitment // Integrative and Comparative Biology. V. 53. № 3. P. 512–523.

COMPOSITION AND DISTRIBUTION OF MACROINVERTEBRATES ASSOCIATED WITH *LUBOMIRSKIA BAIKALENSIS* SPONGES (SPONGILLIDA, LUBOMIRSKIIDAE) DURING AN ECOLOGICAL CRISIS IN LAKE BAIKAL

I. V. Mekhanikova^{1, *}, T. Y. Sitnikova¹, I. V. Khanaev¹

¹Limnological Institute, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Irkutsk, 664033 Russia

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

This study was carried out in the littoral zone of Lake Baikal during a large-scale ecological crisis that affected all parts of the ecosystem, including populations of endemic sponges of the family Lubomirskiidae. Sponges play important roles in biotic communities of the rocky littoral of the lake, ensuring water purity and serving as a specialized habitat for a variety of organisms. In the last decade, mass disease and mortality of sponges were reported in different areas of Lake Baikal, which can lead to irreversible changes in the structure of littoral communities. We studied the taxonomic richness, distribution, and abundance of the main groups of macroinvertebrates, such as amphipods and gastropods, living on diseased branched *Lubomirskia baikalensis* sponges in three basins of Lake Baikal (2015, 2020, 2021, 2022) and made historic comparisons. The taxonomic richness of amphipods, including 35 species or subspecies, as well as further 5 taxa identified only to genus, increased and had 20 taxa more than 30 years ago. A total of 22 gastropod species or subspecies were found on the sponge, 20 of them for the first time. The species composition, dominant species complex and quantitative characteristics of sponge-associated amphipods and gastropods varied in different lake areas as evidenced by underwater observations. The abundance of all macroinvertebrate groups, as well as dominant amphipod and gastropod groups per unit weight of sponges decreased from south to north. The abundance of the invertebrates associated with diseased sponges was similar to the records of the pre-crisis period. Baikal sponges host invertebrates from several ecological groups with different feeding strategies (grazers, scrapers and filter feeders) providing a temporary refuge for most of them. In order to restore the abundance of sponges and preserve the populations of key invertebrate species, we propose to set up sponge “farms” in the least polluted areas of Lake Baikal.

Keywords: diseased sponges, amphipods, gastropods, taxonomic richness, abundance, Siberia

УДК 595.123(282.256.341)

ПЕРВЫЕ СВЕДЕНИЯ О МИКРОТУРБЕЛЛЯРИЯХ (PLATHELMINTHES, RHABDITOPHORA) БОГУЧАНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА.

1. КАЛЮПТОРНУНЧИЯ БАЙКАЛЬСКОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ С ОПИСАНИЕМ ТРЕХ НОВЫХ ВИДОВ

© 2023 г. Р. С. Кривороткин^{а, *}, Е. П. Зайцева^{а, b}, О. А. Тимошкин^а

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

^bБайкальский музей СО РАН, ул. Академическая, 1, пос. Листвянка, Иркутская область, 664000 Россия

*e-mail: roman_bio@mail.ru

Поступила в редакцию 25.02.2023 г.

После доработки 12.05.2023 г.

Принята к публикации 18.05.2023 г.

Серия сообщений посвящена исследованию микротурбеллярий (Plathelminthes, Rhabditophora) Богучанского водохранилища (нижний участок р. Ангара, Восточная Сибирь). В Сообщении 1 приводятся сведения о находках десяти видов калипторинхий (Kalyptorhynchia, Rhynchokarlingiidae), общих с фауной озера Байкал; три из них оказались новыми для науки. Для шести известных видов калипторинхий – *Linella hamolaminae* Timoshkin et Krivorotkin 2022, *Mariareuterella baeckmanae* (Timoshkin 1986), *Opisthocystis curvistylus* Timoshkin 1986, *Rhynchokarlingia zemskaya* Timoshkin 2004, *Riedelella dmitrievae* Timoshkin 2004, *Riedelella kravtsovae* Timoshkin 2004 – эти находки являются первыми за пределами Байкала. Новые виды калипторинхий принадлежат к родам *Mariareuterella* Timoshkin & Grygier 2005, *Riedelella* Timoshkin 2004 и *Rhynchokarlingia* Timoshkin et Mamkaev 2004. Впервые обнаружен вид с пятью кутикулярными крючьями в мужском копулятивном аппарате, благодаря этому диагноз рода *Rhynchokarlingia* расширен. Все виды обнаружены в нижнем течении р. Ангара. Поскольку ринхокарлингииды – автохтонное для Байкала семейство хоботковых ресничных червей, логично предположить, что все новые для науки виды также имеют байкальское происхождение. Впервые представители эндемичных байкальских хоботковых червей обнаружены столь далеко (около 1400 км) от очага их видообразования – озера Байкал. Наши находки значительно расширяют ареал Rhynchokarlingiidae, а Богучанское водохранилище р. Ангара становится северной границей их распространения. Даны иллюстрированные описания новых видов, приведены дифференциальные диагнозы и сведения по распространению. Дан краткий обзор морфологии особей субэндемичных видов калипторинхий, проведено сравнение с байкальскими представителями, обобщены сведения по распространению.

Ключевые слова: Kalyptorhynchia Rhynchokarlingiidae, новые виды, байкальские субэндемики, Ангара, Байкал

DOI: 10.31857/S0044513423090076, **EDN:** RXRCLB

Основное ядро гидрофауны р. Ангара складывается за счет фаунистических групп, населяющих горные, предгорные и равнинные потоки Восточной Сибири. По показателям термального и гидрохимического режима воды р. Ангара и оз. Байкал сходны, поэтому многие виды байкальской фауны являются коренными обитателями Ангары. Ранее было обнаружено, что байкальские по происхождению животные достигают наибольшего разнообразия в верхнем отрезке реки (до впадения р. Иркут) (Томилов и др., 1970). Согласно данным, приведенным в этой же статье, число видов-субэндемиков сокращалось по мере удаления от Байкала, но некоторые бокоплавы,

полихеты и представители других таксономических групп в среднем и нижнем течении Ангары сохраняли значительную численность и биомассу в свойственных им биотопах. После зарегулирования реки летом 1956 г. гидрологический режим был впервые искусственно изменен, что повлекло за собой смену водного режима рек Ангаро-Енисейского бассейна. Осушение прибрежных участков негативно повлияло на бентосных животных: согласно опубликованным данным, численность обитавших в Ангаре видов байкальского происхождения значительно снизилась (Томилов и др., 1977). Со временем Иркутское водохранилище приобрело статус своеобразного “залива

Байкала” (Томилов и др., 1970) и до сих пор занимает особое положение среди других ангарских водохранилищ.

Одной из первых находок, подтверждающих распространение характерных для Байкала видов по Енисею, является обнаружение байкальских гаммарид, моллюсков и мшанок на участке от г. Красноярска до с. Гальчихи (Пирожников, 1937; Грезе, 1954). Позднее были получены данные, согласно которым нижние участки Ангары населяют байкальские гаммариды, распространившиеся до низовьев Енисея и даже Енисейской губы (Базикалова, 1957). Имеются сведения о двух видах байкальских планарий, обнаруженных вдоль всего русла Ангары, а также в среднем и нижнем участках р. Енисей (Голышкина и др., 1973; Порфирьева, 1977). В процессе исследования прилегающих к Енисею водоемов байкальские виды были обнаружены в оз. Налимье, надпойменных озерах Червяное, Чертовое, Кэдэ и др.; интересны находки байкальских мшанок, полихет и гаммарид в водоемах и водотоках п-ова Таймыр: озерах Хантайское, Таймыр, в реках Пясины, Ыда и Верхняя Таймыра, которые являются северными границами ареала этих видов (Сластников, 1940; Грезе, 1951, 1957; Вершинин и др., 1967).

В горных водоемах, прилегающих к Байкалу, найдено немало видов гидробионтов, первоначально обнаруженных в Байкале. Среди них: колловратки из оз. Леприндо и других озер Байкальского хребта (Аров и др., 2004), гаммариды из оз. Арахлей (Матафонов, 1999), различные таксономические группы из оз. Хубсугул и озера Ципо-Ципиканской системы (Грезе, 1951). Интересны находки байкальских гаммарид из р. Хилок и хирономид из бассейна Верхнего Амура (Матафонов, 1999; Клишко, Казыкина, 2004). Но если примеры нахождения эндемиков в водоемах, не имеющих гидрологической связи с Байкалом, могут трактоваться как реликтовые явления, то системы рек Ангары, Енисея, Пясины и Верхней Таймыры демонстрируют расселение байкальских видов (далеко за пределы их первичного ареала) и способность некоторых из них к существованию в условиях водоемов, значительно отличающихся от Байкала.

Микротурбеллярии впервые были обнаружены в Ангаре в 1927–1928 г. Сибириковой (1929). В статье приведены описания 16 видов, в т.ч. восьми новых для науки, один из которых – *Opisthocystis angarensis* (Sibiriakova 1929) – в дальнейшем был обнаружен Насоновым Н.В. в Байкале (Сибирикова, 1929; Nasonov, 1935; Евдонин, 1977). Этот единственный вид байкальских микротурбеллярий также включен в обзор бентофауны Ангары и ее водохранилищ (Томилов и др., 1978).

При недавнем подробном изучении таксономического состава микротурбеллярий подотряда *Kalyptorhynchia* на различных участках Ангары были обнаружены восемь видов, принадлежащих к семействам *Rhynchokarlingiidae* Timoshkin 2004 и *Polycystididae* Graff 1905; два из них оказались новыми для науки, а пять – новыми для Ангары (Тимошкин и др., 2010а). Наиболее разнообразным в видовом отношении оказался род *Cohenella* Timoshkin 2004.

Богучанское водохранилище расположено в 1400 км от оз. Байкал и является одним из четырех водоемов, сформированных плотинами ГЭС на р. Ангара. Строительство данной плотины закончено в 2015 г., и в период проводимых нами экспедиционных исследований заполнение этого водохранилища продолжалось. Ранее был опубликован материал по представителям отряда *Tricladida* из этого отдаленного от Байкала водоема (Порфирьев и др., 2021).

Основная цель данной статьи – предоставить сведения по таксономическому составу микротурбеллярий нижнего течения р. Ангара (Богучанское водохранилище), а именно выполнить иллюстрированные описания трех новых для науки видов и привести информацию о субэндемичных байкальских видах *Kalyptorhynchia*, обнаруженных нами в ходе исследования.

Материал был получен в ходе экспедиции в район Богучанского водохранилища (2016 г.). Пробы отбирали по группе гидробиологических разрезов от Усть-Илимской ГЭС до Богучанский ГЭС (рис. 1). Каждый разрез, который представлял собой группу из нескольких точек (левый и правый берег, центр), располагали перпендикулярно к берегу. Всего в ходе экспедиции таксономический состав фауны микротурбеллярий был обследован на четырех (из 13 экспедиционных) гидробиологических разрезах: разрез № 1 – 6 км ниже Усть-Илимской ГЭС (58°01'22.1 N, 102°41'45.5 E), разрез № 4 – район близ р. Верхняя Речка и р. Нижняя Речка (58°52'05.3 N, 102°23'53.9 E), разрез № 5 – район близ пос. Новая Кежма (58°57'35.7 N, 101°08'32.5 E), разрез № 13 – 5 км ниже плотины Богучанской ГЭС (58°43'51.2 N, 099°04'37.1 E).

Отбор проб производили при помощи донного скребка и дночерпателя Петерсена с площадью захвата 0.025 м. Затем грунт взмучивали и легкую взвесь процеживали через сачок с ячейей 60–100 мкм, червей из проб отбирали под бинокулярном МБС–10, без наркотизации. Методы приготовления, изучения, нумерации тотальных препаратов и особей червей (рис. 2) приведены в предыдущей статье (Зайцева и др., 2022). Указан-

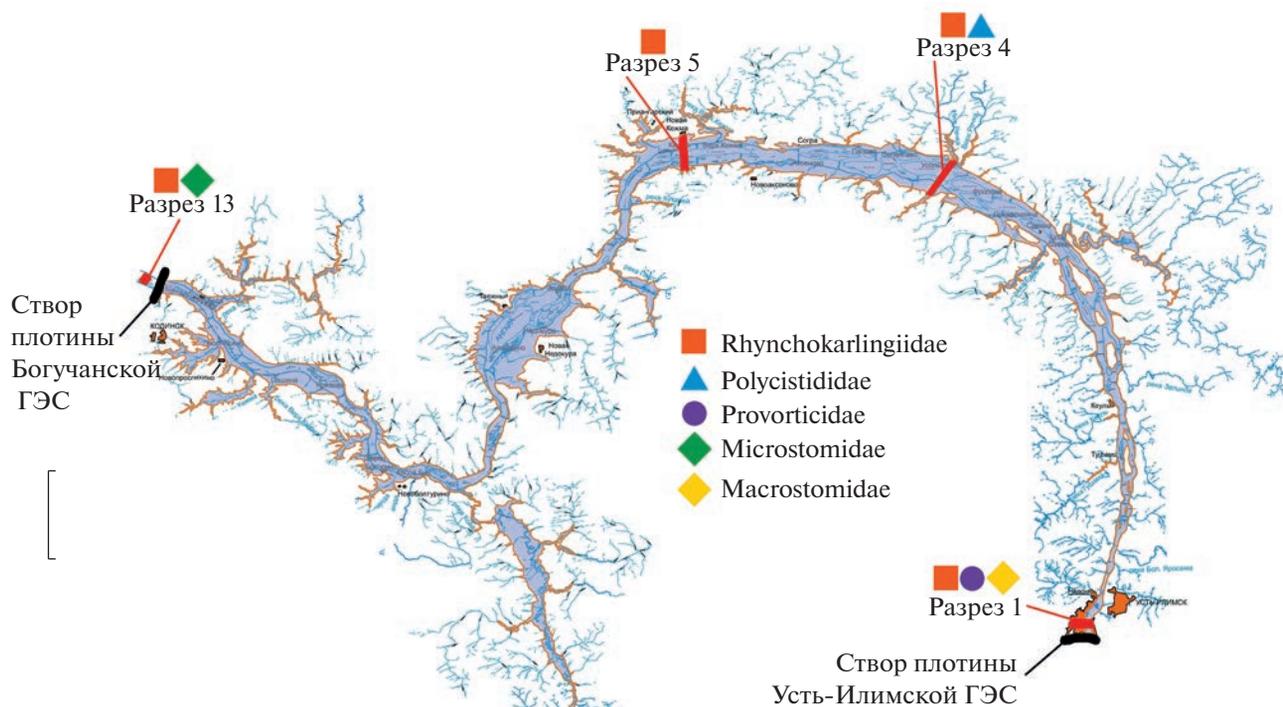


Рис. 1. Схема гидробиологических разрезов Богучанского водохранилища с местами находок микротурбеллярий. Масштаб 20 км.

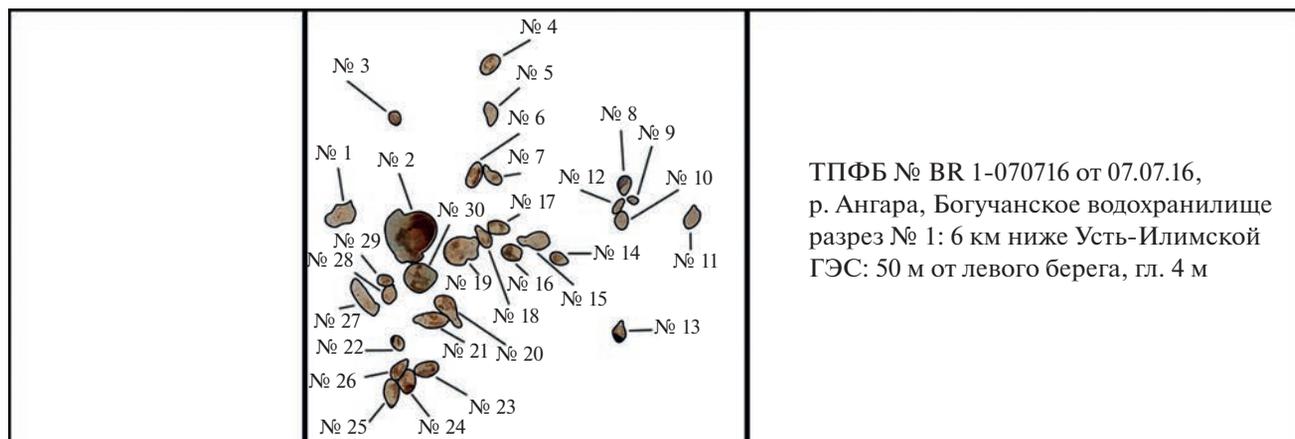


Рис. 2. Схема расположения особей червей на тотальном препарате (ТПФБ): особь № 7 – *Riedelella microdentata* sp. n., паратип № 1; особь № 20 – *R. microdentata* sp. n., паратип № 2; особь № 21 – *R. microdentata* sp. n., голотип; особь № 27 – *Rhynchokarlingia pentastylus* sp. n., голотип; особи № 1–6, № 8–19, № 22–26, № 28–30 – *Turbellaria* spp.

ные в разделе “Материал” координаты расположения типовых особей на ТПФБ, обозначенные “х” и “у”, даны для препаратного столика микроскопа Nikon Optiphot–2 № 153160 Microscope (Japan). Все исследования и измерения таксономически важных органов червей проведены исключительно на тотальных препаратах с помощью микроскопов Olympus CX21, Nikon Optiphot–2, Meiji Techno № 34298; параметры крючьев и

стилетов измеряли по постоянным препаратам и микрофотографиям с помощью программы “Levenhuk lite”, по схеме измерений и типологии крючьев, разработанных ранее (Timoshkin, Kawakatsu, 1996; Timoshkin, 2004). Фотографирование проведено с помощью цифровой фотонасадки TourCam 5.1 Mp. В качестве дополнения сформирована коллекция микрофотографий “МИКРОТУРБЕЛЛЯРИИ ОЗЕРА БАЙКАЛ И

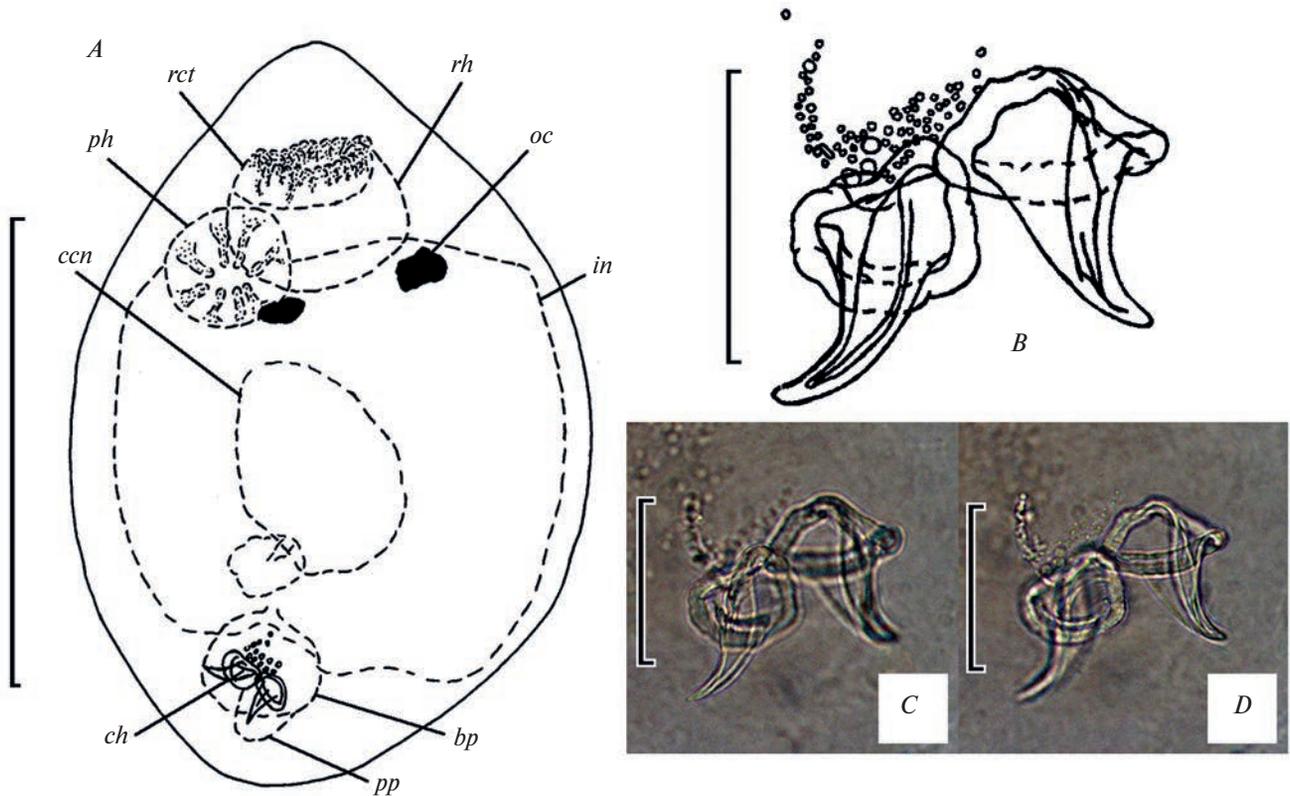


Рис. 3. *Mariareuterella sibirikovae* Krivorotkin et Timoshkin sp. n.: A – схема расположения внутренних органов; B–D – крючья на разной глубине резкости. Масштаб, мкм: A – 400; B–D – 50.

ЕГО БАССЕЙНА”, где размещен обширный фотографический материал по обнаруженным видам (многочисленные фотографии крючьев, стилетов, и некоторых мягких частей тела).

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

Mariareuterella sibirikovae
 Krivorotkin et Timoshkin sp. n.
 (рис. 3)

Материал. 1 экз. **Голотип № 135:** ТПФБ № BR_161–210716: $x = 30$, $y = 92$, от 21 июля 2016 г., р. Ангара, близ Богучанского водохранилища, разрез № 13: 5 км ниже плотины Богучанской ГЭС, 58°43′51.2 N, 099°04′37.1 E, гл. 1 м, песок и гравий с легкой примесью ила.

Микрофотографии. Коллекция микрофотографий “МИКРОТУРБЕЛЛЯРИИ ОЗЕРА БАЙКАЛ И ЕГО БАССЕЙНА”: папка “*Kalyptorhynchia_new*”: папка “*Rhynchokarlingiidae_new*”: папка “BR_ *Mariareuterella_sibirikovae*”: папка “Holo-type № 135”; 10 фотографий.

Типовое местонахождение – р. Ангара, 5 км ниже плотины Богучанской ГЭС.

Описание. Длина тела 630, ширина 450 мкм. Глаза имеются. Хоботок овальный, длиной 120 и шириной 165 мкм. Туника хоботка тонкая, размером около 60×100 мкм, ее наружная поверхность не гомогенная. Дистальная часть туники имеет мелкозернистую структуру, разрежающуюся в центральной части, вплоть до полного исчезновения зернистости у основания туники (рис. 3A). Глотка круглая, диаметром 150 мкм. Бульбус круглый, диаметром около 100 мкм. Папилла конусовидная, длиной 45 и шириной 35 мкм. Крючья небольшие, мощные, конусовидной формы, плавно изогнуты (рис. 3B–3D). Стенки несут несколько крупных продольных складок, идущих от базального кольца до дистального отдела крючьев. Длина обоих крючьев одинакова и составляет 37–38 мкм. Базальные кольца очень хорошо развиты, массивные, гладкие, их диаметр по внутреннему краю варьирует в пределах 22–26 мкм. Базальные отверстия овальные, почти округлые. Толщина базальных колец варьирует в пределах 5–6 мкм. Кокон ярко-желтый, округлый, сильно деформирован, диаметром около

180–200 мкм. Ножка кокона длиной 50 мкм, основание ножки овальное размером 60 × 70 мкм. Поверхность кокона имеет мелкозернистую структуру.

Дифференциальный диагноз. Крючья нового вида являются одними из самых маленьких среди представителей рода. По их размерным характеристикам *M. sibirakovae* можно сравнить с *Mariareuterella mazepovae* (Timoshkin 2004) и *Mariareuterella baeckmanae* (Timoshkin 1986). Однако второй вид имеет значительно более сильно загнутую основную ось крючьев и очень тонкие базальные кольца. Крючья *M. mazepovae* более мелкие, их длина не превышает 10–15 мкм, а диаметр базальных колец – 18–21 мкм, по внешней стороне кольца имеют небольшие игловидные отростки. Крючки *M. sibirakovae* более чем в два раза длиннее и имеют гладкие базальные кольца.

Примечания. Не определенная до вида особь со сходным строением крючьев была найдена в оз. Байкал 18 июля 1982 г. около р. Томпа (Томпуда), на глубине 5 м, на заиленном песке с детритом (Timoshkin, 2004, стр. 1396, рис. 35, 1). Однако при внешне сходном строении крючьев с *M. sibirakovae* у байкальского вида крючки в паре отличаются по размерным характеристикам и вдвое крупнее, чем у нового вида: длина большего крючка составляет около 75–80, меньшего – 60–65 мкм.

В кишечнике *Mariareuterella sibirakovae* обнаружены диатомовые водоросли.

Распространение. Обнаружен только у р. Ангара, близ Богучанского водохранилища, ниже Богучанской ГЭС, на глубине 1 м. Обитатель песчаного грунта.

Этимология. Вид назван в честь Сибиряковой Ольги Александровны, одного из первых исследователей микротурбеллярий р. Ангара.

Riedelella microdentata
Krivorotkin et Timoshkin sp. n.
(рис. 4–6)

Материал. Всего поймано три особи, все включены в типовую серию. **Голотип № 136:** ТПФБ № BR_1–070716: $x = 37$, $y = 92$, от 7 июля 2016 г., р. Ангара, Богучанское водохранилище, разрез № 1: 6 км ниже Усть-Илимской ГЭС: 50 м от левого берега, 58°01'22.1 N, 102°41'45.5 E, гл. 4 м, мелкий серо-желтый песок со слюдой и мелкой примесью ила. Паратипы № 1, 2: тот же препарат, что и голотип: № 1: $x = 37.5$, $y = 91.8$; № 2: $x = 38$, $y = 88$.

Микрофотографии. Коллекция микрофотографий “МИКРОТУРБЕЛЛЯРИИ ОЗЕРА БАЙКАЛ И ЕГО БАССЕЙНА”: папка “Kalyptorhynchia_new”: папка “Rhynchokarlingiidae_new”: папка “BR_Riedelella_microdentata”: папки “Holotype № 136” и “HN № 136_Paratype № 1” и “HN № 136_Paratype № 2”; 33 фотографии.

Типовое местонахождение – р. Ангара, Богучанское водохранилище, 6 км ниже Усть-Илимской ГЭС.

Описание. Длина тела 710–1025 мкм (в среднем 895 мкм, $n = 3$), ширина – 330–440 мкм (в среднем 395 мкм, $n = 3$). Глаза имеются. Хоботок круглый, у голотипа длиной 180 и шириной 165 мкм. Туника хоботка тонкая, не гомогенная, у той же особи размером 95 × 100 мкм (рис. 4A). Микроструктура туники состоит из мелкозернистых включений, постепенно редющих по направлению к верхушке и исчезающих в дистальной трети. Глотка овальная, у голотипа диаметром 85–110 мкм. Семенные пузыри паратипа № 2 каплевидные, длиной 50–55 и шириной около 30 мкм. Бульбус той же особи круглый, около 85 мкм в диаметре. Папилла длиной 55 и шириной 40 мкм. К папилле прилегают два маленьких крючка необычного строения. Они прямоугольные, мощные, с коротким перешейком, расположенным прямо под округлым основанием (рис. 4B–4D). Крючья в паре имеют одинаковую длину, варьирующую в пределах 35–40 мкм (в среднем 38 мкм, $n = 6$). Базальные кольца хорошо развиты, массивные, диаметр основания варьирует в пределах 15–20 мкм (в среднем 17 мкм, $n = 6$). Внутренняя полость крючьев весьма небольшая. Перешеек (место наименьшей ширины крючка) у большинства особей слабо выражен и имеет ширину 14–17 мкм (в среднем 16 мкм, $n = 6$) (рис. 5A–5F). Размер расширения на дистальном конце крючков варьирует в пределах 20–24 мкм (в среднем 22 мкм, $n = 6$). Дистальный конец крючьев закруглен и покрыт многочисленными мелкими зубцами (рис. 6A–6E). Количество зубцов варьирует от 13 до 18 (в среднем 15, $n = 6$). Длина “зубчатого” участка составляет 20–30 мкм (в среднем 24 мкм, $n = 6$). Длина зубцов варьирует от 2 до 6 мкм, над их основаниями имеются тонкие продольные складки, покрывающие примерно треть дистального отдела крючьев. Кокон желто-оранжевый, овальный, у голотипа диаметром около 150 × 200 мкм, с ножкой длиной 30 мкм и крупным основанием (80 × 55 мкм). Поверхность кокона покрыта мелкими, едва различимыми бороздками и имеет мелкозернистую структуру.

Дифференциальный диагноз. Новый вид по строению дистального отдела крючьев значительно отличается от всех описанных ранее

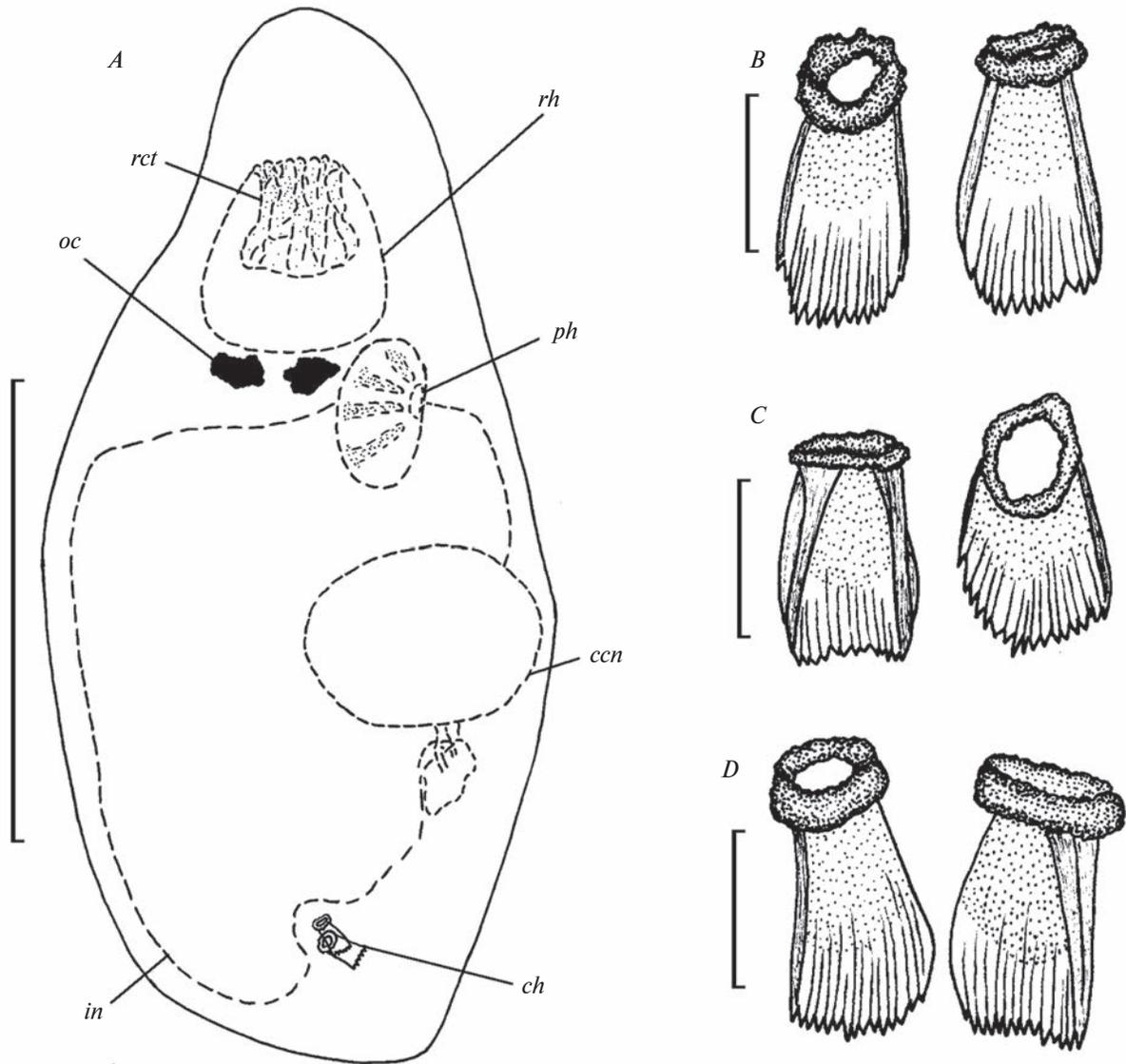


Рис. 4. *Riedelella microdentata* Krivorotkin et Timoshkin sp. n.: A — схема расположения внутренних органов особи-голо-типа; B–D — крючья (B — голотип, C — паратип № 1, D — особь-паратип № 2). Масштаб, мкм: A — 400; B–D — 25.

видов рода, но отдаленно напоминает *Riedelella karabanovi* Timoshkin 2004. Дистальный отдел крючьев этих видов имеет либо лопасти с глубокими вырезами (*R. karabanovi*), либо структуры, напоминающие зубцы (*R. microdentata* sp. n.). Однако у нового вида эти микроструктуры мелкие и многочисленные (в среднем 15 зубцов), а у крючьев *R. karabanovi* имеется четыре–семь лопастевидных отростков. Кроме того, размеры крючьев нового вида в два раза меньше крючьев *R. karabanovi*. Туника *R. karabanovi* имеет едва различимую мелкозернистость и мелкие складки у юнктурной линии, в то время как туника нового вида обладает отчетливой мелкозернистостью и харак-

теризуется постепенным убыванием зернистости при приближении к верхушке.

Распространение. Обнаружен только в р. Ангара, обитает в Богучанском водохранилище, близ Усть-Илимской ГЭС, на глубине 4 м. Обитатель песчаного грунта.

Этимология. Название нового вида является производным от двух латинских слов (“micro” — “малый по размеру” и “dentata” — “зубчатый, зубчатый, с зубцами”) и основано на морфологической особенности строения крючьев, дистальный отдел которых имеет многочисленные мелкие зубцы.

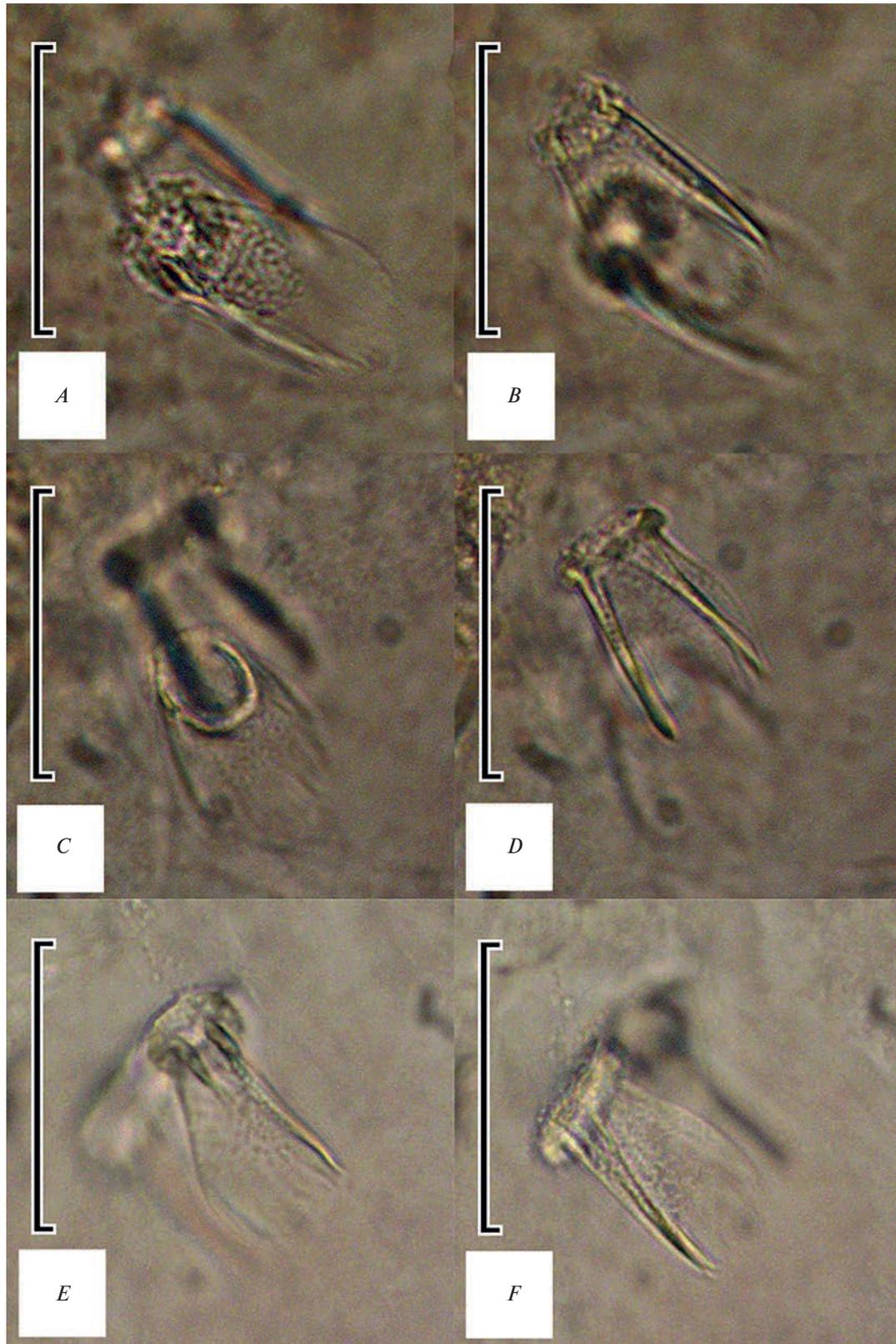


Рис. 5. *Riedelella microdentata* Krivorotkin et Timoshkin sp. n., микрофотографии крючков на разной глубине резкости: *A*, *B* – голотип; *C*, *D* – паратип № 1; *E*, *F* – паратип № 2. Масштаб 50 мкм.

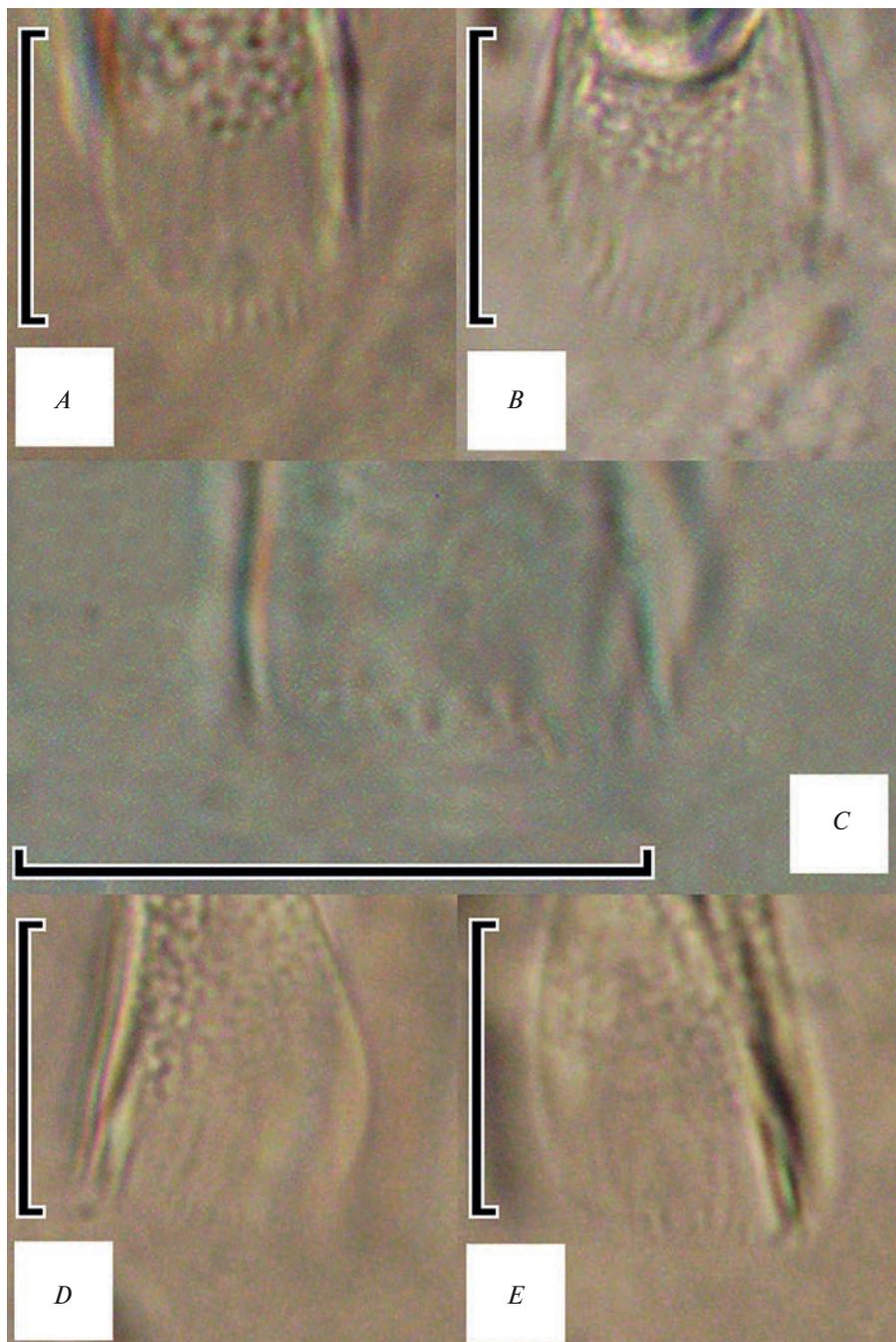


Рис. 6. *Riedelella microdentata* Krivorotkin et Timoshkin sp. n., микрофотографии дистального отдела крючьев: *A* – голотип; *B*, *C* – паратип № 1; *D*, *E* – паратип № 2. Масштаб 25 мкм.

***Rhynchokarlingia pentastylus* Krivorotkin et Timoshkin sp. n.**
(рис. 7)

Материал. 1 экз. **Голотип № 137:** ТПФБ № BR_1–070716: $x = 35, y = 92$, от 7 июля 2016 г., р. Ангара, Богучанское водохранилище, разрез № 1: 6 км ниже Усть-Илимской ГЭС: 50 м от левого берега, $58^{\circ}01'22.1\text{ N}, 102^{\circ}41'45.5\text{ E}$, гл. 4 м,

мелкий серо-желтый песок со слюдой и мелкой примесью ила.

Микрофотографии. Коллекция микрофотографий “МИКРОТУРБЕЛЛЯРИИ ОЗЕРА БАЙКАЛ И ЕГО БАССЕЙНА”: папка “Kalyptorhynchia_new”: папка “Rhynchokarlingiidae_new”: папка “BR_Rhynchokarlingia_pentastylus”: папка “Holotype № 137”; 7 фотографий.

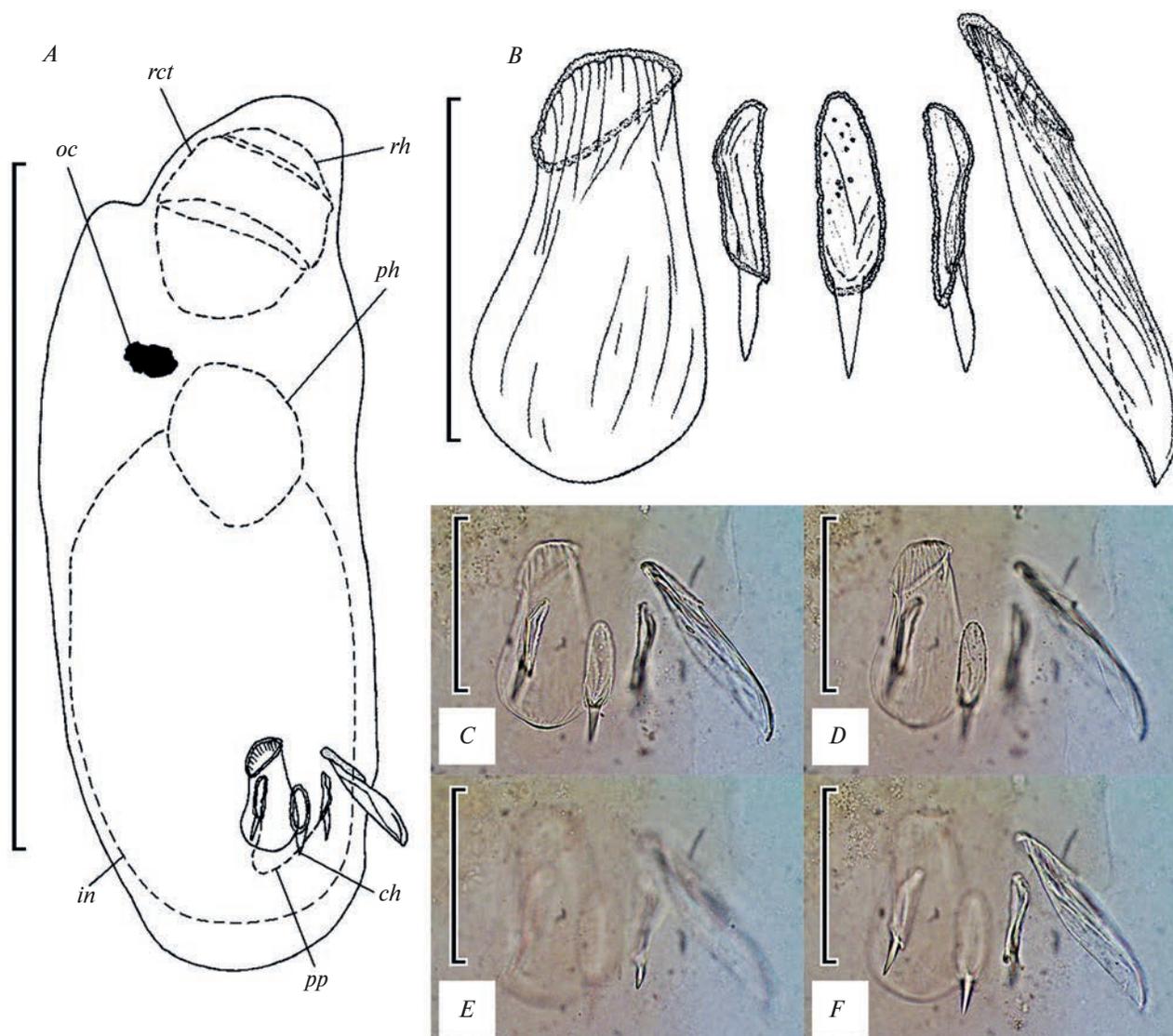


Рис. 7. *Rhynchokarlingia pentastylus* Krivorotkin et Timoshkin sp. n.: A – схема расположения внутренних органов; B–F – крючья, на разной глубине резкости. Масштаб, мкм: A – 800; B–F – 100.

Типовое местонахождение – р. Ангара, Богучанское водохранилище, 6 км ниже Усть-Илимской ГЭС.

Описание. Длина тела 1080, ширина 360 мкм. Глаза имеются. Хоботок яйцевидный, размером 180×145 мкм. Туника хоботка тонкая, однородная (рис. 7A). Глотка овальная, диаметром 160–250 мкм. Папилла крупная, пальцевидная, длиной 150 и шириной около 90 мкм. В мужском копулятивном аппарате пять крючьев двух типов: два крючка – мешковидные, мощные и сравнительно крупные и три крючка – когтевидные, также мощные, но сравнительно маленькие (рис. 7B–7F). Интересно отметить, что различия в размерах касаются лишь дистальных частей крючьев (ниже оснований), которые у когтевид-

ных крючьев примерно в 2.5 раза короче, чем у мешковидных. При этом большие диаметры оснований у всех крючьев примерно одинаковы. Длина мешковидных крючьев варьирует в пределах 110–125 мкм. Основания овальные, диаметром примерно 20×50 мкм, базальные кольца толщиной около 2 мкм. Ширина крючка под кольцом плавно возрастает без выраженного перешейка, достигая максимальной ширины в 70 мкм на дистальном расширении. Внутренние крючья когтевидные, одинакового строения и размера: их длина около 50 мкм, основания овальные, их больший диаметр 50–55, меньший – около 20 мкм, базальные кольца толщиной 2–3 мкм.

Дифференциальный диагноз. Единственный вид семейства *Rhynchokarlingiidae* с пя-

тью кутикулярными крючьями в мужском копулятивном аппарате. Как и другие виды рода, новый вид имеет два мешковидных крючка. Число когтеобразных крючьев увеличено до трех. Из всех видов рода по строению крючьев новый вид наиболее сходен с *Rhynchokarlingia zemskae* Timoshkin 2004: данный вид обладает практически одинаковыми по длине когтевидными крючьями с крупными базальными кольцами. Мешковидные крючья этих видов сходной длины, однако у ранее описанного вида в середине крючка имеется перешеек, в то время как у нового вида ширина мешковидных крючьев плавно возрастает без выраженного перешейка.

Распространение. Обнаружен только в р. Ангара, обитает в Богучанском водохранилище, близ Усть-Илимской ГЭС, на глубине 4 м. Обитатель песчаного грунта.

Этимология. Название нового вида является производным от слов: “penta” – “пять” и “stylus” – “стиллет, шило”.

В связи с находкой *R. pentastylus* sp. n. и включением его в род *Rhynchokarlingia* требуется расширение родового диагноза. Основа диагноза рода приводится по первоописанию (Timoshkin, 2004).

Род *Rhynchokarlingia* Timoshkin et Mamkaev 2004

Типовой вид. *Diplosyphon* (ошибка написания) *tetrastylus* Timoshkin 1986.

Диагноз. Rhynchokarlingiidae среднего размера (1–3 мм длиной) с четырьмя либо пятью кутикулярными крючьями в мужском копулятивном аппарате. Два боковых крючка мешковидные с более или менее выраженными перешейками, расположенными у разных видов либо в проксимальной трети крючков, либо на их середине. Дистальный отдел крючка плавно закруглен, иногда может нести оттянутый заостренный выступ в виде зубчика. Два–три срединных крючка короче боковых, имеют форму конуса или когтя; длина этих крючьев у особей одного вида может значительно различаться (*Rhynchokarlingia tetrastylus* (Timoshkin 1986) и *Rhynchokarlingia pomazkova* Timoshkin 2004) либо может быть более или менее одинаковой (*R. pentastylus*, *Rhynchokarlingia zemskae* Timoshkin 2004). Основания обоих типов крючьев могут быть почти одинакового диаметра (*R. pentastylus*, *R. zemskae*) либо различаться (*R. tetrastylus*).

Пресноводный род, обнаружен в оз. Байкал и р. Ангара; включает четыре вида.

***Cohenella rudenkoi* Timoshkin 2010**

(рис. 8А–8С)

Материал. 1 экз. ТПФБ № BR_2–070716: x = 28, y = 93.5, от 7 июля 2016 г., р. Ангара, Богучанское водохранилище, разрез № 1: 6 км ниже Усть-Илимской ГЭС: 50 м от левого берега, 58°01'22.1 N, 102°41'45.5 E, гл. 6.5 м, серо-желтый песок с легким наносом детрита и большим количеством макрофитов.

Микрофотографии. Коллекция микрофотографий “МИКРОТУРБЕЛЛЯРИИ ОЗЕРА БАЙКАЛ И ЕГО БАССЕЙНА”: папка “Kalyptorhynchia_new”: папка “Rhynchokarlingiidae”: папка “BR_Cohenella_rudenkoi”; 7 фотографий.

Описание. Длина тела 2015, ширина 1600 мкм. Туника хоботка тонкая, не гомогенная, имеет слабо различимую мелкозернистость в проксимальной части, верхушка туники несет более крупные кутикулярные гранулы. Папилла длиной около 85 мкм. Крючья когтевидные, длиной 70–80 мкм, с основанием диаметром 60 на 45–55 мкм, под которым ширина крючка резко сужается, в середине крючка достигая 20 мкм (рис. 8А–8С).

Сравнение. Найденная особь отличается от типовых экземпляров более развитыми базальными кольцами, несущими небольшие игловидные и лепестковидные отростки; типовые особи имеют более резкое сужение под базальным кольцом (Тимошкин и др., 2010а, стр. 1028, рис. 9, 3).

Примечания. Поскольку первоописание вида частично основано на материале, собранном осенью 2002 г. из р. Ангара, примерно в 10 км ниже Усть-Илимской ГЭС (Тимошкин, 2010а), обнаружение данного вида в материале, собранном в летний период 2016 г. в 6 км ниже Усть-Илимской ГЭС, ожидаемо. Вид *C. rudenkoi* являлся обитателем этого участка Ангары в процессе строительства Богучанской ГЭС и был повторно обнаружен нами во время заполнения водохранилища.

В кишечнике особей обнаружены диатомовые водоросли и щетинки олигохет.

Распространение. Вид обнаружен только в р. Ангара (Восточная Сибирь), ниже плотины Иркутской ГЭС (гл. 3.5 м), ниже плотины Усть-Илимской ГЭС: на расстоянии примерно 10 км (гл. 0.3–0.5 м) (Тимошкин и др., 2010а) и 6 км (гл. 6.5 м). Обитает на каменистых и песчаных грунтах.

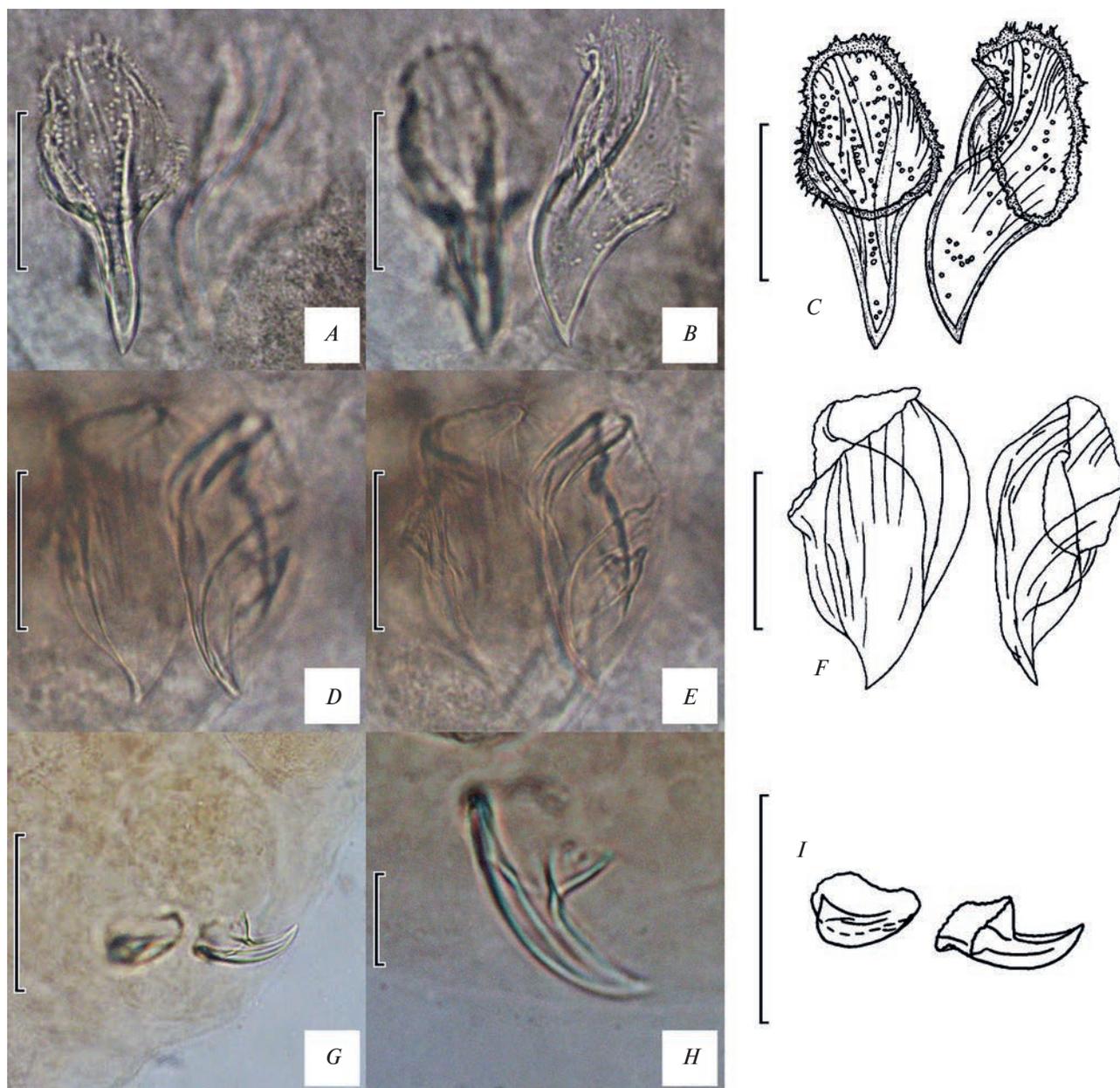


Рис. 8. Крючья *Cohenella rudenkoi* Timoshkin 2010 (A–C), *Linella hamolaminae* Timoshkin et Krivorotkin 2022 (D–F) и *Mareuterella baeckmanae* (Timoshkin 1986) (G–I) на разной глубине резкости. Масштаб, мкм: A–G, I – 50; H – 10.

Linella hamolaminae Timoshkin et Krivorotkin 2022
(рис. 8D–8F)

Материал. 1 экз. ТПФБ № BR_2–070716: $x = 26$, $y = 93.5$, от 7 июля 2016 г., р. Ангара, Богучанское водохранилище, разрез № 1: 6 км ниже Усть-Илимской ГЭС: 50 м от левого берега, $58^{\circ}01'22.1$ N, $102^{\circ}41'45.5$ E, гл. 6.5 м, серо-желтый песок с легким наносом детрита и большим количеством макрофитов.

Микрофотографии. Коллекция микрофотографий “МИКРОТУРБЕЛЛЯРИИ ОЗЕРА БАЙКАЛ И ЕГО БАССЕЙНА”: папка “Kalyptorhyn-

chia_new”: папка “Rhynchokarlingiidae”: папка “BR_Linella_hamolaminae”; 10 фотографий.

Описание. Длина тела 1735, ширина 810 мкм. Глотка диаметром 155 мкм. Папилла длиной 90 мкм. Крючья типичного для вида строения, меньший крючок несколько деформирован. Длина крючков 75–85 мкм, базальные отверстия с наибольшим диаметром около 45–55 мкм (рис. 8D–8F).

Сравнение. Основные морфологические признаки найденной особи соответствуют первоописанию.

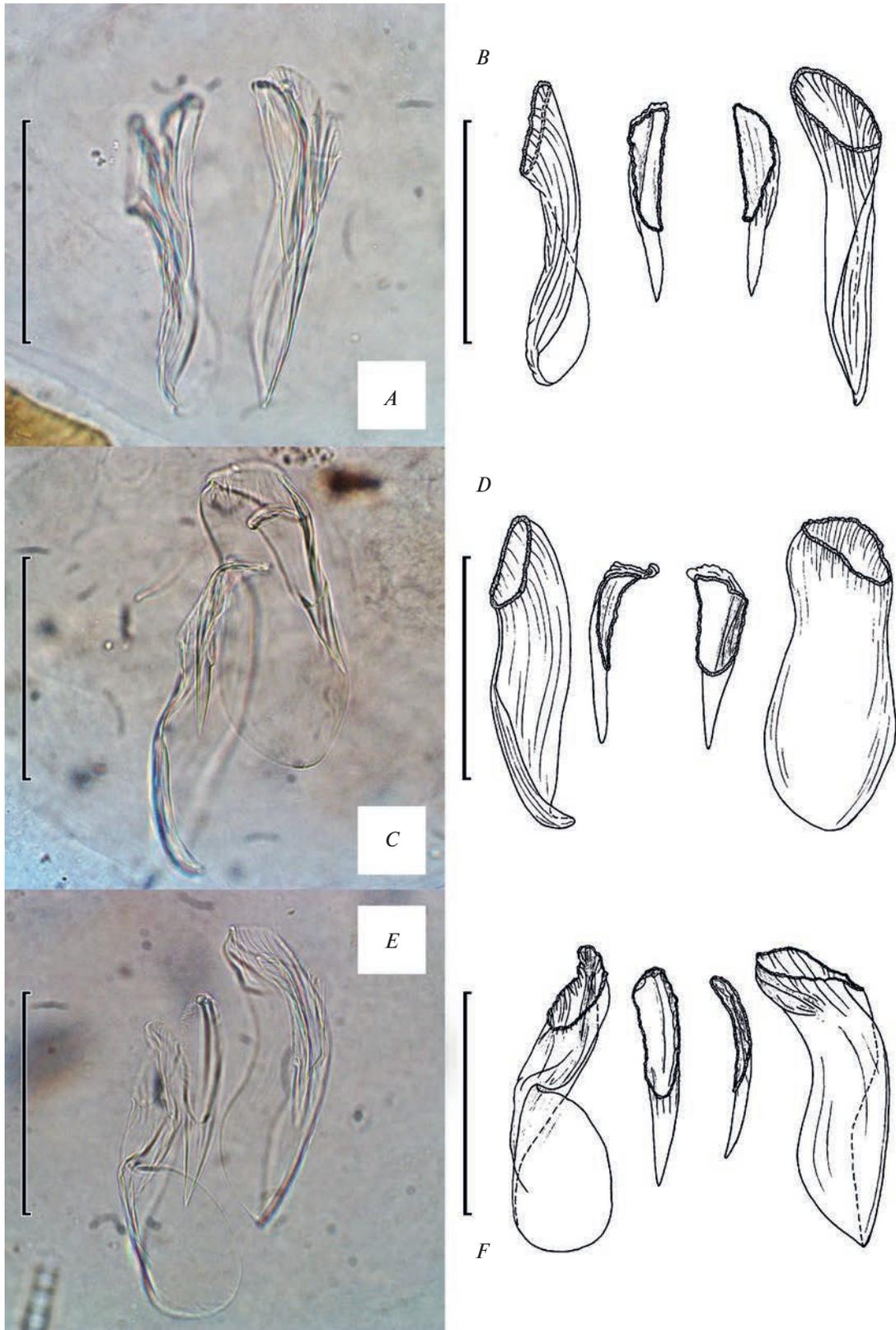


Рис. 9. *Rhynchokarlingia zemskaya* Timoshkin 2004, крючья: *A, B* – особь № 1; *C, D* – особь № 2; *E, F* – особь № 3. Масштаб 100 мкм.

Распространение. Оз. Байкал, мелководье близ пос. Большие Коты (гл. 1.5–3 м) (Зайцева и др., 2022); р. Ангара, ниже плотины Усть-Илимской ГЭС на расстоянии 6 км (гл. 6.5 м). Обитает на песчаном грунте.

Mariareuterella baeckmanae (Timoshkin 1986)
(рис. 8G–8J)

Материал. 1 экз. ТПФБ № BR_12–080716: $x = 35$, $y = 90$, от 8 июля 2016 г., р. Ангара, Богучанское водохранилище, разрез № 1: 6 км ниже Усть-Илимской ГЭС: 20 м от правого берега, $58^{\circ}00'45.4$ N, $102^{\circ}42'58.4$ E, гл. 9 м, песок с илом.

Микрофотографии. Коллекция микрофотографий “МИКРОТУРБЕЛЛЯРИИ ОЗЕРА БАЙКАЛ И ЕГО БАССЕЙНА”: папка “*Kalyptorhynchia*”: папка “*Rhynchokarlingiidae*”: папка “*BR_Mariareuterella_baekmanae*”; 6 фотографий.

Описание. Длина тела 580, ширина 200 мкм. Хоботок овальный, размером 90×60 мкм. Глотка диаметром около 70 мкм. Длина одного из крючьев 27 мкм (второй деформирован, длину измерить невозможно), базальные кольца практически не развиты, основания диаметром около 20 мкм (рис. 8G–8J).

Сравнение. Основные морфологические признаки найденной особи соответствуют первоописанию.

Распространение. Оз. Байкал (Timoshkin, 2004); р. Ангара, ниже плотины Усть-Илимской ГЭС в 6 км (гл. 6.5 м). Обитает на песчаном грунте.

Rhynchokarlingia zemskaya Timoshkin 2004
(рис. 9)

Материал. Обнаружено три особи. Особи № 1–2: ТПФБ № BR_1–070716: № 1: $x = 38$; $y = 90$; № 2: $x = 36$, $y = 91$, от 7 июля 2016 г., р. Ангара, Богучанское водохранилище, разрез № 1: 6 км ниже Усть-Илимской ГЭС: 50 м от левого берега, $58^{\circ}01'22.1$ N, $102^{\circ}41'45.5$ E, гл. 4 м, мелкий серо-желтый песок со слюдой и мелкой примесью ила. Особь № 3: ТПФБ № BR_5–070716: $x = 24$, $y = 95$, от 7 июля 2016 г., р. Ангара, Богучанское водохранилище, разрез № 1: 6 км ниже Усть-Илимской ГЭС: 50 м от левого берега, $58^{\circ}01'22.1$ N, $102^{\circ}41'45.5$ E, гл. 6.5 м, желтый песок с легким наносом из детрита и нитчатыми водорослями.

Микрофотографии. Коллекция микрофотографий “МИКРОТУРБЕЛЛЯРИИ ОЗЕРА БАЙКАЛ И ЕГО БАССЕЙНА”: папка “*Kalyptorhynchia*”: папка “*Rhynchokarlingiidae*”: папка “*BR_Rhyn-*

chokarlingia_zemskaya”: папки “*BR_RZ № 1*”–“*BR_RZ № 3*”; 27 фотографий.

Описание. Длина тела 940–1055, ширина 610–750 мкм. Глаза имеются. Туника хоботка несколько деформирована, вероятно, гомогенная, гладкая. Глотка у особи № 1 диаметром 190 мкм. Бульбус той же особи округлый, диаметром 120–150 мкм, папилла развита, длиной 125 мкм. Мешковидные крючки имеют длину 120–130 мкм, основания овальные, с наибольшим диаметром 40–50 мкм. Когтевидные крючья имеют длину около 60 мкм, основания с наибольшим диаметром 50–55 мкм (рис. 9A–9F).

Сравнение. В первоописании указано, что дистальная часть по крайней мере одного мешковидного крючка оттянута в заостренный выступ; особи № 1–3 имеют гладкую дистальную часть мешковидных крючьев. Единственный экземпляр вида, обнаруженный в Байкале, в два раза крупнее богучанских особей и имеет длину около 2 мм.

Распространение. Оз. Байкал, мелководье напротив бухты Ая (гл. 5 м) (Timoshkin, 2004); р. Ангара, Богучанское водохранилище, близ Усть-Илимской ГЭС (гл. 4–6.5 м). Обитатель песчаных грунтов.

Rhynchokarlingia cf. zemskaya Timoshkin 2004
(рис. 10)

Материал. 1 экз. ТПФБ № BR_5–070716: $x = 26$, $y = 92.5$, от 7 июля 2016 г., р. Ангара, Богучанское водохранилище, разрез № 1: 6 км ниже Усть-Илимской ГЭС: 50 м от левого берега, $58^{\circ}01'22.1$ N, $102^{\circ}41'45.5$ E, гл. 6.5 м, желтый песок с легким наносом из детрита и нитчатыми водорослями.

Микрофотографии. Коллекция микрофотографий “МИКРОТУРБЕЛЛЯРИИ ОЗЕРА БАЙКАЛ И ЕГО БАССЕЙНА”: папка “*Kalyptorhynchia*”: папка “*Rhynchokarlingiidae*”: папка “*BR_Rhynchokarlingia_zemskaya*”: папка “*BR_RcfZ*”; 10 фотографий.

Описание. Длина тела 1215, ширина 800 мкм. Хоботок яйцевидный, длиной 380, шириной 320 мкм. Туника хоботка тонкая, с выраженной макушкой; высота туники около 160 мкм, ширина совпадает с шириной хоботка. Туника гомогенная, имеет четыре нечетких, слабо выраженных яйцеобразных вздутия вблизи основания туники (рис. 10A). Вздутия гладкие, длиной 60–70 и шириной 30–40 мкм, расположены более или менее симметрично. Проксимальная часть туники (ее основание) покрыта многочисленными складками (вероятнее всего, являются артефактом).

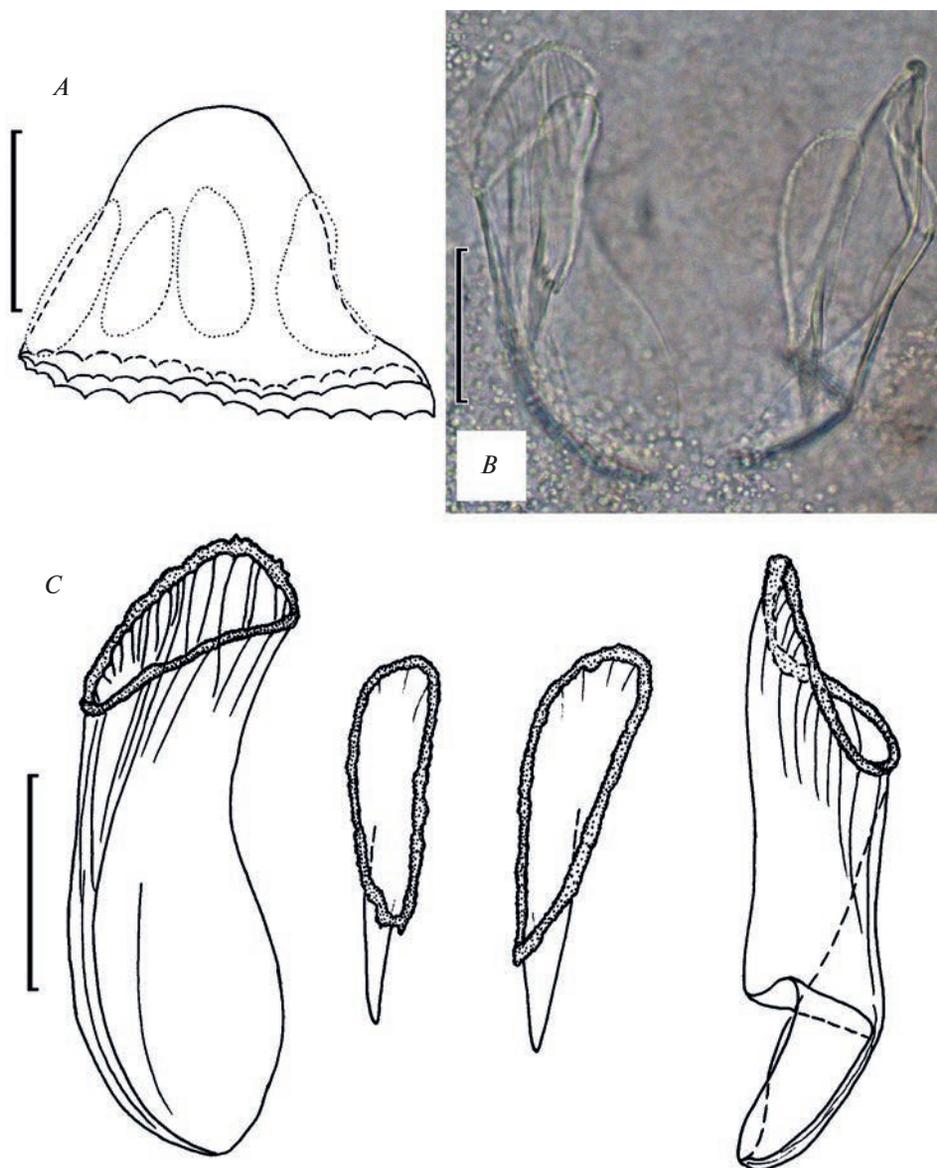


Рис. 10. *Rhynchokarlingia* cf. *zemskae* Timoshkin 2004: *A* – схема строения туники хоботка; *B*, *C* – крючья. Масштаб, мкм: *A* – 100; *B*, *C* – 50.

Глотка округлая, 190–250 мкм в диаметре. Мешковидные крючья имеют длину 120–125 мкм, основания с наибольшим диаметром около 50 мкм. Когтевидные крючья имеют длину около 60 мкм, основания овальные, с наибольшим диаметром 60–75 мкм (рис. 10*B*, 10*C*).

С р а в н е н и е. Туника хоботка данной особи имеет четыре утолщения, в то время как *R. zemskae* характеризуется гомогенной, гладкой туникой, однако строение и размеры крючьев примерно одинаковы. У этой особи дистальная часть мешковидных крючьев гладкая, в то время как у одного или обоих крючьев *R. zemskae* имеется острый зубец.

Подобное строение туники с четырьмя голыми утолщениями впервые обнаружено для семейства Rhynchokarlingiidae. Остальные представители рода *Rhynchokarlingia* имеют гомогенную тунику с гладкой поверхностью.

Несмотря на отличия в строении туники, форма и размеры крючьев данной особи идентичны изученным у других особей *R. zemskae*. Плохая сохранность или неудачное положение туник остальных особей *R. zemskae* на препаратах (ТПФБ) не позволяют подробно исследовать данный признак. Возможно, аналогичным строением туники обладают и остальные представители вида, но для подтверждения этого необходимы

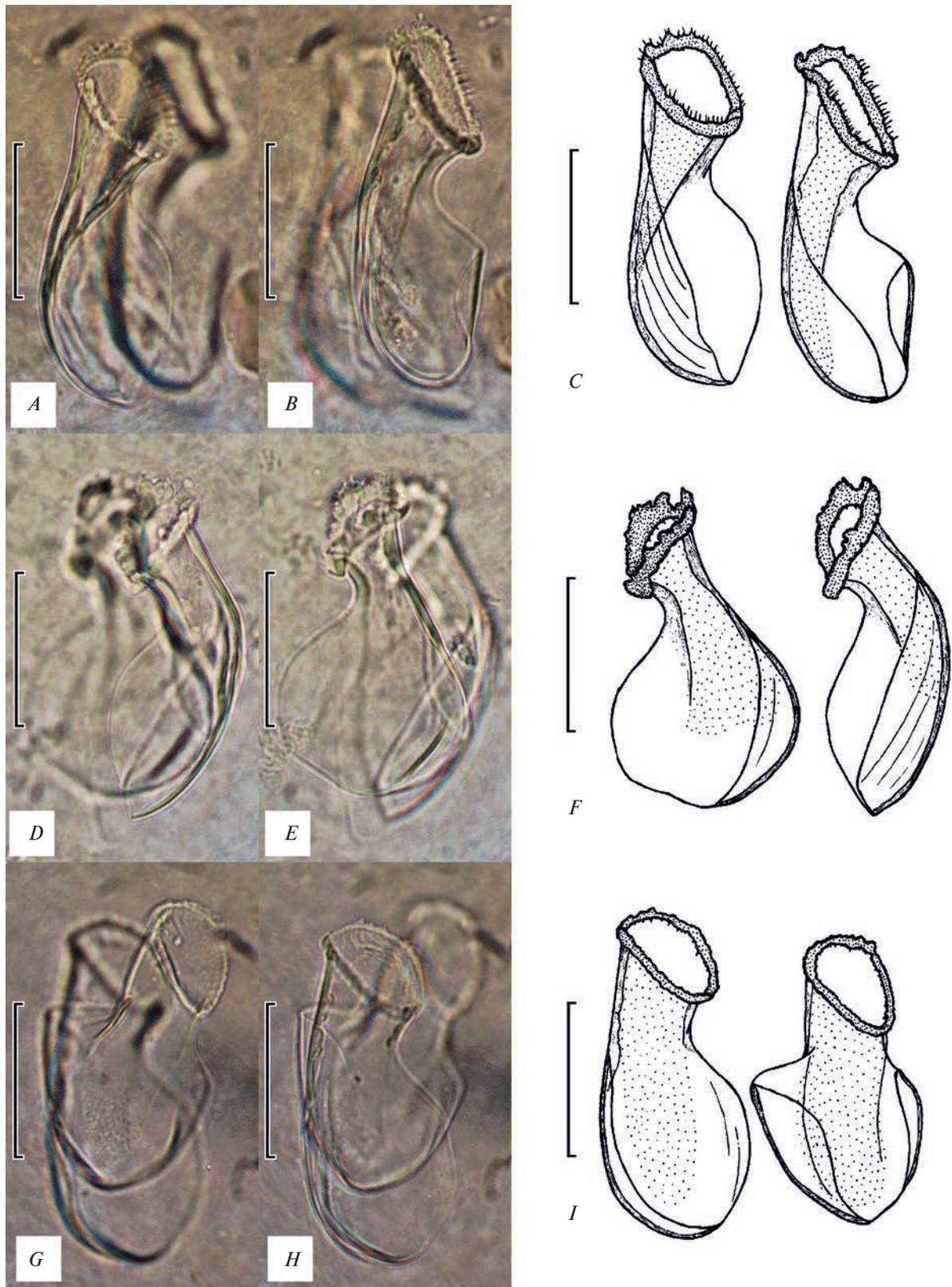


Рис. 11. *Riedelella dmitrievae* Timoshkin 2004, крючья: *A–C* – особь № 1; *D–F* – особь № 2; *G–I* – особь № 3. Масштаб 50 мкм.

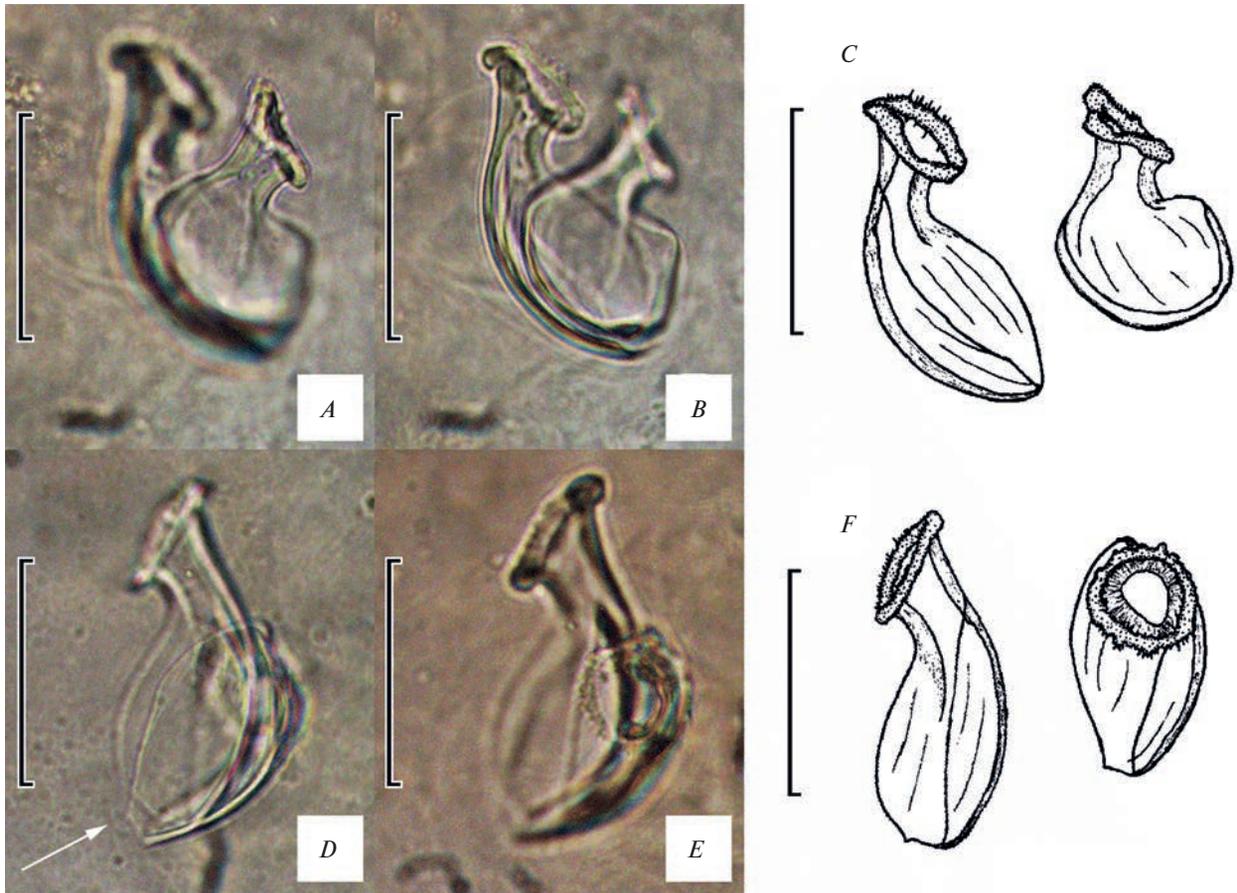


Рис. 12. *Riedelella kravtsovae* Timoshkin 2004, крючья: *A–C* – особь № 1; *D–F* – особь № 2, стрелкой показан острый зубчик в дистальной части крючка. Масштаб 50 мкм.

дополнительные исследования, в т.ч. и живых червей.

Указанные отличия в строении хоботка довольно значимы с точки зрения систематики Rhynchokarlingiidae. Но мы воздерживаемся от выделения нового таксона из-за недостаточности материала (в частности – по строению туники хоботка).

Примечания. Ранее были описаны виды с шестью (*Riedelella terentyevi* Timoshkin 2004), восьмью (*Coulterella kawakatsui* Timoshkin 2004), восьмью и более (*Coulterella ohtakai* Timoshkin 2004) утолщениями, однако во всех этих случаях наружная поверхность не гладкая, имеет зернистость разной степени выраженности.

В кишечнике обнаружены диатомовые водоросли.

***Riedelella dmitrievae* Timoshkin 2004**
(рис. 11)

Материал. Обнаружено три особи. Особи № 1–2: ТПФБ № BR_56–120716; №1: $x = 34$,

$y = 89$; № 2: $x = 32$, $y = 90$, от 12 июля 2016 г., р. Ангара, Богучанское водохранилище, разрез № 5: район близ пос. Новая Кежма: центр, $58^{\circ}57'35.7\text{ N}$, $101^{\circ}08'32.5\text{ E}$, гл. 35 м, серый ил с примесью детрита. Особь № 3: ТПФБ № BR_39–100716: $x = 27$, $y = 94$, от 10 июля 2016 г., р. Ангара, Богучанское водохранилище, разрез № 4: район близ р. Верхняя Речка и р. Нижняя Речка: правый берег, $58^{\circ}52'05.3\text{ N}$, $102^{\circ}23'53.9\text{ E}$, гл. 26 м, серо-коричневый ил и серо-желтый песок.

Микрофотографии. Коллекция микрофотографий “МИКРОТУРБЕЛЛЯРИИ ОЗЕРА БАЙКАЛ И ЕГО БАССЕЙНА”: папка “Kalyptorhynchia”: папка “Rhynchokarlingiidae”: папка “BR_Riedelella_dmitrievae”: папки “BR_RD № 1”–“BR_RD № 3”; 35 фотографий.

Описание. Длина тела 1415–1865, ширина – 805–1720 мкм. Глотка у особи № 1 диаметром 220 мкм. Туника хоботка тонкая (у всех особей деформирована), не гомогенная, в проксимальной части имеются мелкозернистые включения, дистальная часть туники гладкая. Крючья мужского копулятивного аппарата ковшевидные, длиной

80–100 мкм, с основаниями диаметром около 30–45 мкм, под которыми выражен перешеек (15–30 мкм); дистальное расширение достигает 55–75 мкм. Кокон особи № 1 желто-оранжевый, толщина его стенок 2–3 мкм. Поверхность кокона покрыта мелкими бороздками.

Сравнение. В целом, строение и размерные характеристики богучанских представителей вида сходны с таковыми экземпляра из Байкала. У особей № 1–2 строение базальных колец несколько отличается от голотипа из озера Байкал: на кольцах выражены игловидные (особь № 1) и лепестковидные отростки (рис. 11А–11F); строение крючьев особи № 3 сходно с единственным экземпляром вида из Байкала (рис. 11G–11I).

Примечания. В кишечнике обнаружены диатомовые водоросли.

Распространение. Оз. Байкал, близ пос. Большие Коты, мелководье напротив пади Жилище (гл. 40 м) (Timoshkin, 2004); р. Ангара, Богучанское водохранилище на мелководье близ пос. Новая Кежма (гл. 35 м) и мелководье близ р. Верхняя Речка и р. Нижняя Речка (гл. 26 м). Обитатель илистых и заиленных песчаных грунтов.

***Riedelella kravtsovae* Timoshkin 2004**
(рис. 12)

Материал. Найдено две особи. Особь № 1: ТПФБ № BR_56–120716: $x = 31, y = 86$, от 12 июля 2016 г., р. Ангара, Богучанское водохранилище, разрез № 5: район близ пос. Новая Кежма: центр, $58^{\circ}57'35.7$ N, $101^{\circ}08'32.5$ E, гл. 35 м, серый ил с примесью детрита. Особь № 2: ТПФБ № BR_40–100716: $x = 18, y = 92$, от 10 июля 2016 г., р. Ангара, Богучанское водохранилище, разрез № 4: район близ р. Верхняя Речка и р. Нижняя Речка: правый берег, $58^{\circ}52'05.3$ N, $102^{\circ}23'53.9$ E, гл. 26 м, серо-коричневый ил и серо-желтый песок.

Микрофотографии. Коллекция микрофотографий “МИКРОТУРБЕЛЛЯРИИ ОЗЕРА БАЙКАЛ И ЕГО БАССЕЙНА”: папка “Kalyptorhynchia”: папка “Rhynchokarlingiidae”: папка “BR_Riedelella_kravtsovae”: папки “BR_RK № 1”–“BR_RK № 2”; 16 фотографий.

Описание. Длина тела 690–1105, ширина 275–575 мкм. Глотка особи № 1 диаметром 155–170 мкм. Крючья длиной около 70 мкм, основания диаметром 25 мкм, перешеек шириной 12 мкм, дистальное расширение около 40 мкм (рис. 12А–12F). На дистальном расширении имеется зубчик (рис. 12D).

Сравнение. Основные морфологические признаки найденной особи соответствуют первоописанию.

Примечания. В кишечнике обнаружены диатомовые водоросли.

Распространение. Оз. Байкал, залив Лиственничный, мелководье близ Байкальского музея СО РАН (пос. Листвянка) (Timoshkin, 2004); р. Ангара, Богучанское водохранилище на мелководье близ пос. Новая Кежма (гл. 35 м) и мелководье близ р. Верхняя Речка и р. Нижняя Речка (гл. 25 м). Обитатель илистых и заиленных песчаных грунтов.

Согласно записям в полевом дневнике, который вела Зайцева Е.П., в ходе экспедиции также был найден экземпляр *Opisthocystis curvistylus* Timoshkin 1986, который утерян после прижизненного изучения. Особь была обнаружена 10 июля 2016 г., в р. Ангара, в Богучанском водохранилище, разрез № 4: район близ р. Верхняя Речка и р. Нижняя Речка: правый берег, $58^{\circ}52'05.3$ N, $102^{\circ}23'53.9$ E, гл. 26 м, серо-коричневый ил и серо-желтый песок.

Как правило, таксономический состав Kalyptorhynchia обычного озера, расположенного в Евразии, ограничен двумя–тремя видами (Tokinova et al., 2011; Токинова, Бердник, 2013). Однако в Богучанском водохранилище новые и субэндемичные виды байкальского по происхождению семейства Rhynchokarlingiidae формируют богатую и весьма необычную для пресных вод фауну. Это связано прежде всего с наличием гидрологической связи с Байкалом, а также – с упомянутым выше сходством гидрохимического состава вод Ангары (даже в нижнем ее течении) с байкальскими водами. Следует подчеркнуть, что большинство обнаруженных нами субэндемичных ринхокарлингиид в самом озере, где они и образовались, являются весьма редкими и известны по единичным экземплярам.

Особый интерес вызывает обнаружение новых видов ринхокарлингиид на весьма отдаленном от озера участке Ангаро-Енисейского бассейна. Касательно происхождения этих видов можно выдвинуть два предположения: они либо расселились из озера, где и образовались, либо сформировались в реке. Учитывая автохтонный характер происхождения семейства, расселение этих видов по Ангаре из Байкала весьма вероятно. Кроме того, выше нами продемонстрирована возможность расселения даже редких видов ринхокарлингиид. Однако мы не должны исключать и возможность формирования новых видов в Ангаре из предковых байкальских форм. Подтверждением этому является изменчивость особей вида *C. rudenkoi*, который обнаружен только в реке. При его первоописании был найден ряд переходных форм между байкальской *Cohenella semernoyi* Timoshkin 2004

и *C. rudenkoi*. Отмечено, что у некоторых особей один из пары крючьев более сходен с крючьями *C. semernoyi*, а второй — с крючьями *C. rudenkoi* (Тимошкин и др., 2010а: стр. 1032). Вероятно, данные виды филогенетически близки. Подобное морфологическое сходство с байкальскими видами можно найти и у новых таксонов (см. Дифференциальный диагноз).

В целом, из десяти видов калипторинхий, обитателей Богучанского водохранилища, три оказались новыми для науки (*Mariareuterella sibiriacovae*, *Riedelella microdentata*, *Rhynchokarlingia pentastylus*), а шесть (*Linella hamolaminae*, *Mariareuterella baekmanaе*, *Opisthocystis curvistylus*, *Riedelella dmitrievae*, *Riedelella kravtsovae*, *Rhynchokarlingia zemskayae*) впервые указаны для р. Ангара. Известно, что ринхокарлингииды — исходно эндемичное, автохтонное для Байкала семейство калипторинхий, насчитывающее 13 родов и более 65 видов (Timoshkin, 2004; Зайцева и др., 2022). Его происхождение и филогенетические связи неясны, ареал ограничен Байкалом и Ангарой. Удивительно, что многие виды семейства смогли освоить речные биотопы на столь большом удалении от озера. Представители второго семейства калипторинхий (Polycystididae) также дали в Байкале обильную радиацию (40 видов рода *Opisthocystis* Sekera 1911) (Тимошкин и др., 2009, 2010, 2010а, 2014; Зайцева и др., 2012). Представители данного семейства имеют космополитное распространение.

Неожиданным на этом фоне выглядит бедное таксономическое разнообразие ангарских Polycystididae. В пределах р. Ангара отмечено лишь четыре вида данного семейства, в т.ч. три вида рода *Opisthocystis* и вид *Gyratrix hermaphroditus* (Ehrensberg 1831). Единственным упоминанием находки этого космополитного вида в Ангаре остается статья Сибиряковой (1929), где приведены сведения о единственной особи, обнаруженной в пределах Иркутска. При этом на данный момент разнообразие ринхокарлингиид реки достигает 14 видов, что значительно превосходит разнообразие полицистидид. Причина данного феномена пока не выяснена и нуждается в дополнительных исследованиях.

Таким образом, уникальная фауна пресноводных эукалипторинхий оз. Байкал способна проникать в нижнее течение р. Ангара, где нами были обнаружены редкие и новые виды автохтонного для озера семейства Rhynchokarlingiidae. Слабая изученность речной системы Ангаро-Енисейского бассейна имеет обширный потенциал для исследования аборигенных популяций микротурбеллярий и раскрытия эволюционных процессов этой интереснейшей группы.

Буквенные обозначения на рисунках: *bp* — бульбус пениса, *ccn* — кокон, *ch* — крючья, *in* — кишечник, *oc* — глаза, *ph* — глотка, *pp* — папилла пениса, *rcr* — кутикулярная туника хоботка, *rh* — хоботок.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны сотрудникам лаборатории биологии водных беспозвоночных Лимнологического института СО РАН: Непокрытым А.В. и Мальнику В.В., а также аспиранту лаборатории гидрологии и гидрофизики Чернышеву М.С. за помощь в проведении полевых работ.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Написание статьи и оформление коллекции типов выполнено в рамках проекта № 0279–2021–007 “Комплексные исследования прибрежной зоны озера Байкал: многолетняя динамика сообществ под воздействием различных экологических факторов и биоразнообразия; причины и последствия негативных экологических процессов”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аров И.В., Шевелева Н.Г., Шабурова Н.И., Евстигнева Т.Д., 2004. Коловратки и низшие ракообразные высокогорных озер Восточной Сибири // Сибирская зоологическая конференция. Секция разнообразия и охрана животного мира. Беспозвоночные. Новосибирск. С. 11–12.
- Базикалова А.Я., 1957. Об амфиподах реки Ангары // Труды Байкальской лимнологической станции. Т. 15. С. 377–387.
- Вершинин Н.В., Сычева А.В., Сырыгина Ф.Ф., 1967. Рыбы и кормовые ресурсы бассейнов рек и водохранилищ Восточной Сибири // Труды Красноярского отделения Сибирского научно-исследовательского института рыбного хозяйства. Красноярск. Т. 9. С. 214–230.
- Гольшикина Р.А., Кожова О.М., Шульга Е.Л., 1973. Материалы к прогнозу гидробиологического режима Усть-Илимского водохранилища // Материалы по биологическому режиму Братского водохранилища. Иркутск. С. 40–57.
- Грезе В.Н., 1951. Байкальские элементы фауны как акклиматизационный фонд // Труды всесоюзного гидробиологического общества. М.: Изд-во АН СССР. Т. 3. С. 221–226.
- Грезе В.Н., 1954. О закономерностях распределения донной фауны р. Енисей // Труды проблемных и тематических совещаний ЗИН. Проблемы гидробиологии внутренних вод. М.: Изд-во АН СССР. Вып. 2. Ч. С. 68–74.
- Грезе В.Н., 1957. Основные черты гидробиологии озера Таймыр // Труды всесоюзного гидробиологического общества. М.: Изд-во АН СССР. Т. 8. С. 194–218.
- Евдонин Л.А., 1977. Хоботковые ресничные черви *Kalyptorhynchia* фауны СССР и сопредельных

- стран. Фауна СССР. Турбеллярии. Т. 1. № 1. Л.: Наука. 400 с.
- Зайцева Е.П., Кривороткин Р.С., Тимошкин О.А., 2022. Новые виды микроскопических псаммофильных турбеллярий родов *Coulterella*, *Cohenella* и *Linella* (Plathelminthes, Kalyptorhynchia, Rhynchokarlingiidae) из озера Байкал // Зоологический журнал. Т. 101. № 12. С. 1323–1336.
- Зайцева Е.П., Тимошкин О.А., Гуцол М.В., Лухнев А.Г., 2012. Новые, редкие и малоизученные виды родов *Opisthocystis* и *Gyratrix* (Plathelminthes, Turbellaria, Kalyptorhynchia) из озера Байкал // Зоологический журнал. Т. 91. № 6. С. 648–656.
- Клишко О.К., Казыкина С.М., 2004. О новой находке *Paratanytarsus baicalensis* (Tshern.) (Diptera, Chironomidae) в бассейне Верхнего Амура // Евразийский энтомологический журнал Т. 3. № 4. С. 333–336.
- Матафонов Д.В., 1999. Гаммариды бассейна реки Хилок // Материалы конференции “Устойчивое развитие: проблемы охраняемых территорий и традиционное природопользование в Байкальском регионе”. Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН. С. 176–177.
- Пирожников П.Л., 1937. Морские и байкальские элементы в фауне р. Енисея // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отделение биологии. М., Л.: Изд-во НКТП СССР Т. 46. Вып. 3. С. 165–171.
- Порфирьев А.Г., Королева А.Г., Зайцева Е.П., Кирильчик С.В., Тимошкин О.А., 2021. Планарии (Plathelminthes, Tricladida, Dendrocoelidae) байкальского происхождения в Богучанском водохранилище реки Ангара (Plathelminthes, Tricladida, Dendrocoelidae) // Зоологический журнал. Т. 100. № 3. С. 256–263.
- Порфирьева Н.А., 1977. Планарии озера Байкал. Новосибирск: Наука. 208 с.
- Сибирякова О.А., 1929. К фауне Turbellaria Rhabdocoelida реки Ангары // Русский гидробиологический журнал. Т. 8. № 8–9. С. 237–350.
- Сластников Г.С., 1940. К нахождению многоресничного червя *Manayunkia* в озерах бассейна р. Гыды // Природа. № 7. С. 75–77.
- Тимошкин О.А., Зайцева Е.П., Гуцол М.В., 2009. Новые виды микроскопических псаммофильных турбеллярий рода *Opisthocystis* (Plathelminthes, Turbellaria, Kalyptorhynchia) из озера Байкал // Зоологический журнал. Т. 88. № 4. С. 398–413.
- Тимошкин О.А., Зайцева Е.П., Гуцол М.В., Тереза Е.П., 2010. Новые и малоизученные виды рода *Opisthocystis* Sekera, 1911 (Plathelminthes, Turbellaria, Kalyptorhynchia: Polycystididae) из озера Байкал с предварительными данными об их кариотипах и “On Set Logger” сведениями о придонной температуре воды мелководной зоны Южного Байкала // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Новосибирск: Наука, Сибирское отделение. Т. II. Водоемы и водотоки Восточной Сибири и Северной Монголии. Кн. 2. С. 1105–1164.
- Тимошкин О.А., Попова О.В., Лухнев А.Г., Зайцева Е.П., 2014. Фауна и особенности распределения микротурбеллярий заплесковой зоны озера Байкал с описанием новых видов рода *Opisthocystis* (Plathelminthes, Turbellaria, Kalyptorhynchia) // Зоологический журнал. Т. 93. № 3. С. 412–425.
- Тимошкин О.А., Рожкова Н.А., Зайцева Е.П., 2010а. Разнообразие и экология свободноживущих ресничных червей (Plathelminthes, Turbellaria) реки Ангары и ее водосборного бассейна с описанием новых видов и новых мест находок видов Kalyptorhynchia (сем. Polycystididae и Rhynchokarlingiidae) байкальского происхождения // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Новосибирск: Наука, Сибирское отделение. Т. II. Водоемы и водотоки Восточной Сибири и Северной Монголии. Кн. 2. С. 1025–1039.
- Токинова Р.П., Бердник С.В., 2013. Ресничные черви (Plathelminthes, “Turbellaria”) озерной системы Кабан (г. Казань) // Ученые записки Казанского университета. Серия: Естественные науки. Т. 155. № 3. С. 195–207.
- Томилов А.А., Ербаева Э.А., Акиншина Т.В., Механикова И.В., Жарикова Л.К., Сахаровский С.И., 1978. Байкальские эндемики в зообентосе водохранилищ ангарского каскада // Гидробиологический журнал. Т. 14. № 5. С. 18–23.
- Томилов А.А., Ербаева Э.А., Механикова И.В., Акиншина Т.В., Жарикова Л.К. и др., 1977. Макрозообентос реки Ангары в Районе г. Ангарска // Биологические исследования водоемов Восточной Сибири. Иркутск: Изд-во Вост-Сиб. Правда. С. 44–70.
- Томилов А.А., Линевиц А.А., Гольшикина Р.А., Ербаева Э.А., Забаева И.Н., 1970. Формирование зообентоса водохранилищ ангарского каскада // Материалы научной конференции за 1969–1970 гг. Иркутск. Вып. 4 (биология). С. 5–7.
- Nasonov N.V., 1935. Ueber den Heliotropismus der Turbellaria rhabdocoelida des Baikalsees // Труды лаборатории экспериментальной зоологии и морфологии животных АН СССР. Т. 4. С. 195–204.
- Timoshkin O.A., 2004. Rhynchokarlingiidae – a new enigmatic group of Turbellaria Kalyptorhynchia (Plathelminthes, Neorhabdocoela) from Lake Baikal (East Siberia) with emendation of nine species, description of twelve new genera and fifty new species: example of “non-Darwinian evolution”? // Анн. список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Новосибирск: Наука, Сибирское отделение. Т. I. Кн. 2. С. 1344–1491.
- Timoshkin O.A., Kawakatsu M., 1996. Taxonomic revision of the genus *Diplosiphon* Evdonin, 1977 (Plathelminthes, Neorhabdocoela, Kalyptorhynchia), endemic to Lake Baikal, with the description of two new species, a new diagnosis of the genus *Diplosiphon* and establishment of *D. baicalensis* neotype // Bull. Fuji Women’s College. V. 34. № 2. P. 63–85.
- Tokenova R.P., Berdnik S.V., Ratushnyak A.A., 2011. First record of *Pontaralia beklemechevi* Mack-Fira, 1968 (Plathelminthes: Rhabdocoela: Kalyptorhynchia) from the Russian Federation // Zootaxa. № 2973. P. 66–68.

**THE FIRST DATA ON MICROTURBELLARIANS (PLATHELMINTHES,
RHABDITOPHORA) OF THE BOGUCHANSKY RESERVOIR.
1. KALYPTORHYNCHIA OF BAIKAL ORIGIN, WITH DESCRIPTIONS
OF THREE NEW SPECIES**

R. S. Krivorotkin^{1, *}, E. P. Zaytseva^{1, 2}, O. A. Timoshkin¹

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

²*Baikal Museum, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Akademicheskaya str., 1, Listvyanka.,
Irkutsk Region, 664000 Russia*

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

This series of reports is devoted to taxonomic investigations of the microturbellarian fauna (Plathelminthes, Rhabditophora) of the Boguchansky reservoir, lower flow of the Angara River, eastern Siberia. The first report provides information about ten species of Kalyptorhynchia (Rhynchokarlingiidae) previously described from Lake Baikal. Three of them are new species, all described in the present paper. The new species of Kalyptorhynchia belong to the genera *Mariareuterella* Timoshkin & Grygier 2005, *Riedeella* Timoshkin 2004 and *Rhynchokarlingia* Timoshkin et Mamkaev 2004, respectively. A species with five cuticular hooks in the male copulatory apparatus is discovered for the first time. The diagnosis of the genus *Rhynchokarlingia* is expanded. All species are found in the lower reaches of Angara River. *Rhynchokarlingiidae* is a family of kalyptorhynchian worms autochthonous in Baikal. It seems logical to assume that all newly described species are also of Baikal origin. Endemic Baikal Kalyptorhynchia are found for the first time in an area so remote (about 1400 km) from Lake Baikal. Our records significantly expand the distribution area of *Rhynchokarlingiidae*, with the Boguchanskoye reservoir of Angara River to be considered as the northern range limit of their distribution. Illustrated descriptions of nine species (including three new ones), comparisons with previously described taxa, information on distribution and brief ecological data are also given.

Keywords: Rhynchokarlingiidae, taxonomy, Baikal subendemics, Angara River, Lake Baikal

УДК 595.341.5(282.256.341)

ПЕРЕОПИСАНИЕ *MORARIA (BAIKALOMORARIA) WERESTSCHAGINI* *BORUTZKY 1949 (COPEPODA, HARPACTICOIDA, CANTHOCAMPTIDAE)* ИЗ ОЗЕРА БАЙКАЛ

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

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

*e-mail: atm171@mail.ru

Поступила в редакцию 16.04.2023 г.

После доработки 19.05.2023 г.

Принята к публикации 20.05.2023 г.

Данное сообщение является вторым из серии статей, посвященных переописанию представителей *Baikalomoraria* с применением современных методов исследования. На основе нового материала приведено иллюстрированное переописание самки и самца *Moraria (Baikalomoraria) werestschagini* Borutzky 1949 – довольно редкого эндемичного вида гарпактикоид из литоральной зоны озера Байкал. Поскольку типовые серии препаратов переписываемого вида были утеряны, возникла необходимость выделить неотип. Впервые с использованием сканирующего электронного микроскопа подробно изучена морфология данного вида; также впервые приведено описание ротовых конечностей и антеннул, значительно дополнено описание плавательных ног, показано строение генитального поля; представлены данные по морфологической изменчивости конечностей. В дополнение, нами кратко описаны пятые копеподитные стадии самца и самки. Обнаружено, что пятая копеподитная стадия самки имеет длинные апикальные щетинки на каудальных ветвях, в то время как половозрелые самки характеризуются короткими щетинками, более похожими на шипы.

Ключевые слова: пресноводные Harpacticoida, морфология, эндемик, Сибирь

DOI: 10.31857/S0044513423080032, **EDN:** GMIWHG

Представители рода *Moraria* Scott T. & Scott A. 1893 населяют пресные воды Голарктики. По ряду морфологических признаков род был разделен на два подрода: *Moraria* и *Baikalomoraria* Borutzky 1931 (Боруцкий, 1931). Согласно литературным данным, для Байкала описано 23 вида байкаломорарий, что составляет около 40% от общего видового богатства представителей рода. Изначально считалось, что представители подрода эндемичны для Байкала. Однако в 1972 г. один вид, *Moraria (Baikalomoraria) tomilovi* Borutzky 1972, определенно относящийся к *Baikalomoraria*, был найден в оз. Хубсугул (Монголия) (Боруцкий, 1972). Общепринято, что Хубсугул относится к так называемой Байкальской рифтовой зоне (Попова и др., 1989), с Байкалом озеро связано общей гидрографической сетью.

Подрод *Baikalomoraria* Borutzky 1931 по некоторым морфологическим признакам разделен Боруцким (1949) на две группы. Представители первой группы имеют округлые хитиновые утолщения на вершине проксимального сегмента эндоподита P2 самца, а особи видов второй группы на указанном месте имеют массивный зуб и “бо-

лее развитые эндоподиты P3 самца” (вероятно, автор имел в виду выраженный зуб на проксимальном сегменте). Кроме того, для видов данной группы характерна более глубокая и грубая зазубренность задних краев сомитов обоих полов. Самки, по крайней мере, двух видов данной группы имеют небольшой бугорок на вентральной стороне генитального сомита, предположительно участвующий в репродукции. В дальнейшем вторая группа была названа “группа *werestschagini*” (Боруцкий, 1952). На данный момент к этой группе относятся семь видов: *Moraria (Baikalomoraria) stylata* Borutzky 1949, *M. (B.) werestschagini* Borutzky 1949, *M. (B.) magna* Borutzky 1949, *M. (B.) coronata* Borutzky 1949, *M. (B.) linevitchi* Okuneva 1981, *M. (B.) mазepovi* Okuneva 1983 и *M. (B.) utulikensis* Evstigneeva 2001 (Боруцкий, 1949; Окунева, 1981, 1983; Evstigneeva, 2001). Все они являются весьма редкими и малочисленными, при этом, согласно полученным нами сведениям, все препараты типовых серий видов данной группы утеряны.

Цель данной статьи – переописание редкого эндемичного для Байкала вида *M. (B.) werestscha-*

gini, с выделением неотипа, и описание пятых копеподитных стадий самца и самки.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал был собран в ходе экспедиционных работ в Дагарской губе, расположенной в северной котловине оз. Байкал. Методика отбора и обработки проб, приготовления и исследования тотальных препаратов, подготовки рисунков и изображений с помощью сканирующего электронного микроскопа, а также используемая при описании терминология приведены в предшествующих публикациях (Алексеева и др., 2023; Алексеева и др., в печати). Исследование препаратов проводилось на микроскопах Olympus CX21, Nikon Optiphot-2. Фотографии выполнены на сканирующем электронном микроскопе (СЭМ) FEI Company Quanta 200.

Тотальные препараты в жидкости Фора–Берлезе (аббревиатура ТПФБ – от “тотальные препараты в жидкости Фора–Берлезе”) с препарированными особями гарпактикоид имеют нумерацию следующего вида: № Н1/1–01–060618, где Н1 – номер особи на предметном стекле, 1 – номер препарата (предметного стекла) из пробы, 01 – номер обработанной пробы, 060618 – дата отбора пробы.

Сокращения, используемые в тексте и обозначениях на рисунках, согласно Huys, Voxshall (1991): Р1–Р6 – плавательные ножки 1–6, э – эстетаск.

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

РЕЗУЛЬТАТЫ

Семейство **Canthocamptidae** Brady 1880

Род *Moraria* Scott A. & Scott T. 1893

Подрод *Baikalomoraria* Borutzky 1931

Moraria (Baikalomoraria) werestschagini

Borutzky 1949

(рис. 1–17)

Материал исследования. **Неотип № 3** самка: ТПФБ № Н1/1–01–240921: озеро Байкал (северная котловина), губа Дагарская (55°39'12.1" N, 109°54'47.9" E), глубина 10 м, песок.

Дополнительный материал: 4 ♀♀: № 1–4 ♀♀: ТПФБ № Н1/2–5–01–240921; 5 ♂♂: № 1–5 ♂♂: ТПФБ № Н1/6–10–01–240921; 2 ♀♀ пятой копеподитной стадии: № 1–2 ♀♀: ТПФБ № Н1/11–12–01–240921; 2 ♂♂ пятой копеподитной стадии: № 1–2 ♂♂: ТПФБ № Н1/13–14–01–240921. Все особи собраны там же, где и неотип.

О п и с а н и е. Самка (рис. 1–7).

Тело (рис. 1а–1б). Длина от кончика рострума до дистального края каудальных ветвей составляет 680–785 мкм (среднее 725 мкм, $n = 5$). Цвет белый. Нукальный орган овальный, расположен в углублении по центру цефалосомы. Интегумент с рельефом в виде многочисленных округлых углублений сенсиллами и рядами шипиков. Рельеф хорошо выражен в основном на цефалосоме и роструме (рис. 3а–3с). Сомиты, несущие Р2 и Р3, с нукальными органами по бокам. Задние края сомитов грубо и глубоко зазубрены.

Рострум (рис. 3с–3д, 4а) размером 40–45 мкм (среднее 42 мкм, $n = 6$), треугольный, имеет продольный киль с нижней стороны и одну пару сенсилл.

Генитальный двойной сомит (рис. 2а–2с, 3f) в 1.3 раза шире своей длины, с рядами шипиков на дорсальной стороне и группами шипиков на вентральной стороне. Генитальное поле (рис. 5а) расположено в верхней части сомита. Копулятивная пора ведет к короткому семенному протоку, семенные сосуды крупные. Рудиментарная Р6 в виде одной щетинки (вероятно, голой). На сомите имеется желто-коричневое образование под копулятивной порой, предположительно участвующее в репродукции (рис. 3f).

Свободные абдоминальные сомиты (рис. 2а–2с) с рядами тонких шипиков на заднем крае вентральной стороны и рядами мелких шипиков на дорсальной и латеральных сторонах. Задний край терминального сомита окаймлен шипиками. Анальная пластинка полукруглая с мелкими зубчиками. Анальное отверстие расположено терминально между каудальными ветвями, анальная бахрома глубоко надрезана, образует лопасти из щетинок.

Каудальные ветви (рис. 2а–2с, 3е) чуть длиннее терминального сомита и в два раза длиннее своей наибольшей ширины. Дорсальная сторона с продольным килем, наружная часть которого продолжается до основания апикальных щетинок, внутренняя образует мощный шип, у основания которого крепится VII щетинка. На дистальном конце ветвей у основания апикальных щетинок имеется ряд шипиков с вентральной стороны. I и II щетинки расположены в конце первой трети, III – в конце второй трети латерального края; IV щетинка короткая и голая либо несет мелкие тонкие шипики; V щетинка в виде мощного шипа; VI щетинка короткая и голая; VII щетинка на двойном цоколе.

Антеннулы (рис. 4а) 7-сегментные. Первый сегмент самый широкий, с одной щетинкой и одним рядом шипиков с передней стороны. Второго сегмента с девятью щетинками, одна из них с цоколем. Третий сегмент с шестью щетинками, две из них с цоколем. Четвертый сегмент с одной сво-

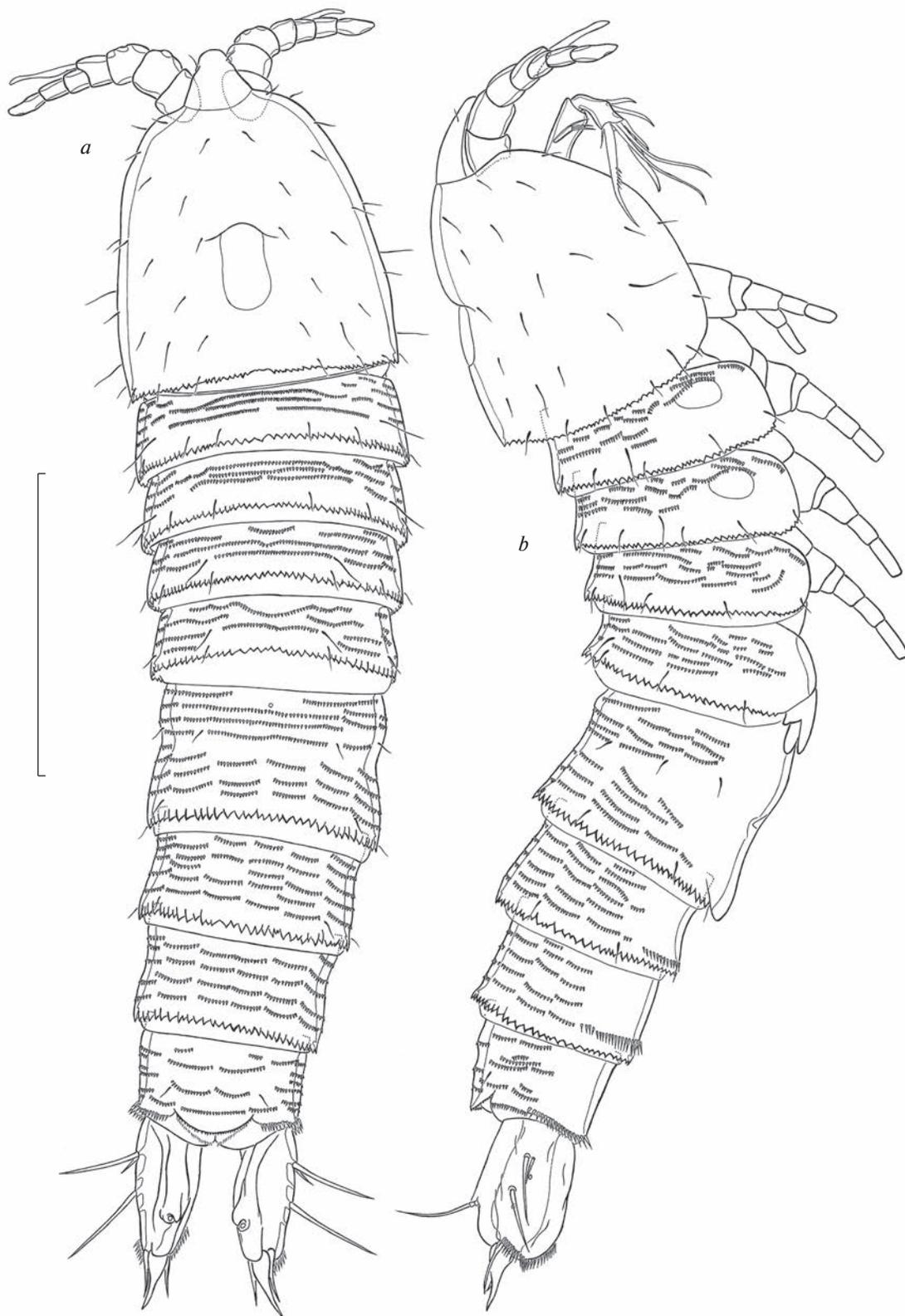


Рис. 1. *Moraria (Baikalomoraria) werestschagini*, самка, внешний вид: *a* – дорсально, *b* – латерально. Масштаб 200 мкм.

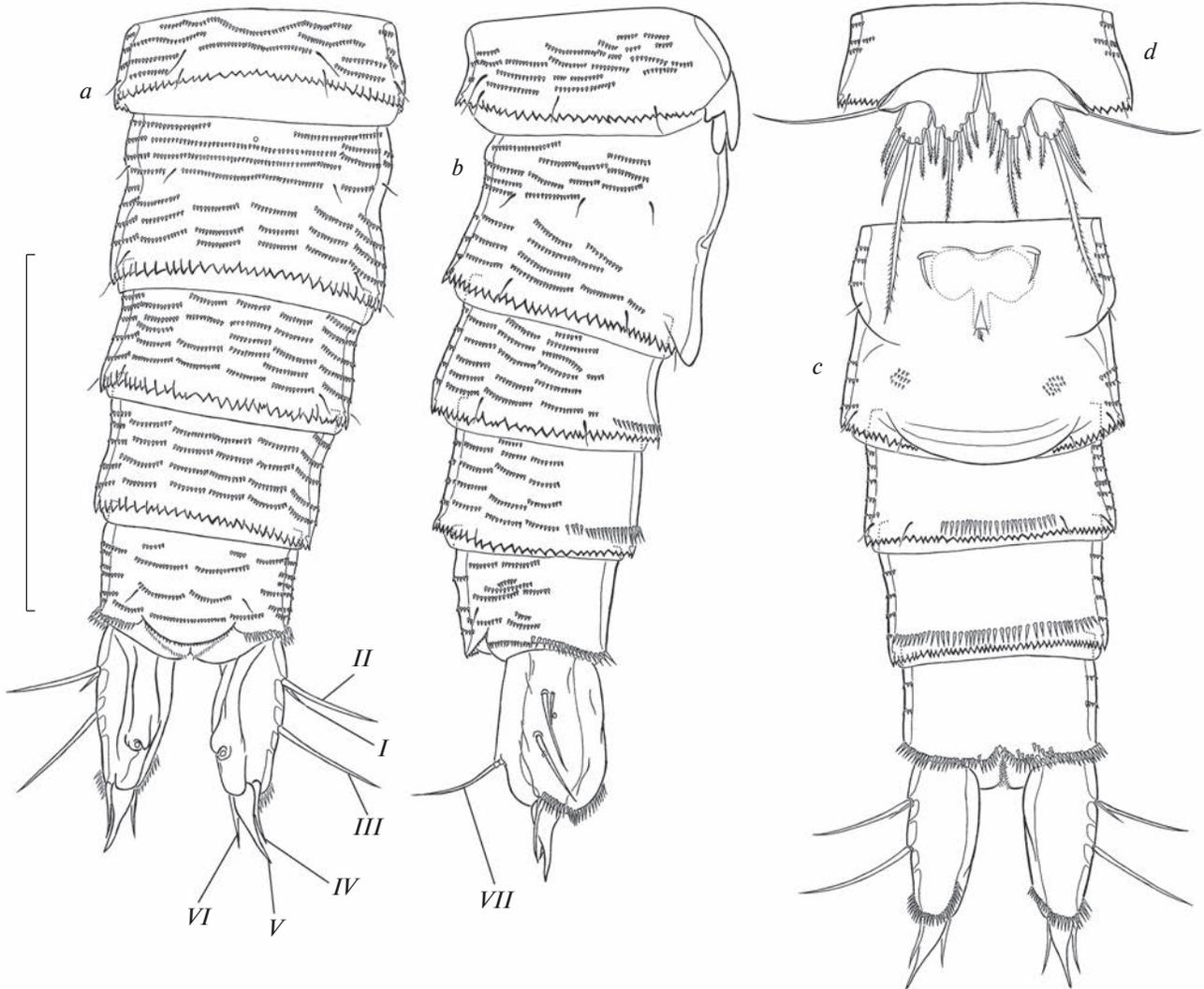


Рис. 2. *Moraria (Baikalomoraria) werestschagini*, самка: *a* – abdomen с P5-несущим сомитом, дорсально; *b* – abdomen с P5-несущим сомитом, латерально; *c* – abdomen, вентрально; *d* – P5-несущий сомит, вентрально. I–VII – фуркальные щетинки. Масштаб 200 мкм.

бодной щетинкой и сросшимися в основании щетинкой и эстетаском. Пятый сегмент с одной щетинкой с цоколем. Шестой сегмент с тремя щетинками. Седьмой сегмент с семью щетинками и акротеком. Формула вооружения: 1-[1], 2-[9], 3-[6], 4-[1+(1+э)], 5-[1], 6-[3], 7-[7 + акротек]. Щетинки, имеющие цоколи в основании, присутствуют на сегментах 2-(1), 3-(2), 5-(1) и 7-(6).

Антенны (рис. 4*b*). Кокса с рядом шипиков. Аллобазис голый; абексоподальные щетинки унипиннатные. Экзоподит односегментный с тремя мелкооперенными щетинками. Свободный эндоподальный сегмент в средней части имеет два мощных шипа и два ряда шипиков, расположенных фронтально; в апикальной части два шипа, две коленчатые (геникулирующие) щетинки, од-

на оперенная и одна короткая щетинки, а также ряд шипиков.

Ламбрум (рис. 4*c–4d*) ромбовидный, на дистальном крае внешней стороны ряд длинных волосков, на внутренней стороне ряд шипиков и мелкие зубчики, расположенные как на рисунке.

Мандибулы (рис. 5*b*). Кокса крепкая, гнатобаза с хорошо развитыми округлыми раздвоенными зубами и унипиннатной щетинкой, *pars incisiva* на фронтальной стороне, на проксимальном конце коксы полукруглый ряд шипиков. Пальпа двучленная, базис несет ряд шипиков, эндоподит с четырьмя апикальными щетинками.

Максиллулы (рис. 5*c–5d*). Прекокса с рядом шипиков на дистальном крае. Прекоксальный артрит с семью шипами (один из которых воору-

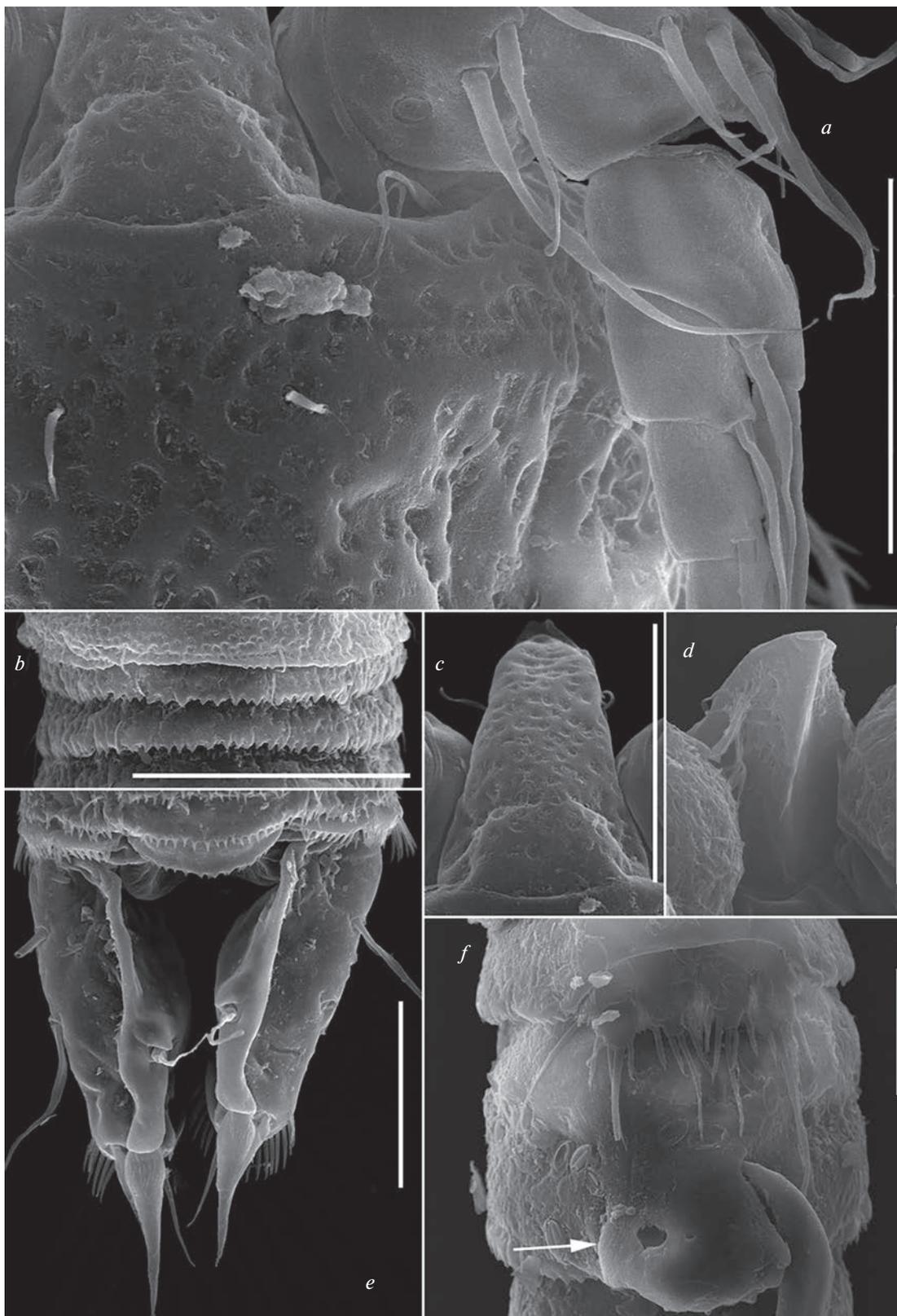


Рис. 3. *Moraria (Baikalomoraria) werestschagini*, самка: *a* – цефалосома в районе роострума, дорсально; *b* – задние края сомитов с первого по третий, дорсально; *c* – роострум, дорсально; *d* – роострум, вентрально; *e* – каудальные ветви, дорсально; *f* – P5 и двойной генитальный сомит, стрелкой показан бугорок. Масштаб, мкм: *a, c, d* – 40; *b* – 100; *e, f* – 50.



Рис. 4. *Moraria (Baikalomoraria) werestschagini*, самка: *a* – антеннула и рostrум, дорсально; *b* – антенна, фронтально; *c* – ламбрум, внешняя сторона; *d* – ламбрум, внутренняя сторона. Масштаб 100 мкм.

жен) и одной щетинкой; на фронтальной стороне имеется две щетинки. Коксальный эндит с двумя голыми щетинками. Аллобазис с тремя щетинками (одна из которых перистая) на дистальном крае и пятью щетинками на внешнем крае.

Максиллы (рис. 5e–5f). Синкокса с двумя эндитами, которые несут по три унипиннатные щетинки; на внешнем крае два ряда шипиков. Аллобазис в виде мощного когтя с шипиками, с одной щетинкой на фронтальной стороне, одной щетинкой и пóрой на каудальной. Эндоподит маленький, несет две щетинки.

Максиллипеды (рис. 5g). Синкокса с унипиннатной щетинкой на дистальном выступе и двумя рядами шипиков. Базис с рядом шипиков на фронтальной стороне и двумя рядами маленьких

шипиков. Эндоподит несет мощный коготь и щетинку.

Р1 (рис. 6a). Интеркоксальный склерит вогнутый. Прекокса с рядом шипиков по внешнему краю. Кокса прямоугольная, с рядами шипиков по внешнему краю и на передней стороне. Базис с рядами шипиков у основания двух шипов и эндоподита и одной пóрой. Экзоподит трехсегментный, на каждом сегменте есть ряд шипиков, идущий с внешнего на передний дистальный край; проксимальный и медиальный сегменты с шипом на внешнем дистальном углу; дистальный сегмент с четырьмя элементами (один шип и три щетинки, подкрученные в дистальной части). Эндоподит двухсегментный, на каждом сегменте есть ряд шипиков, идущий с внешнего на передний дистальный край; проксимальный сегмент с од-

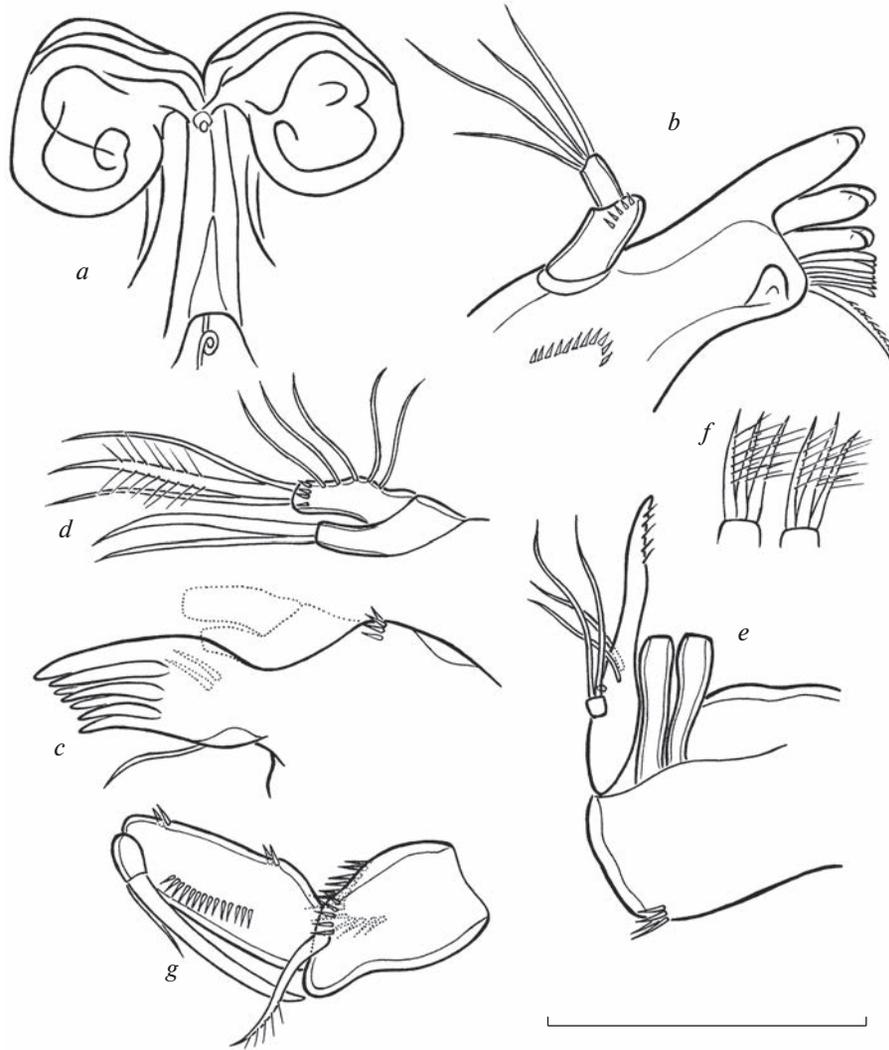


Рис. 5. *Moraria (Baikalomoraria) werestschagini*, самка: *a* – генитальное поле; *b* – мандибула, фронтально; *c* – прекокса максиллулы, фронтально; *d* – кокса и аллобазис максиллулы, фронтально; *e* – максилла, каудально; *f* – щетинки на синкоксальных эндитах максиллы, каудально; *g* – максиллипод, фронтально. Масштаб 50 мкм.

ной щетинкой; дистальный сегмент с тремя элементами (короткая внутренняя и две длинные щетинки, подкрученные дистальной части).

Р2 (рис. 6*b*). Интеркоксальный склерит вогнутый. Прекокса с рядом шипиков. Кокса прямоугольная, с рядами шипиков на внешнем крае и на передней стороне. Базис с внешним шипом и двумя рядами шипиков у основания шипа и эндоподита и одной порой. Экзоподит трехсегментный, каждый сегмент с рядом шипиков, который идет от внешнего к переднему дистальному краю; проксимальный и медиальный сегменты с шипом на внешнем дистальном углу; дистальный сегмент с четырьмя элементами (два внешних шипа, апикальная и внутренняя щетинки). Эндоподит двухсегментный; проксимальный сегмент со ще-

тинкой на внутреннем крае и рядом шипиков на внешнем крае; дистальный сегмент с рядом шипиков на внешнем крае и тремя элементами (три апикальные щетинки).

Р3 (рис. 7*a*). Интеркоксальный склерит вогнутый. Прекокса, протоподит и экзоподит как на Р2; базис с голой внешней щетинкой. Эндоподит двухсегментный; проксимальный сегмент со щетинкой и коротким рядом шипиков на внутреннем крае и рядом шипиков на внешнем крае; дистальный сегмент с рядом шипиков на внешнем крае и четырьмя элементами (одна внутренняя и три апикальные щетинки).

Р4 (рис. 7*b*). Интеркоксальный склерит в форме полумесяца. Прекокса, протоподит и экзоподит как на Р2; базис с голой внешней щетинкой.

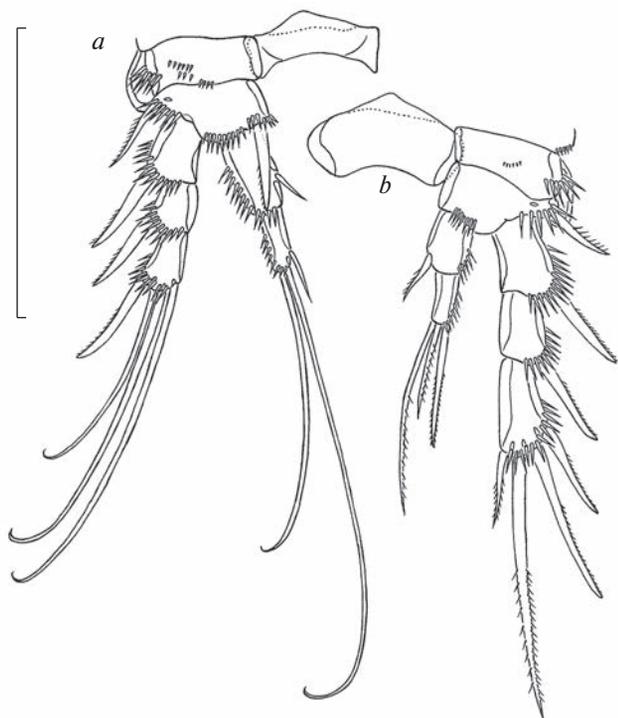


Рис. 6. *Moraria (Baikalomoraria) werestschagini*, самка: *a* – P1, передняя сторона; *b* – P2, передняя сторона. Масштаб 100 мкм.

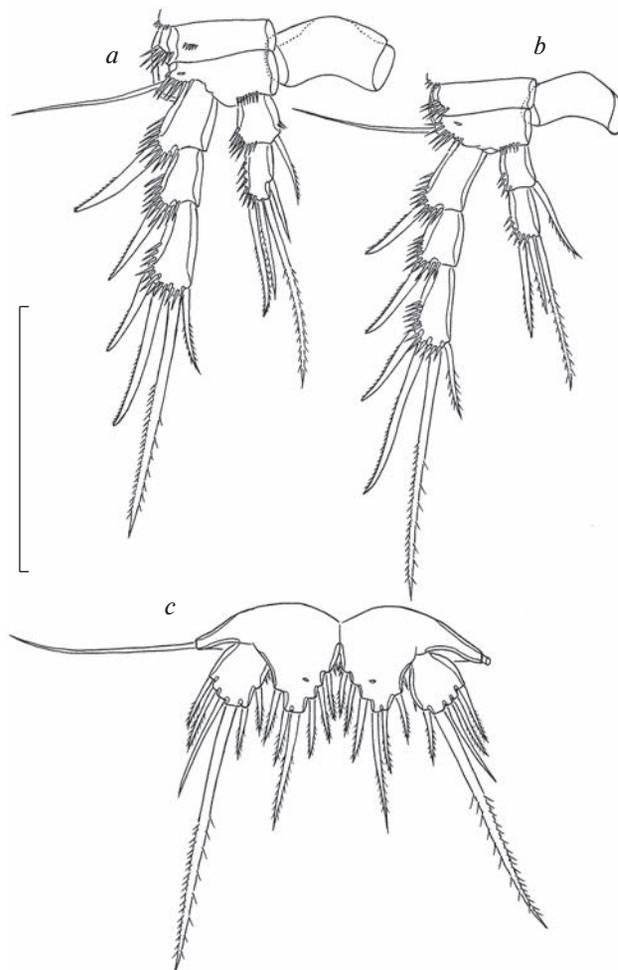


Рис. 7. *Moraria (Baikalomoraria) werestschagini*, самка: *a* – P3, передняя сторона; *b* – P4, передняя сторона; *c* – P5, передняя сторона. Масштаб 100 мкм.

Эндоподит двухсегментный; проксимальный сегмент со щетинкой на внутреннем крае и рядом шипиков на внешнем крае; дистальный сегмент с рядом шипиков на внешнем крае и тремя элементами (три апикальные щетинки).

Формула вооружения плавательных ног представлена в табл. 1.

P5 (рис. 7*c*). Базиэндоподит треугольный, с внешней щетинкой, одной порой и шестью щетинками; на внутреннем и внешнем краях несколько шипиков (или без них). Экзоподит круглый с пятью или шестью элементами (один или два внутренних шипа, две апикальные щетинки,

длинная из которых оперена, и один или два внешних шипа).

С а м е ц (рис. 8–12).

Тело (рис. 8*a*–8*b*). Длина от кончика рострума до дистального края каудальных ветвей составляет 600–660 мкм (среднее 625 мкм, $n = 5$). Форма, цвет, строение интегумента как у самки.

Таблица 1. Формула вооружения плавательных ног (по: Lang, 1934) *Moraria (Baikalomoraria) werestschagini*

Нога	Экзоподит	Эндоподит	
		самка	самец
P1	0; 0; 3,1	1; 1,2	1; 1,2
P2	0; 0; 2,2	1; 3	1,1 зуб; 2
P3	0; 0; 2,2	1; 1,3 или 3	1,1 зуб; апофиза, 2
P4	0; 0; 2,2	1; 3	1; 3,2

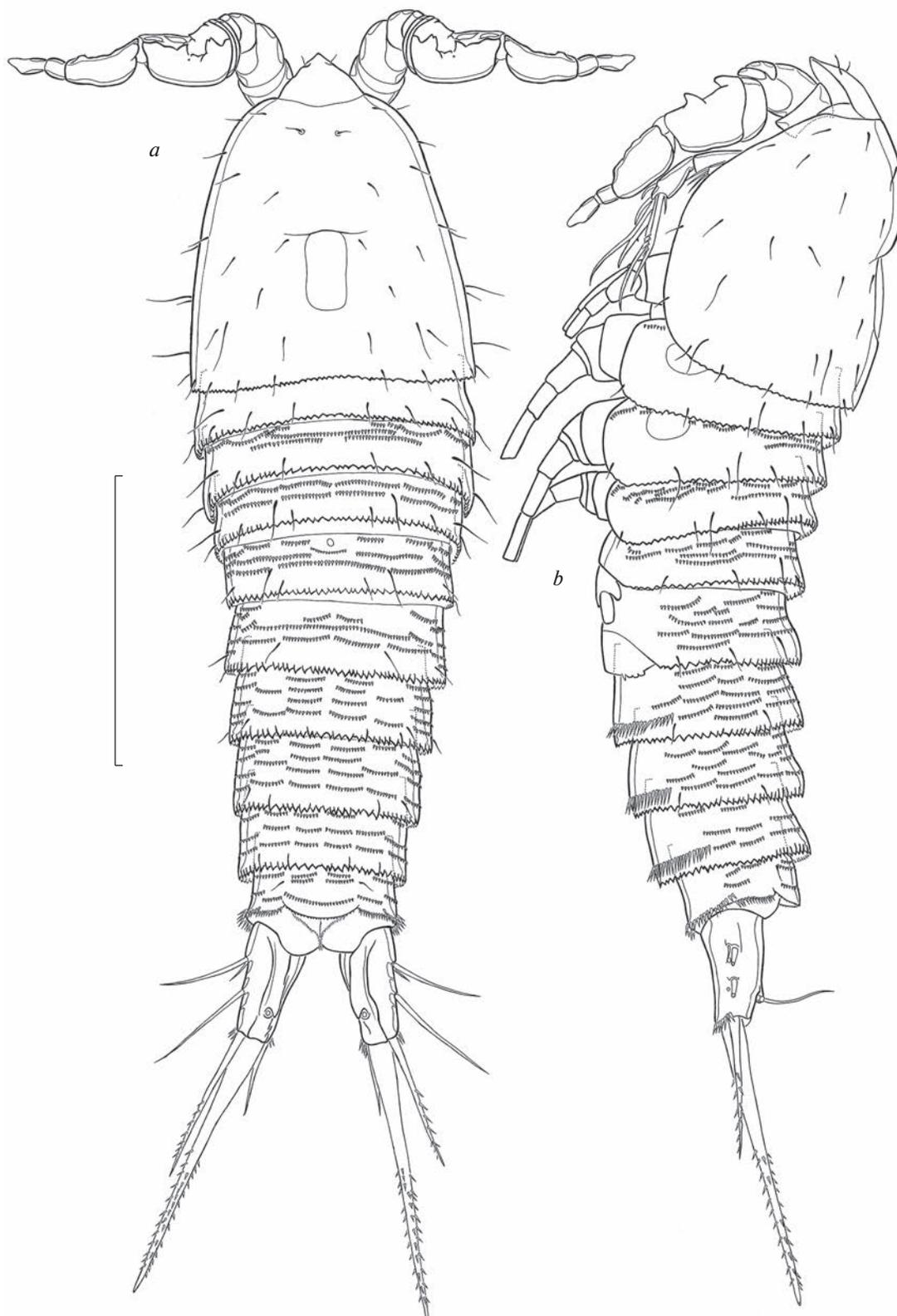


Рис. 8. *Moraria (Baikalomoraria) werestschagini*, самец, внешний вид: *a* — дорсально, *b* — латерально. Масштаб 200 мкм.

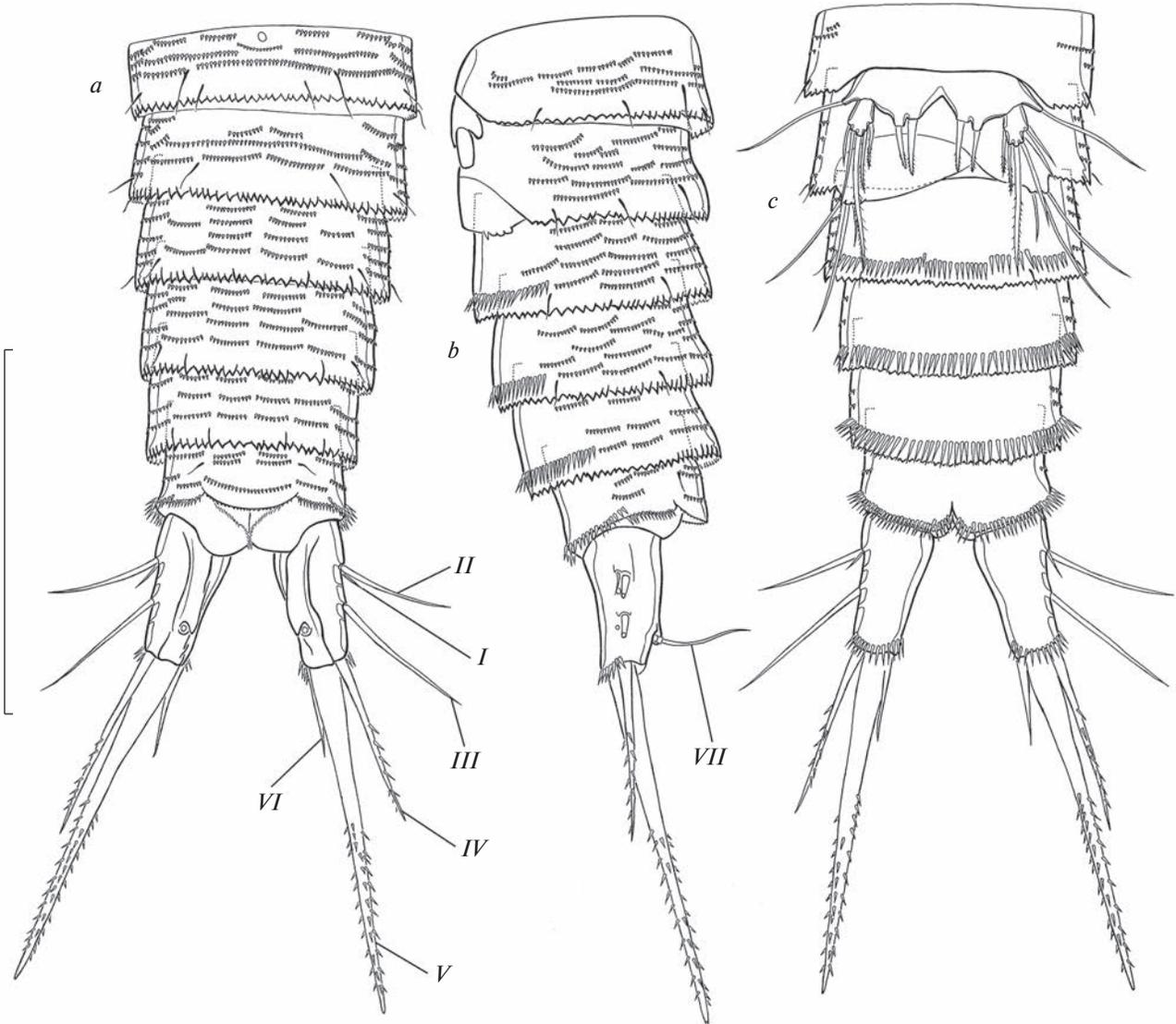


Рис. 9. *Moraria (Baikalomoraria) werestschagini*, самец, abdomen с P5-несущим сомитом: *a* – дорсально, *b* – латерально, *c* – вентрально. I–VII – фуркальные щетинки. Масштаб 200 мкм.

Рострум (рис. 10*a*, 10*b*) размером 40–43 мкм (среднее 41 мкм, $n = 5$), треугольный, имеет продольный киль с нижней стороны и одну пару сенсилл.

Абдоминальные сомиты (рис. 9*a*–9*c*) как у самки, но несут более мощные ряды шипиков на задних краях с вентральной стороны.

Каудальные ветви (рис. 9*a*–9*c*, 12*d*) более стройные, чем у самки. IV щетинка чуть длиннее каудальных ветвей и вооружена шипиками. V щетинка в 2.3 раза длиннее каудальных ветвей, в виде длинного мощного шипа, вооруженного шипиками.

Антеннулы (рис. 10*a*–10*k*) 10-сегментные, гаплоцерные с геникуляцией между седьмым и восьмым сегментами. Первый сегмент с одной ще-

тинкой и рядом шипиков (рис. 10*c*). Второй сегмент с девятью щетинками, одна из которых с цоколем (рис. 10*c*). Третий сегмент с восемью щетинками, одна из них с цоколем (рис. 10*d*). Четвертый сегмент – небольшой, с двумя щетинками (рис. 10*e*). Пятый сегмент немного вздутый, с семью щетинками, из которых одна унипиннатная, две срослены с сегментом в основании (унипиннатные) (рис. 10*f*), и сросшимися в основании щетинкой и эстетаском. Шестой сегмент с одной длинной и одной короткой унипиннатной щетинками (рис. 10*g*). Седьмой сегмент с одной голой щетинкой с цоколем, одной унипиннатной щетинкой, одним зубчатым отростком; в углублении сегмента имеется три зубовидных выступа; дорсальный край сегмента с двумя зазубренными

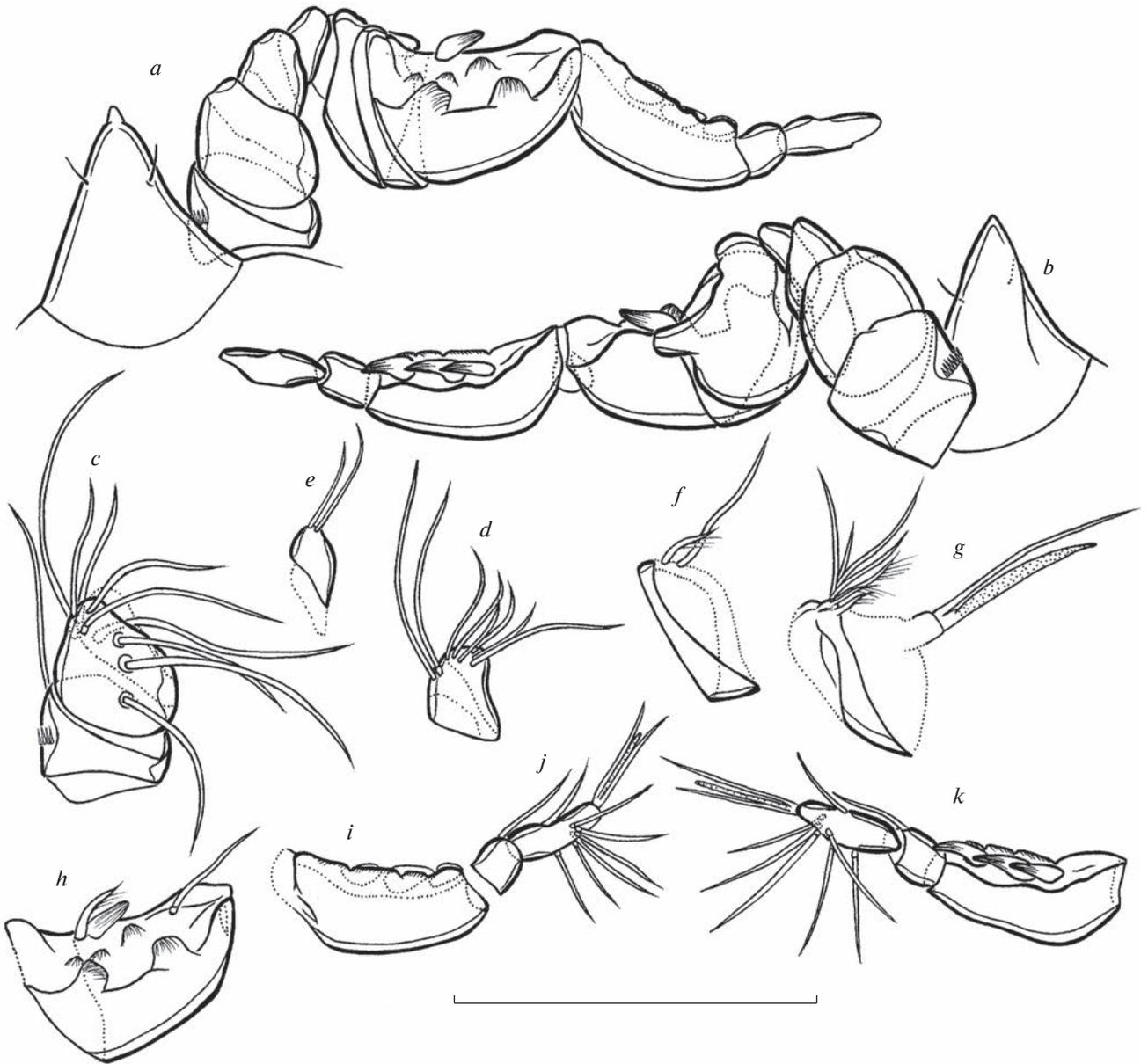


Рис. 10. *Moraria (Baikalomoraria) werestschagini*, самец, антеннула: *a* – дорсально; *b* – вентрально; *c* – первый и второй сегменты, дорсально; *d* – третий сегмент, дорсально; *e* – четвертый сегмент, дорсально; *f* – пятый сегмент, дорсально; *g* – шестой сегмент, дорсально; *h* – седьмой сегмент, дорсально; *i* – восьмой сегмент, дорсально; *j* – девятый и десятый сегменты, дорсально; *k* – восьмой, девятый и десятый сегменты, вентрально. Масштаб 100 мкм.

выступами (рис. 10*h*). Восьмой сегмент с тремя зубчатыми отростками; дорсальный край имеет зазубренную поверхность (рис. 10*i*, 10*k*). Девятый сегмент с одной щетинкой (рис. 10*j*, 10*k*). Десятый сегмент с семью щетинками, из которых шесть с цоколем, и акротеком (рис. 10*j*, 10*k*). Формула вооружения: 1-[1], 2-[9], 3-[8], 4-[2], 5-[4 + 1 унипиннатная + 2 базально сросшие унипиннатные + (1 + э)], 6-[1 + 1 унипиннатная], 7-[1 + 1 унипиннатная + 1 зубчатый отросток], 8-[3 зубчатых отростка], 9-[1], 10-[7 + акротек]. Щетинки с

цоколями присутствуют на сегментах 2-(1), 3-(1), 7-(1) и 10-(6).

Антенны, губа, мандибулы, максиллулы, максиллы, максиллипеды, P1, протоподиты и экзоподиты P2–P4 как у самки.

P2 (рис. 11*a*, 12*a*). Эндоподит двухсегментный; проксимальный сегмент широкий, с короткой щетинкой на внутреннем крае и массивным зубовидным выростом на внутреннем дистальном углу; дистальный сегмент с одной унипиннатной и одной бипиннатной щетинками.

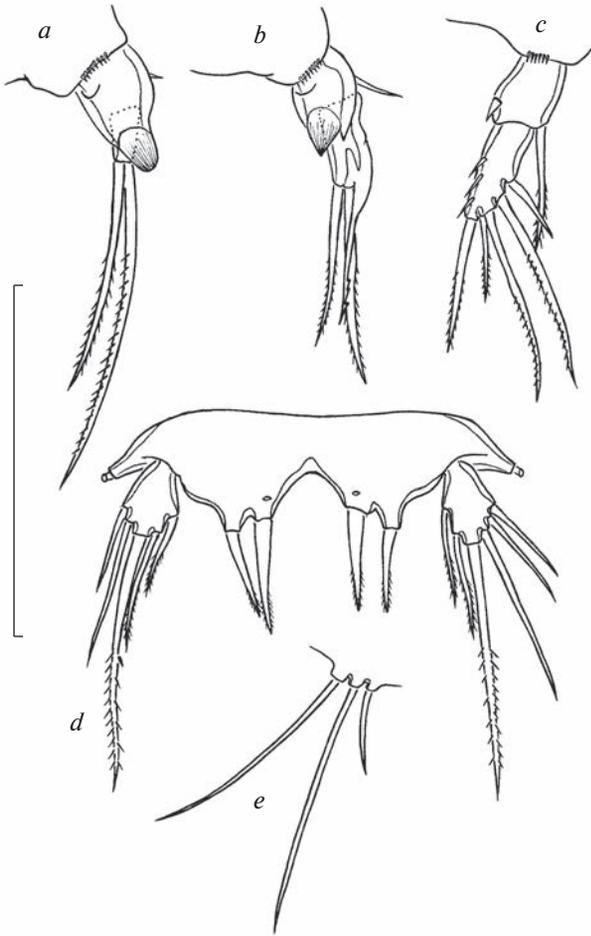


Рис. 11. *Moraria (Baikalomoraria) werestschagini*, самец: *a* – эндоподит P2, передняя сторона; *b* – эндоподит P3, передняя сторона; *c* – эндоподит P4, передняя сторона; *d* – P5, передняя сторона; *e* – P6, передняя сторона. Масштаб 100 мкм.

P3 (рис. 11*b*, 12*b*). Эндоподит двухсегментный; проксимальный сегмент со щетинкой на внутреннем крае и мощным зубовидным выростом и небольшим зубовидным выростом на дистальном углу; дистальный сегмент с зазубренной на конце апофизой, длина которой превышает длину сегмента в полтора раза, и двумя апикальными щетинками.

P4 (рис. 11*c*, 12*c*). Эндоподит двухсегментный; проксимальный сегмент со щетинкой на внутреннем крае и одним шипиком на внешнем крае; дистальный сегмент с тремя шипиками на внешнем крае, тремя щетинками на внутреннем крае (две из них с крупными шипиками) и двумя апикальными щетинками.

P5 (рис. 11*d*) базально срослены. Базиэндоподит с внешней щетинкой, двумя оперенными шипами в апикальной части и одной порой. Экзоподит почти овальный, с пятью–шестью щетинками, из которых три внутренние оперены.

P6 (рис. 11*e*) срослены с сомитом, на каждой ножке три голые щетинки. Пластинка покрывает функционирующий гонопор.

Кроме половозрелых самок и самцов, в пробе были обнаружены особи пятых копеподитных стадий. Отметим, что количество рачков копеподитных стадий было сопоставимо с таковым половозрелых. В связи с этим определение ювенильных стадий, особенно поздних копеподитов, является весьма полезным для дальнейшего учета численности данного вида.

Пятая копеподитная стадия.

Самка (рис. 13–14, 16*a*). Тело состоит из девяти сомитов. Каудальные ветви как у взрослой самки, но имеют развитые и вооруженные IV и V щетинки. Антеннулы 6-сегментные. Экзоподиты P1–P4 трехсегментные, эндоподиты двухсегментные; P5 срослены базально; базиэндоподит несет четыре щетинки и два шиповидных выроста; экзоподит слит с базиэндоподитом, несет пять щетинок, вторая от внутреннего края из которых оперена. P6 срослена с задним краем сомита и несет два коротких шиповидных выроста и одну короткую щетинку.

Самец (рис. 15, 16*b–16i*). Тело состоит из девяти сомитов. Каудальные ветви как у взрослого самца. Антеннулы 7-сегментные. Экзоподиты как у пятой копеподитной стадии самки. Эндоподиты схожи с таковыми у взрослого самца, за исключением эндоподита P3, который состоит из трех сегментов. P5 и P6 имеют такое же вооружение, как у взрослого самца; экзоподит P5 слит с базиэндоподитом.

Изменчивость.

Как уже упоминалось выше, этот вид относится к числу редких. Всего в нашем материале было обнаружено по 7 взрослых самок и самцов, а также четыре рачка пятой копеподитной стадии. По две особи обоего пола использованы для исследований с помощью СЭМ. Соответственно, материал для изучения изменчивости вооружения конечностей, к сожалению, был ограничен. Изменчивость этих структур изучена для 5 особей каждого пола. В связи с ограниченностью материала мы не смогли проследить, какой тип вооружения дистального конца каудальных ветвей наиболее распространен у *M. (B.) werestschagini*. По этой же причине мы воздерживаемся от комментариев о возможной таксономической значимости этого признака.

Самка. Самки данного вида имеют некоторую вариабельность в длине и форме V щетинки каудальных ветвей. Например, у самки № 3 данная щетинка вдвое короче (рис. 17*e–17h*). У некоторых особей (самки № 1 и № 4) IV щетинка каудальных ветвей, во-первых, имеет разную

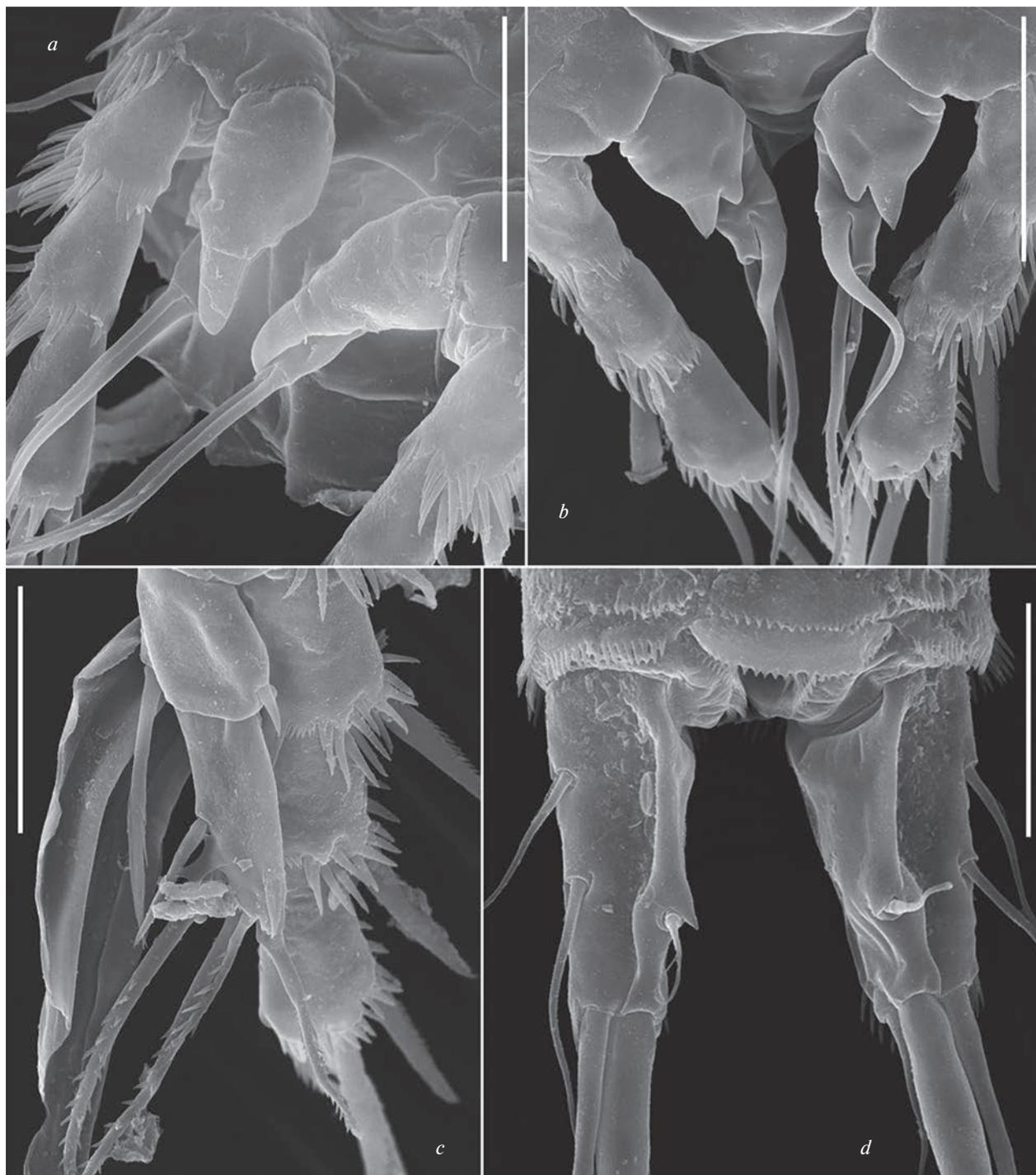


Рис. 12. *Moraria (Baikalomoraria) werestschagini*, самец: *a* – эндоподиты P2, передняя сторона; *b* – эндоподиты P3, передняя сторона; *c* – эндоподит P4, передняя сторона; *d* – каудальные ветви, дорсально. Масштаб, мкм: *a, b* – 40; *c* – 30; *d* – 50.

длину, во-вторых, вооружена парой шипиков (рис. 17e–17h).

Две самки на дистальных сегментах обоих эндоподитов P3, помимо трех апикальных, имеют дополнительную внутреннюю щетинку (рис. 7a,

17i). В то же время, самка № 2 пятой копепоидитной стадии имеет латеральную щетинку только на одном из эндоподитов, остальные особи (4 самки) имеют только три апикальные щетинки на обеих ветвях.

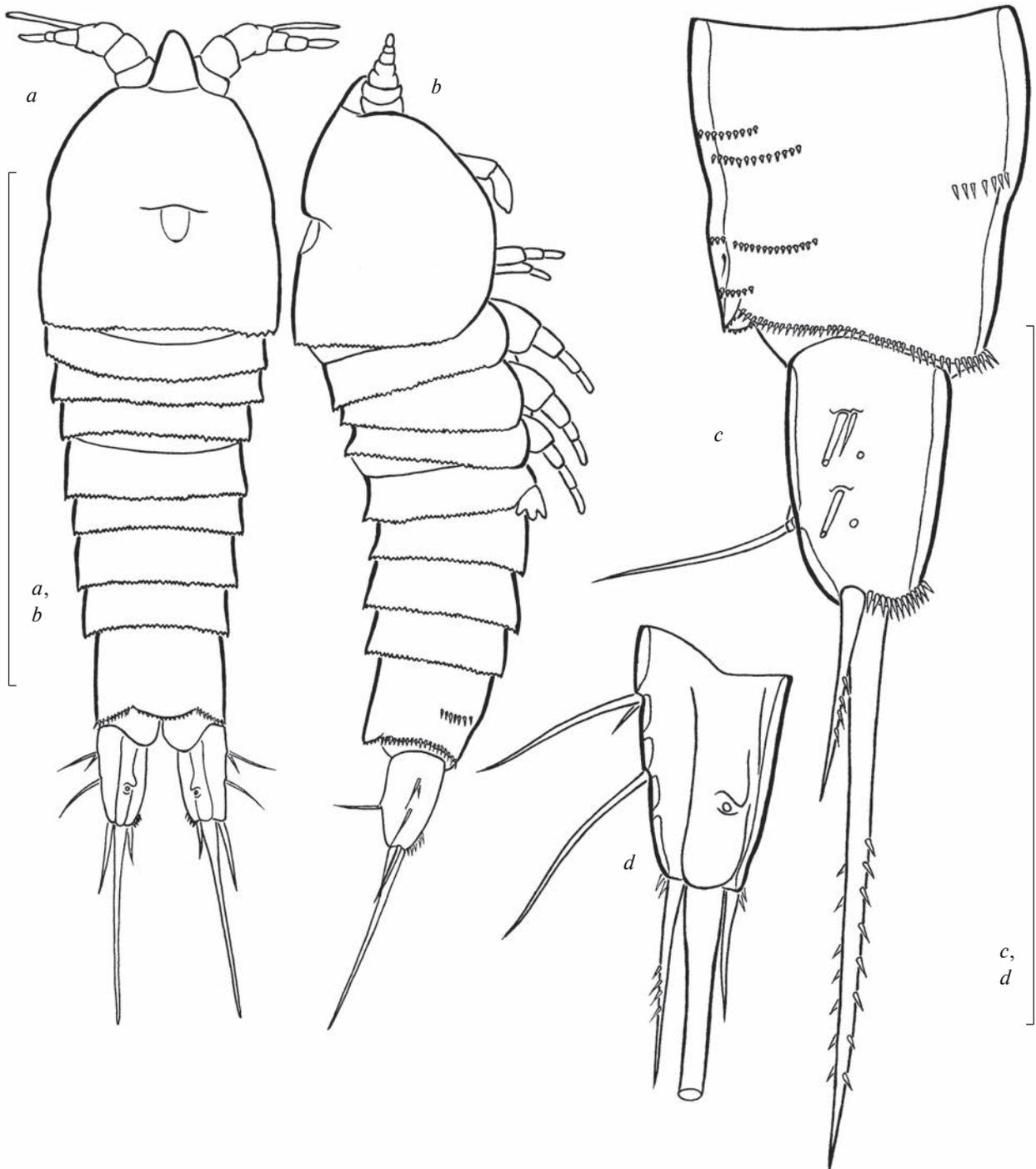


Рис. 13. *Moraria (Baikalomoraria) werestschagini*, пятая копепоидная стадия, самка (самка № 1): *a* – внешний вид, дорсально (без деталей интегумента); *b* – внешний вид, латерально (без деталей интегумента); *c* – терминальный сомит и каудальная ветвь, латерально; *d* – каудальная ветвь, дорсально. Масштаб, мкм: *a, b* – 400; *c, d* – 200.

У самки пятой копепоидной стадии № 1 на одном из эндоподитов P4 дистальный сегмент несет дополнительную внутреннюю щетинку (рис. 14*d*), остальные особи ее не имеют (рис. 7*b*, 14*e*). Самка № 2 имеет аномальное вооружение дистального сегмента одного из эндоподитов P4 в

виде одного мощного шипа (сам сегмент при этом заметно уже) (рис. 17*j*); у неотипа данный сегмент шире и несет три щетинки (рис. 7*b*). У самки № 3 наблюдается сращение проксимального и дистального сегментов одного из эндоподитов P4 (рис. 17*k*).

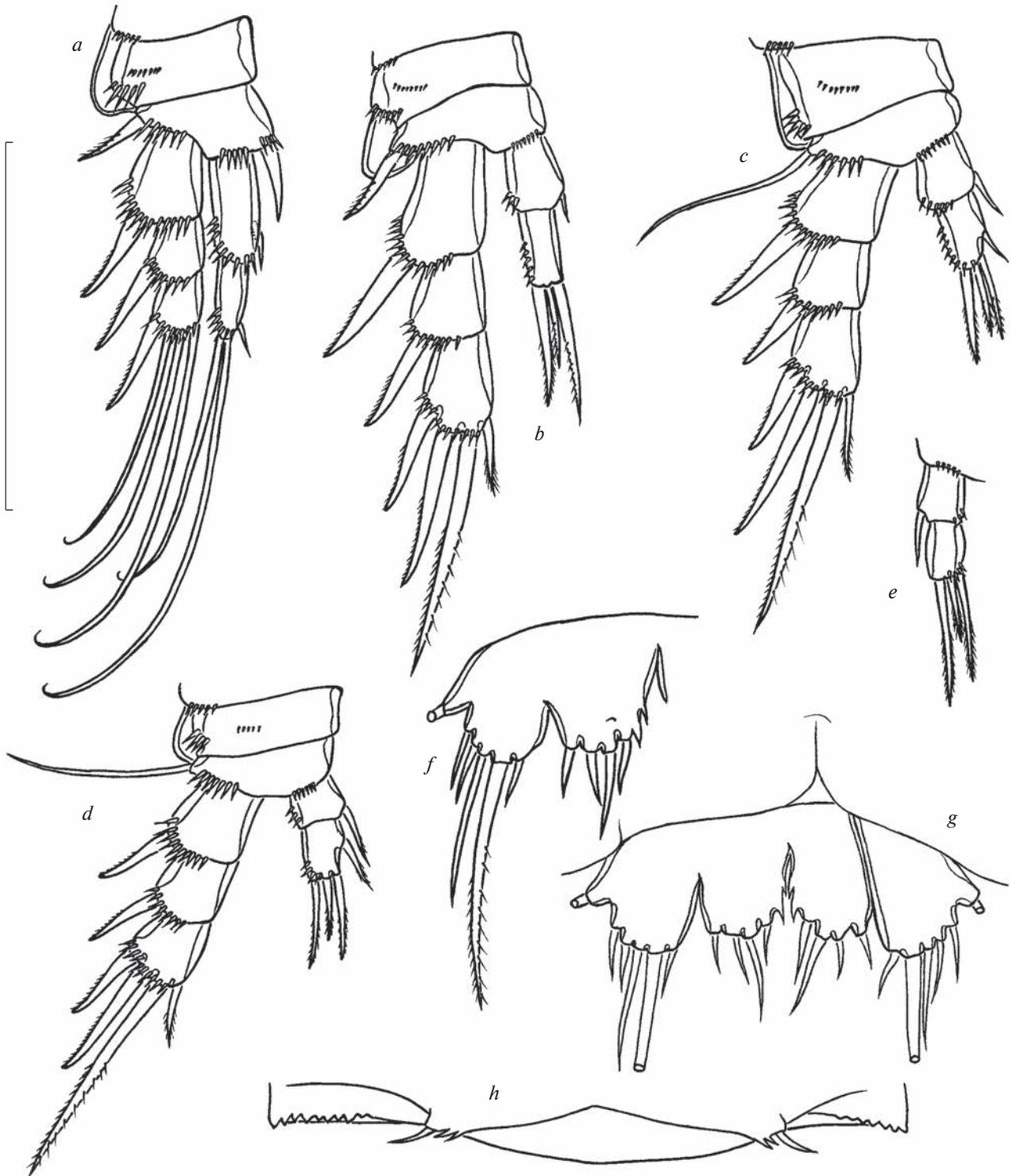


Рис. 14. *Moraria (Baikalomoraria) werestschagini*, пятая копепоидная стадия, самка: *a* – P1, передняя сторона (самка № 1); *b* – P2, передняя сторона (самка № 1); *c* – P3, передняя сторона (самка № 1); *d* – P4, передняя сторона (самка № 1); *e* – эндоподит P4 (самка № 2), передняя сторона; *f* – P5 (самка № 1), передняя сторона; *g* – P5 (самка № 2), передняя сторона; *h* – P6 на заднем крае сомита, вентрально (самка № 1). Масштаб 100 мкм.

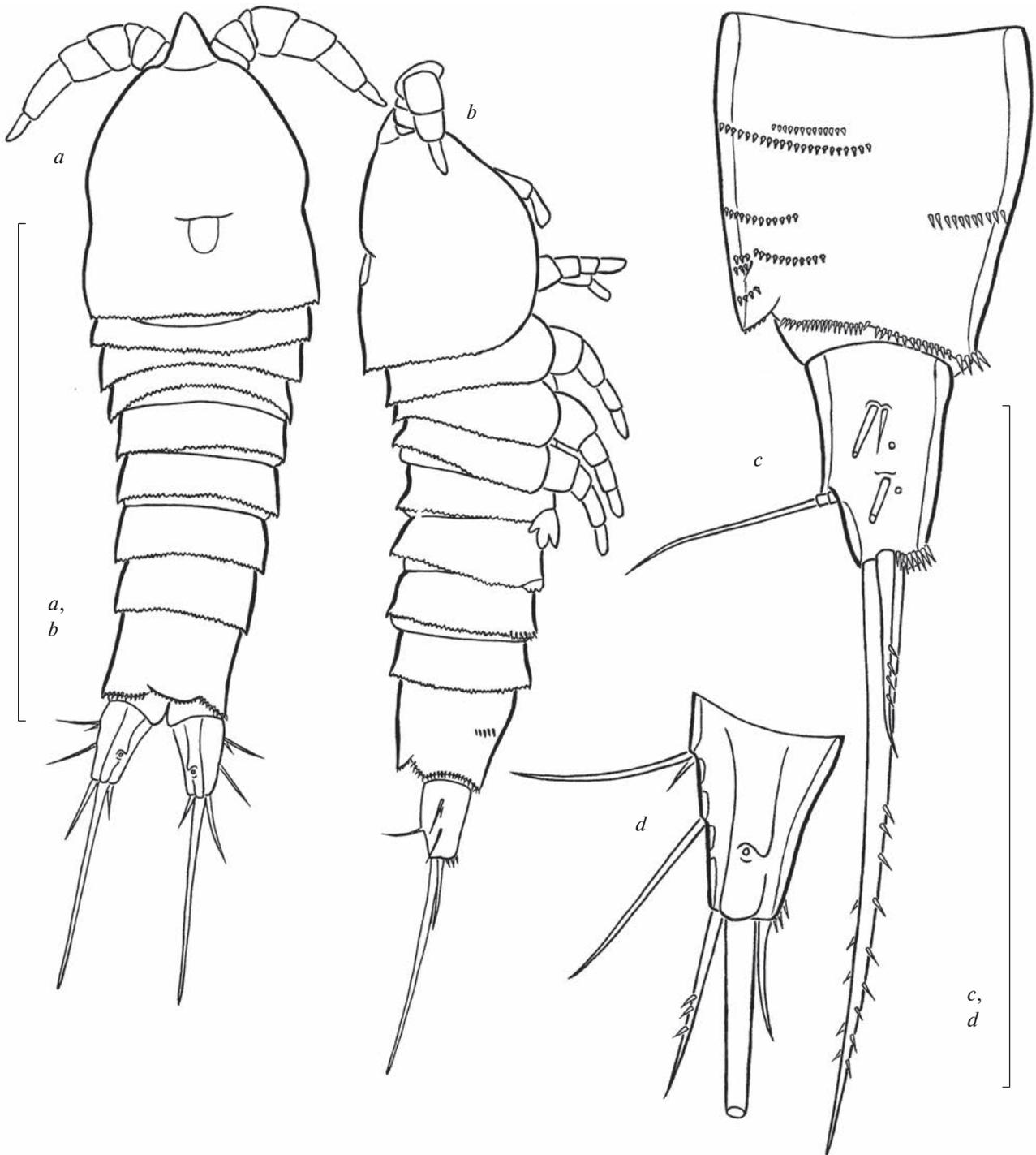


Рис. 15. *Moraria (Baikalomoraria) werestschagini*, пятая копепоидитная стадия, самец № 1: *a* – внешний вид, дорсально (без деталей интегумента); *b* – внешний вид, латерально (без деталей интегумента); *c* – терминальный сомит и каудальная ветвь, латерально; *d* – каудальная ветвь, дорсально. Масштаб, мкм: *a, b* – 400; *c, d* – 200.

Для P5 самки нами замечена вариабельность количества элементов вооружения, причем зачастую это характерно для ветвей одной особи. Согласно первоописанию, базиэндоподит самок несет шесть щетинок; изученные нами самки № 1

и № 2 на одном из базиэндоподитов имеют шесть, а на другом базиэндоподите – пять щетинок (рис. 17*a, 17b*). Базиэндоподиты несут мелкие шипики, количество которых варьирует от одного до шести, иногда они вовсе отсутствуют. Ши-



Рис. 16. *Moraria (Baikalomoraria) werestschagini*, пятая копеподитная стадия, самка: *a* – антеннула дорсально (самка № 1). Пятая копеподитная стадия, самец: *b* – антеннула, дорсально (самец № 1); *c* – эндоподит P2, передняя сторона (самец № 1); *d* – проксимальный сегмент эндоподита P2, передняя сторона (самец № 1); *e* – эндоподит P3, передняя сторона (самец № 1); *f* – эндоподит P3, передняя сторона (самец № 2); *g* – эндоподит P4, передняя сторона (самец № 1); *h* – P5, передняя сторона (самец № 1); *i* – P6, передняя сторона (самец № 1). Масштаб 100 мкм.

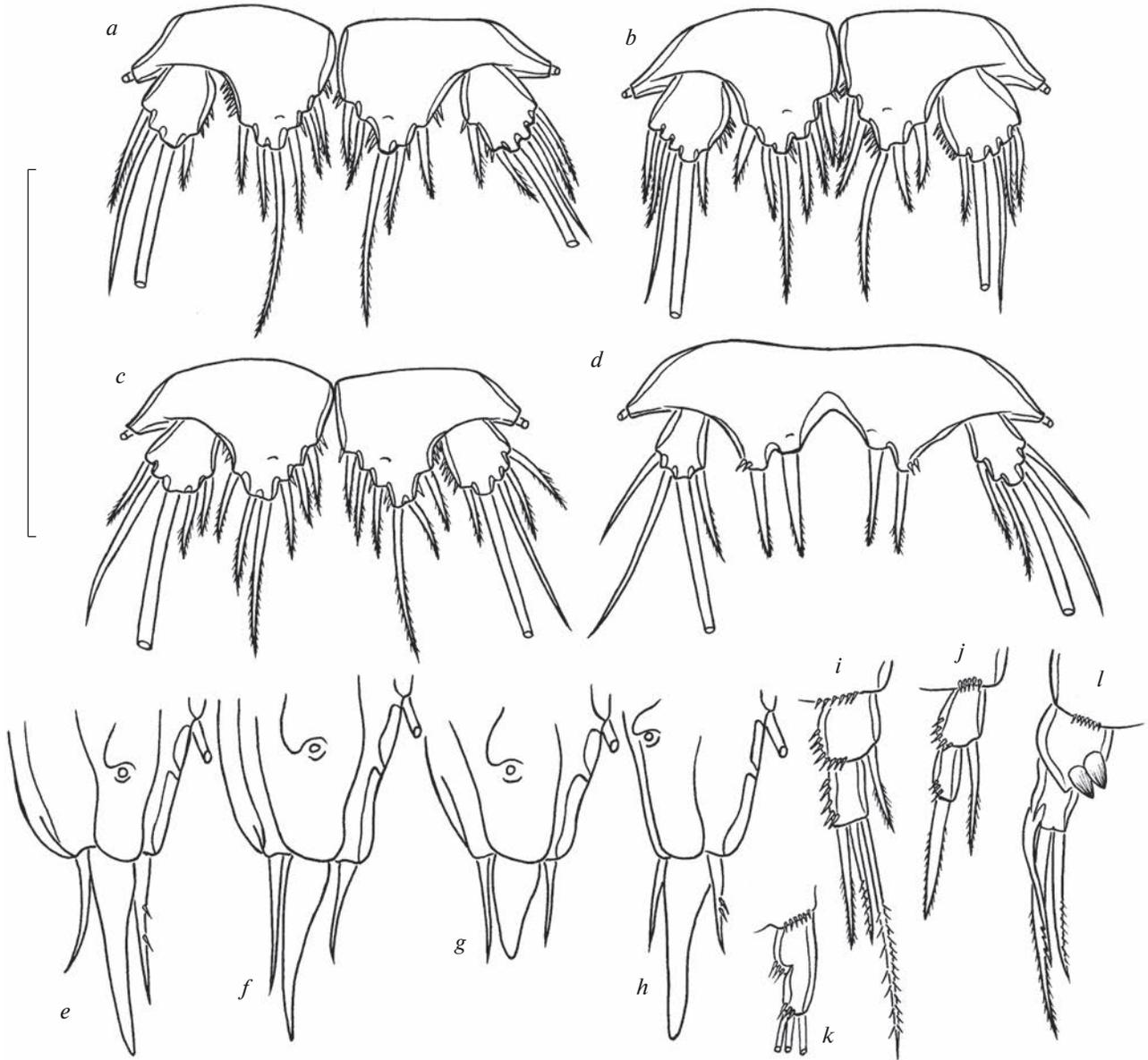


Рис. 17. *Moraria (Baikalomoraria) werestschagini*, изменчивость некоторых признаков: *a* – P5 самки № 1; *b* – P5 самки № 2; *c* – P5 самки № 4; *d* – P5 самца № 4; *e* – каудальная ветвь самки № 1, дорсально; *f* – каудальная ветвь самки № 2, дорсально; *g* – каудальная ветвь самки № 3, дорсально; *h* – каудальная ветвь самки № 4, дорсально; *i* – эндоподит P3 самки № 1, передняя сторона; *j* – эндоподит P4 самки № 2, передняя сторона; *k* – эндоподит самки № 3, передняя сторона; *l* – эндоподит P3 самца № 5, передняя сторона. Масштаб 100 мкм.

пики могут быть расположены на внутреннем и внешнем краях или между щетинками (рис. 17a–17c). Согласно первоописанию (Боруцкий, 1949) экзоподиты P5 несут четыре щетинки; изученные нами самки имели от четырех до шести щетинок. Причем одна-две оперенные короткие щетинки могут быть расположены на внутреннем и/или внешнем краях (рис. 17a). На внутреннем крае и/или между короткими внутренними щетинками могут располагаться мелкие шипики, количество которых варьирует от одного до семи (шипи-

ки могут полностью отсутствовать). Самка № 2 пятой копепоидитной стадии имеет деформацию P5 в виде отделенной внешней лопасти, затрагивающую P5-несущий сомит (рис. 14g).

С а м е ц. Вооружение эндоподитов P2 взрослых самцов стабильно. В то же время, у обоих исследованных самцов пятой копепоидитной стадии количество шипиков под массивным зубовидным выростом на проксимальном сегменте варьирует от двух до трех (рис. 16c, 16d). При этом

Таблица 2. Вооружение P5 самок и самцов *Moraria (Baikalomoraria) werestschagini* по первоописанию (Боруцкий, 1949) и по нашим данным

Морфологический признак	Источник	
	Боруцкий, 1949	Наши данные
Количество щетинок на экзоподите P5, самка	4	4–6
Количество щетинок на базиэндоподите P5, самка	6	5–6
Количество щетинок на экзоподите P5, самец	5	4–6

различия характерны для двух ветвей одной особи.

Строение эндоподитов P3 взрослых самцов в целом также стабильно, но у самца № 5 и самца № 1 пятой копеподитной стадии на одном из проксимальных сегментов эндоподиов имеются два зубца вместо одного (рис. 16e, 17l), причем второй эндоподит обычного строения (с одним зубцом). На пятой копеподитной стадии также имеется небольшая вариация в количестве шипиков под зубцом: у самца № 1 на обоих проксимальных сегментах имеется по три шипика (рис. 16e), а у самца № 2 – по два (рис. 16f).

Эндоподиты P4 демонстрируют изменчивость мелких элементов вооружения. Проксимальные сегменты взрослых самцов № 1–4 имеют по одному внешнему шипику (рис. 11c), а у самца № 5 и обоих самцов пятой копеподитной стадии – по два (рис. 16g). Дистальные сегменты несут от одного (рис. 12c) до трех внешних шипиков (рис. 11c); у обоих самцов пятой копеподитной стадии они отсутствуют на одном из эндоподитов (на втором присутствует только один шипик) (рис. 16g).

Базиэндоподиты P5 самца № 4 имеют по два мелких шипика в основании внешних шипов (рис. 17d). Вооружение экзоподитов взрослых самцов различается. Рачки имеют одну-две голые короткие щетинки на внешнем крае и одну-две оперенные короткие щетинки на внутреннем крае, из-за чего количество щетинок (в совокупности с двумя срединными длинными щетинками) варьирует от четырех (рис. 17d) до шести (рис. 11d).

В табл. 2 приведено сравнение вооружения P5 по первоописанию (Боруцкий, 1949) с нашими данными. К сожалению, Боруцкий Е.В. не привел сведений о вооружении эндоподитов плавательных ног самок, ограничившись формулировкой “строение эндоподитов типично для рода”.

Как было показано выше, даже при анализе 14 особей *M. (B.) werestschagini* (из одного местобитания) нами была отмечена довольно высокая изменчивость вооружения конечностей. Однако вариабельность строения морфологии плавательных ног в большинстве случаев затрагивает

только одну из ветвей в паре, а вторая нога имеет другое строение (иногда идентична первоописанию). По мнению предыдущих исследователей (Окунева, 1989; Evstigneeva, 2001), для представителей *Baikalomoraria* группы *werestschagini* строение каудальных ветвей и их вооружение может использоваться как надежный диагностический признак на уровне видов.

Можно было бы предположить, что *M. (B.) werestschagini* является комплексом криптических видов, если бы у нас была возможность исследовать большее количество особей, а также если бы изменчивость одних и тех же конечностей и их вооружения была бы более или менее постоянной.

С р а в н е н и е. Судя по очень кратким первоописаниям, как правило, данным без характеристики вооружения плавательных ног, особи *M. (B.) werestschagini* наиболее сходны с *M. (B.) stylata* и *M. (B.) magna*. Однако *M. (B.) stylata* отличается отсутствием шиповидного выроста на дорсальном киле каудальных ветвей обоих полов. Также имеются различия в строении эндоподитов плавательных ног самца – у *M. (B.) stylata* на P2 зубец “более короткий”, а эндоподит P3 “более хитинизированный”, чем у *M. (B.) werestschagini*. Кроме того, на P6 самца *M. (B.) stylata* имеется только 2 щетинки (у *M. (B.) werestschagini* их 3).

Взрослые самки *M. (B.) magna* отличаются от самок *M. (B.) werestschagini* более длинными каудальными ветвями и более развитой V щетинкой, длина которой немного превышает длину самих ветвей. По данным Боруцкого (1952), на базиэндоподите P5 *M. (B.) magna* имеется 6 щетинок, из которых оперены только две внутренние, а у *M. (B.) werestschagini* оперены все 6. Экзоподит P5 у *M. (B.) magna* несет 5 щетинок, в то время как у *M. (B.) werestschagini* – 4. Однако продемонстрированная выше значительная изменчивость строения P5 у *M. (B.) werestschagini* свидетельствует о том, что использование этого признака при определении видов является ненадежным. Самцы *M. (B.) magna*, согласно первоописанию, отличаются от самцов переписываемого вида “более изогнутым и закругленным на конце шипом на эндоподите P2, более хитинизированным эндоподитом P3, более длинным, прямым и оперенным апикальным шипом эндоподита P4”.

Географическое распространение. Эндемик оз. Байкал, обнаружен в северной котловине (Боруцкий, 1949); встречается “редко и в небольшом количестве” в районе Больших Котов и Утулика-Мурино (глубина 20–100 м) (Окунева, 1976). Нами вид найден в Дагарской губе (северная котловина) (глубина 10 м). Обитает на песке, смеси песка с гравием и в иле.

Для многих гарпактикоид, в том числе для видов рода *Moraria*, вооружение P5 является диагностическим признаком на видовом уровне. Однако, по полученным нами данным в этом и предыдущем исследовании (Алексеева и др., в печати), этот признак затруднительно использовать при определении видов ввиду изменчивости вооружения экзоподитов эндемичных представителей подрода *Baikalomoraria*. Ранее нами выяснено, что для *Moraria (Baikalomoraria) longicauda* характерно наличие 5–6 щетинок на экзоподите P5 самки (по первоописанию их 5). Для *M. (B.) werestschagini* также продемонстрирована подобная изменчивость, причем в обоих случаях выявлены различия в количестве щетинок на двух ветвях экзоподитов одной особи. Однако, в целом, признаки, описанные Боруцким (1952), периодически встречаются. Мы предполагаем, что широкая изменчивость P5 особей связана с относительной эволюционной молодостью исследованных видов и продолжающимся процессом видообразования.

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаем благодарность Е.Б. Фефиловой (Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН, Сыктывкар) за ценные советы и правки к рукописи. Мы искренне благодарны Т.Д. Евстигнеевой за многочисленные консультации, передачу редкой литературы, а также за сбор и сохранение коллекции эндемичных видов гарпактикоид озера Байкал. Мы также благодарим двух анонимных рецензентов за замечания и ценные советы. Авторы искренне благодарны сотрудникам Приборного центра “Электронная микроскопия”, входящего в состав Объединенного Центра ультрамикрoанализа ЛИН СО РАН. Мы благодарны специалисту-переводчику лаборатории биологии водных беспозвоночных ЛИН СО РАН Тимошкиной Е.М. за подготовку резюме на английском языке.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках государственного проекта № 0279–2021–0007 “Комплексные исследования прибрежной зоны озера Байкал: многолетняя динамика сообществ под воздействием различных экологических факторов и биоразнообразия; причины и последствия негативных экологических процессов”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеева Т.М., Евстигнеева Т.Д., Шевелева Н.Г., Тимошкин О.А., 2023. Переописание *Canthocamptus latus* Borutzky 1947 (Copepoda, Harpacticoida, Canthocamptidae) из озера Байкал // Зоологический журнал. Т. 102. № 3. С. 266–283.
- Алексеева Т.М., Шевелева Н.Г., Тимошкин О.А., 2023. Переописание *Moraria (Baikalomoraria) longicauda* Borutzky 1952 (Copepoda, Harpacticoida, Canthocamptidae) из озера Байкал // Зоологический журнал, Т. 102. № 7. С. 751–766.
- Боруцкий Е.В., 1931. Пресноводная фауна. Пресноводные и солоноватоводные Harpacticoida СССР. Вып. 3. Л.: Печатня. 246 с.
- Боруцкий Е.В., 1949. Материалы по фауне Copepoda – Harpacticoida из озера Байкал. Род *Moraria* // Доклады Академии Наук СССР. Т. 64. № 6. 873–876.
- Боруцкий Е.В., 1952. Harpacticoida пресных вод. Фауна СССР. Ракообразные. Т. 3. № 4. М.– Л.: Изд-во Академии наук СССР. 426 с.
- Боруцкий Е.В., 1972. Байкальские Harpacticoida (Copepoda) в озере Хубсугул (Монголия). // Зоологический журнал. Т. 51. № 4. С. 490–495.
- Окунева Г.Л., 1976. Гарпактициды Южного Байкала // Новые материалы по фауне и флоре Байкала. Отв. ред. О.М. Кожова. Иркутский государственный университет. Иркутск: Изд-во Иркутского университета. С. 94–116.
- Окунева Г.Л., 1981. Новый вид рода *Moraria* (Copepoda, Harpacticoida) из Среднего Байкала // Зоологический журнал. Т. 60. № 6. С. 930–933.
- Окунева Г.Л., 1983. Новые виды Copepoda, Harpacticoida в фауне озера Байкал // Зоологический журнал. Т. 62. № 9. С. 1343–1352.
- Окунева Г.Л., 1989. Гарпактициды озера Байкал. Иркутск: Изд-во Иркутского университета. 152 с.
- Попова С.М., Мац В.Д., Черняева Г.П., Шимараева М.К., Кульчицкий А.А. и др., 1989. Палеолимнологические реконструкции: Байкальская рифтовая зона. Новосибирск: Наука. 111 с.
- Evstigneeva T.D., 2001. Description of *Moraria (Baikalomoraria) utulikensis* sp. n. from Lake Baikal (Harpacticoida: Canthocamptidae) // Zoosystematica Rossica. V. 10. № 1. P. 41–46.
- Huys R., Boxshall G.A., 1991. Copepod Evolution. London: The Ray Society Publ. 468 p.
- Lang K., 1934. Marine Harpacticiden von der Campbell-Insel und einigen anderen südlichen Inseln. Acta Universitatis Lundensis, New Series. V. 2. № 30. P. 1–56.

**REDESCRIPTION OF *MORARIA (BAIKALOMORARIA) WERESTSCHAGINI*
BORUTZKY 1949 (COPEPODA, HARPACTICOIDA, CANTHOCAMPTIDAE)
FROM LAKE BAIKAL**

T. M. Alekseeva^{1, *}, O. A. Timoshkin¹

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

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

This report is the second of a series devoted to redescrptions of members of *Baikalomoraria* based on modern research methods. An illustrated redescription of the female and male of *Moraria (Baikalomoraria) werestschagini* Borutzky 1949, a rare endemic harpacticoid species from the littoral zone of Lake Baikal, is presented. Since the type material of the species was lost, it became necessary to select a neotype. For the first time, the morphology of this species was studied in detail using scanning electron microscopy, and a description of the mouthparts and antennules was given. The description of the swimming legs was significantly supplemented and the structure of the genital field was shown, including data on the morphological variability of limbs. In addition, we briefly describe the fifth copepodite stages of the male and female. The fifth copepodite stage of the female was found to bear long apical setae on the caudal rami, vs adult females characterized by short setae more similar to spines.

Keywords: freshwater Harpacticoida, morphology, endemic, Siberia

УДК 595.715.1

НОВЫЙ ВИД ЩЕТИНОХВОСТОК РОДА *CTENOLEPISMA* (ZYGENTOMA, LEPISMATIDAE) ИЗ ЮГО-ЗАПАДНОГО КАЗАХСТАНА

© 2023 г. В. Г. Каплин*

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

*e-mail: ctenolepisma@mail.ru

Поступила в редакцию 22.03.2023 г.

После доработки 14.04.2023 г.

Принята к публикации 17.04.2023 г.

Описан новый вид щетинохвосток *Ctenolepisma caspicum* sp. n., наиболее близкий к таким обычным в Казахстане и Средней Азии видам, как *C. mauritanicum* (Lucas 1846), *C. turkestanicum* Kaplin & Shakula 2022 и *C. przewalskyi* Kaplin 1982. Эти виды характеризуются средними размерами тела, слабо или средне развитой пигментацией, двумя парами брюшных грифельков, полным отсутствием щетинковых гребней на I–II брюшных стернитах и полным отсутствием медиальных гребней на всех остальных стернитах, а также наличием сублатеральных щетинковых гребней на III–VIII уростернитах и на заднем крае грудных тергитов. Первый тергит брюшка с 1 + 1 латеральными, второй – с 2 + 2 или 3 + 3, III–VII – с 3 + 3, VIII с 2 + 2 щетинковыми гребнями. Эти виды хорошо различаются по количеству сенсорных папилл на апикальном членике нижнегубных щупиков, отношению длины дистальной части простернума, занимаемой щетинковыми гребнями, к его общей длине, хетотаксией второго тергита брюшка и грудных стернитов, а также числом члеников яйцеклада.

Ключевые слова: *Ctenolepisma* s. str., таксономия, морфология, распространение, Центральная Азия

DOI: 10.31857/S0044513423090064, **EDN:** QJPHQD

При обработке материалов, собранных в Казахстане, выявлен новый вид щетинохвосток рода *Ctenolepisma* Escherich 1905, насчитывающего около 80 описанных видов. Его описание приведено ниже. Типы нового вида хранятся в коллекции Всероссийского НИИ защиты растений, С.-Петербург (г. Пушкин).

Подсемейство *Ctenolepismatinae* Mendes 1991

Род *Ctenolepisma* Escherich 1905

Подрод *Ctenolepisma* (*Ctenolepisma*) Escherich 1905

Типовой вид: *Lepisma lineata* Fabricius 1775

Ctenolepisma caspicum Kaplin sp. n.

(рис. 1–3)

Материал. Голотип, самка (в препаратах), Юго-Западный Казахстан, Мангистауская обл., Тулкараганский р-н, восточное побережье Каспийского моря, окрестности п. Таушык, 44°19' с.ш., 51°36' в.д., 130 м над ур. м., песчано-щебнистая пустыня, под камнем, 16.04.2022 (Г.В. Шакула). Паратип, 1 ♀ (в препаратах), те же местообитание, дата и коллектор.

Описание. Самка. Тело средних размеров, с фиолетовым пигментом кутикулы слабой и

средней интенсивности, чешуйки его верхней стороны буровато-коричневые, нижней – светлые, светло-бурые. Наиболее пигментированы основной членик и ножка усиков, голова вокруг глаз и оснований усиков, голени ног, парапрокты, эпипрокт, основания церок и каудального филамента. Слабее пигментированы верхние челюсти, тазики, бедра и лапки ног, брюшные тергиты и стерниты, яйцеклад.

Длина тела (мм), включая голову, 10.6–12.0; головы 0.8–1.0; груди 3.5–3.6; брюшка 6.1–7.5. Отношение длины головы, груди и брюшка к длине тела, соответственно 0.06–0.09, 0.30–0.33 и 0.58–0.63. Ширина головы (мм) 1.5–1.7; груди 2.7–2.8; брюшка 2.4–2.5; десятого тергита брюшка 1.45–1.5. Глаза черные, хорошо развитые, их диаметр около 0.3 мм. Усики поврежденные, наибольшая длина их сохранившейся части около 8.6 мм (0.72 длины тела). Отношение длины основного членика усиков к его ширине около 1.1. Сохранившиеся дистальные цепочки жгутика усиков включают 5–7 члеников. Церки и каудальный филламент тела поврежденные. Режущий край мандибул с тремя сравнительно крупными и двумя небольшими хитинизированными резцами. Примыкающая к ним коренная (молярная) поверхность с бугорками и 23–25 короткими

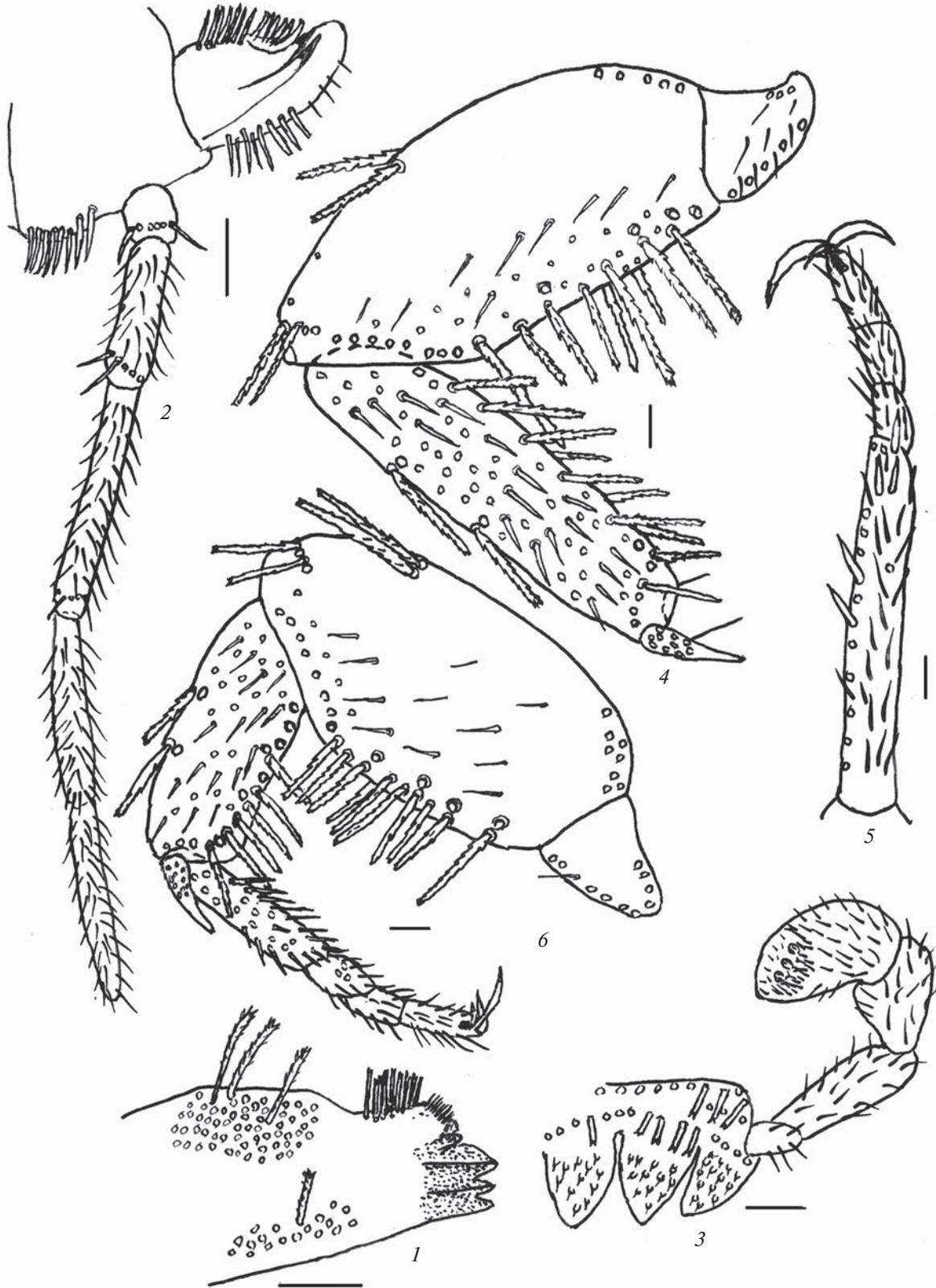


Рис. 1. *Stenolepisma caspicum* sp. n., самка (голотип): 1 — дистальная часть верхней челюсти; 2 — лacinия и щупик нижней челюсти; 3 — нижняя губа (часть) и нижнегубной щупик; 4 — вертлуг, бедро и голень задней ноги; 5 — задняя лапка; 6 — вертлуг, бедро, голень и лапка передней ноги. Масштаб 0.1 мм.

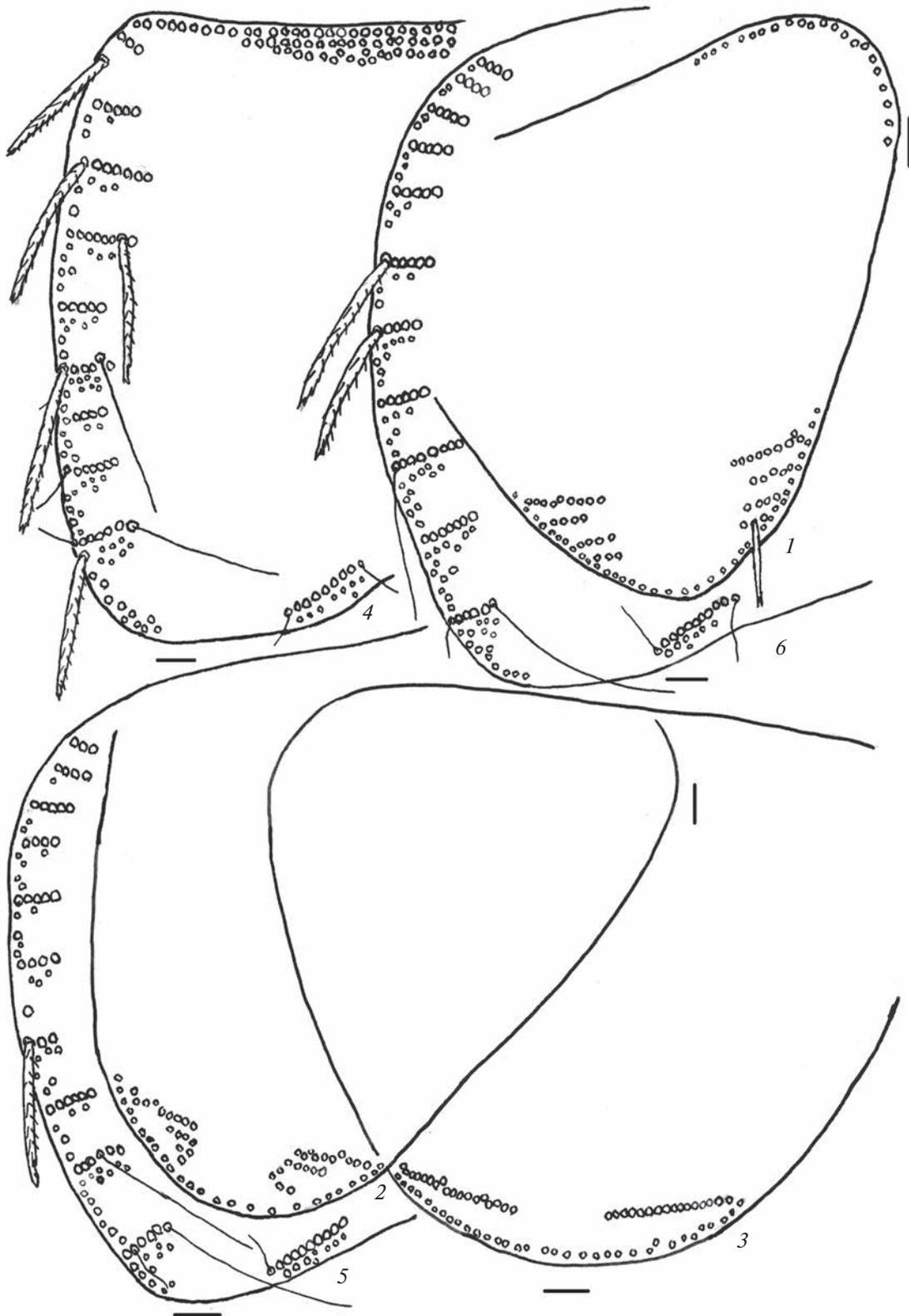


Рис. 2. *Stenolepisma caspicum* sp. n., самка (паратип): 1 – простернум, 2 – мезостернум, 3 – метастернум, 4 – пронотум, 5 – мезонотум, 6 – метанотум (часть). Масштаб 0.1 мм.

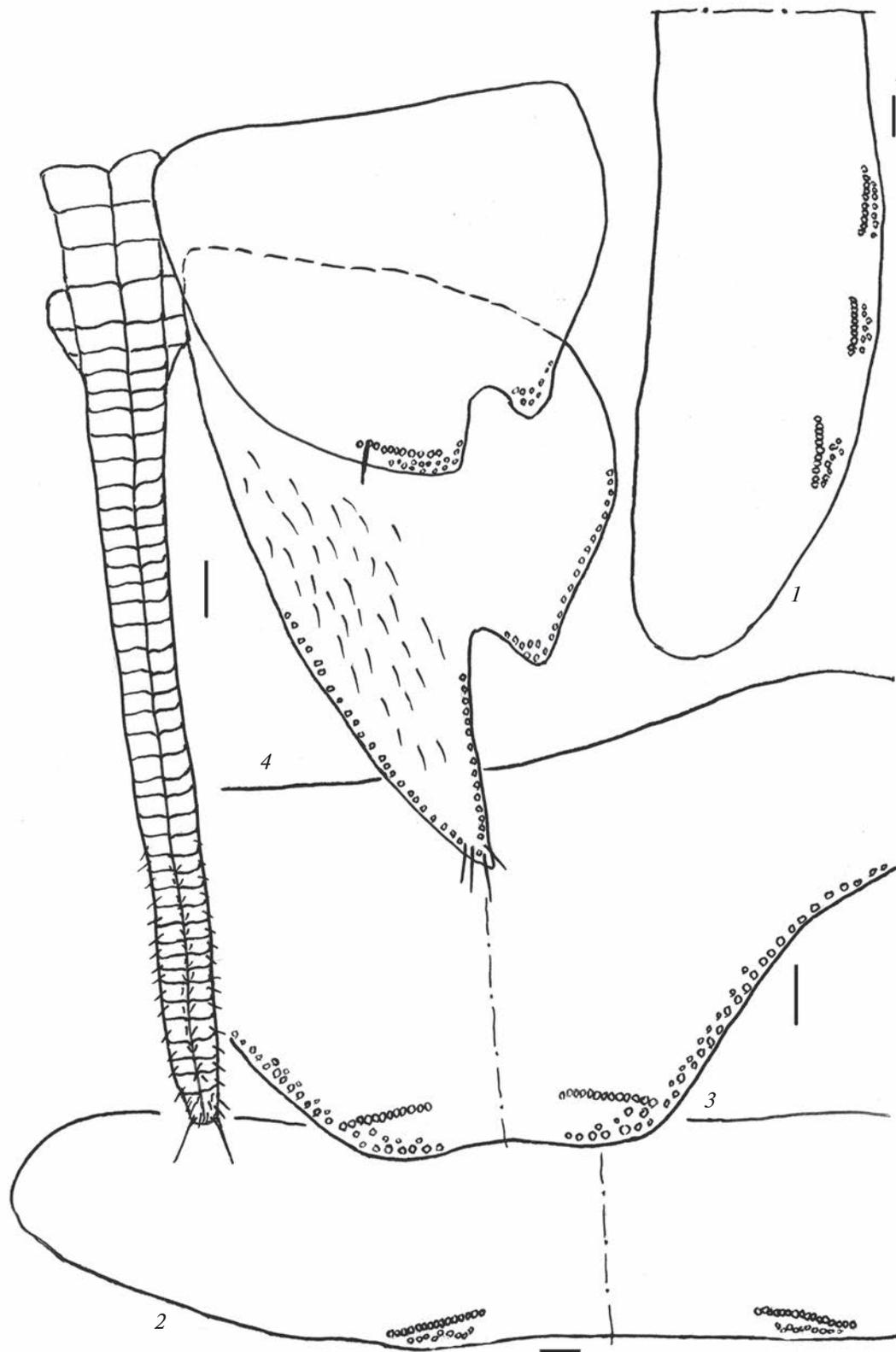


Рис. 3. *Stenolepisma caspicum* sp. n., самка (паратип): 1 – пятый тергит брюшка (часть), 2 – четвертый стернит брюшка, 3 – десятый тергит брюшка, 4 – кокситы VIII и IX сегментов брюшка (без грифельков) и яйцеклад. Масштаб 0.1 мм.

щетковидными ламеллообразными щетинками. Примыкающий к молярной области боковой край мандибулы с 13–14 гладкими, двухвершинными макрохетами средней длины, расположенными в один-два ряда. Базальная часть верхней челюсти напротив ее резцовой части с 17–18, а напротив молярной части – с множеством длинных оперенных многовершинных макрохет (рис. 1, 1). Лациния максиллы с двумя крупными и заостренными сильно хитинизированными зубцами, 7 бесщетными ламеллами и одним рядом из 8 гладких слабо хитинизированных двухвершинных макрохет средней длины. Галеа на дорсальной поверхности с 8–10 гладкими и заостренными одновершинными щетинками в базальной части и 12–13 короткими щетинками в ее дистальной части. Короткие щетинки расположены на небольших бугорках галеа и выполняют, по-видимому, сенсорную функцию. Сходные сенсорные щетинки расположены также на вершинах последних члеников сравнительно длинных 5-члениковых нижнечелюстных щупиков. Их апикальные и преапикальные членики практически одинаковые по длине. Третий членик нижнечелюстных щупиков наиболее длинный, в 1.26 раза длиннее четвертого и пятого члеников (рис. 1, 2). Апикальные членики 4-члениковых нижнегубных щупиков с тремя небольшими сенсорными папиллами, расположенными в один ряд. Отношение длины апикальных члеников к их ширине около 1.6–1.7 (рис. 1, 3).

Лапки всех ног сравнительно тонкие, а бедра и тазики расширенные (табл. 1). Передние и средние ноги практически одинаковые по длине, задние ноги наиболее длинные. Отношение длины задних ног (включая лапки, голени, бедра и тазики) к длине передних и средних ног около 1.22. Задние лапки в 1.48 раза длиннее передних и в 1.46 раза – средних лапок. Отношение длин первого членика задних и передних лапок 1.69, задних и средних 1.74; задних и передних голеней 1.65, задних и средних 1.61; задних и передних бедер 1.19, задних и средних 1.23. Передние, средние и задние тазики ног примерно одинаковой длины. Лапки 4-члениковые. Соединение первого и второго, а также второго и третьего члеников подвижное, третьего и четвертого – неподвижное. Предлапка всех ног трехкоготковая, коготки хитинизированные. Задние боковые и средний коготки немного длиннее коготков передних и средних ног. Средние коготки в 2.0–2.3 раза короче боковых. Средний коготок примыкает к удлиненному хитинизированному выступу предлапки. Вершины голеней всех ног с крупными опорными шипами, наиболее хитинизированными и заостренными в вершинной части. В основной и срединной части шипы покрыты множеством (около 30–40) макрохет. Передние и средние бедра с 14–16, задние бедра с 12 вентральными и

Таблица 1. Отношения длины к ширине сегментов ног самки *Ctenolepisma caspicum* sp. n.

Сегменты		Пара ног		
		передняя	средняя	задняя
Лапка		8.28	8.00	10.75
Членики лапки	1-й	4.57	4.28	6.75
	2-й	1.92	1.78	2.10
	3-й	1.60	2.32	2.76
	4-й	1.89	2.84	3.06
Голень		2.92	2.84	3.94
Бедро		1.97	1.86	2.10
Тазик		1.92	1.77	1.81

2 дорсальными, передние голени с 8, средние и задние голени с 10–12 вентральными и 4 дорсальными крупными, оперенными и двух- и более вершинными макрохетами (рис. 1, 4–6).

Простернум субтреугольный с закругленной вершиной, мезостернум субовальный, метастернум широкоовальный, почти достигают дистального конца тазики. Отношение их длины к ширине, соответственно, около 1.00, 1.03–1.06 и 0.83–0.86. Дистальная часть простернума с 4 + 4, мезостернума с 2 + 2 и метастернума с 1 + 1 щетинковыми гребнями, включающими, соответственно 3–9, 4–10 и 16–17 макрохет; занимает около 0.25, 0.14 и 0.11 длины этих стернитов (рис. 2, 1–3).

Задний край пронотума с хорошо развитым сплошным воротником, образованным макрохетами. Боковые края пронотума с 9 + 9, мезонотума с 10 + 10 и метанотума с 11 + 11 щетинковыми гребнями, включающими 3–8 сравнительно длинных оперенных многовершинных макрохет. Дистальный край всех грудных тергитов с 1 + 1 сублатеральными щетинковыми гребнями, включающими по 8 макрохет. Все грудные тергиты с 2 + 2 открытыми сенсорными полями и с одной очень длинной и тонкой трихоботрией в латеральных щетинковых гребнях, впервые описанной у *C. armeniacum* испанскими авторами (Moleto-Baltanás et al., 2010). Заднее трихоботриальное поле на всех грудных тергитах связано с последним латеральным щетинковым гребнем. Второе поле на пронотуме связано с четвертым, на мезонотуме со вторым и на метанотуме с третьим боковым щетинковым гребнем от заднего конца грудных тергитов (рис. 2, 4–6).

Первый и второй стерниты и девятый тергит брюшка без щетинковых гребней. Уростерниты III–VIII с 1 + 1 сублатеральными гребнями. Тергиты первого сегмента брюшка с 1 + 1 латеральными, II – VII с 3 + 3 латеральными, сублатеральными и субмедиальными, VIII – с 2 + 2 сублате-

Таблица 2. Количество щетинок в гребнях на брюшных тергитах и стернитах самки *Ctenolepisma caspicum* sp. n.

Сегмент	Гребни			
	Уротергит			Уростернит
	латеральные	сублатеральные	субмедиальные	сублатеральные
I	11–12	–	–	0
II	12–14	9–12	11–12	0
III	11–12	9–10	9–11	14–16
IV	9–12	10	10–11	14–17
V	9–12	9–10	10	15–17
VI	12–13	10–11	10–11	15–18
VII	10–11	9–11	8–10	15–19
VIII	10–11	–	12–13	6–13
IX	–	–	–	–
X	11–13	–	–	–

Таблица 3. Диагностические признаки *Ctenolepisma caspicum* sp. n. и близких к нему видов рода *Ctenolepisma* (Каплин, 1982; Kaplin, Shakula, 2022; Molero-Baltanas et al., 2010)

Морфологические признаки, распространение	Виды			
	<i>C. caspicum</i> sp. n.	<i>C. mauritanicum</i>	<i>C. przewalskyi</i>	<i>C. turkestanicum</i>
Количество сенсорных папилл на апикальном членике нижнегубных щупиков	3	5	5	5
Количество щетинковых гребней на втором тергите брюшка	3 + 3	3 + 3	3 + 3	2 + 2
Количество щетинковых гребней на грудных стернитах:				
простернум	4 + 4	2 + 2	3–4 + 3–4	3 + 3
мезостернум	2 + 2	1–2 + 1–2	2 + 2	1–2 + 1–2
метастернум	1 + 1	1 + 1	2 + 2	1 + 1
Отношение длины дистальной части простернума с щетинковыми гребнями к его общей длине	0.25	0.16	0.46	0.34
Число члеников яйцекада	41–43	35–40	30–31	?
Распространение видов	Юго-Западный Казахстан, Мангистауская обл., Восточное побережье Каспийского моря	Южная Европа, Северная Африка, Аравия, Афганистан, Туркменистан	Киргизия, Тянь-Шань, центральная часть северного побережья оз. Иссык-Куль	Южный Казахстан, Туркестанская обл.

ральными и субмедиальными гребнями (рис. 3, 1, 2). Количество щетинок в гребнях показано в табл. 2. Уротергит X трапециевидный с 1 + 1 латеральными щетинковыми гребнями (рис. 3, 3).

Брюшных грифельков две пары на восьмом и девятом сегментах брюшка. Обе пары грифельков поврежденные. Яйцеклад слегка или заметно выступает за вершины кокситов девятого сегмента брюшка. Передние гонапофизы включают 41 членик, задние — 43 членика. Около 20 базальных члеников задних гонапофизов и около 16 члеников передних гонапофизов без щетинок (рис. 3, 4).

Дифференциальный диагноз. *Ctenolepisma caspicum* sp. n. наиболее близок к обычным в Казахстане и Средней Азии видам этого рода: *C. mauritanicum* (Lucas 1846), *C. turkestanicum* Kaplin & Shakula 2022 и *C. przewalskyi* Kaplin 1982. Основные диагностические признаки нового вида, отличающие его от близкородственных форм, встречающихся в регионе, приведены в табл. 3.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарен Георгию Владимировичу Шакула (заповедник Аксу-Жабаглы, Казахстан) за предоставление его сборов щетинохвосток на определение.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

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

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

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет, что у него нет конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Kaplin V.G., 1982. Новые данные по фауне щетинохвосток (Thysanura) Монголии, Казахстана и Средней Азии // Насекомые Монголии. Вып. 8. Л.: Наука. С. 16–61.
- Kaplin V.G., Shakula G.V., 2022. A new species of silverfish of the subfamily Ctenolepismatinae (Zygentoma: Lepismatidae) from southern Kazakhstan // Zoosystematica Rossica. V. 31. № 1. P. 111–117. <https://doi.org/10.31610/zsr/2022.31.1.111>
- Molero-Baltanás R., Gaju-Ricart M., Bach de Roca C., Mendes L.F., 2010. On *Ctenolepisma ciliata* and a new related species, *Ctenolepisma armeniaca* n. sp. (Zygentoma, Lepismatidae) // Deutsche entomologische Zeitschrift. V. 57. Is. 2. P. 243–252. <https://doi.org/10.1002/mmnd.201000021>

A NEW SPECIES OF THE BRISTLETAIL GENUS *CTENOLEPISMA* (ZYGENTOMA, LEPISMATIDAE) FROM SOUTHWESTERN KAZAKHSTAN

V. G. Kaplin*

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

*e-mail: ctenolepisma@mail.ru

A new bristletail species is described from Kazakhstan: *Ctenolepisma capsicum* sp. n. It seems to be especially similar to such congeners common in Kazakhstan and Central Asia as *C. mauritanicum* (Lucas 1846), *C. turkestanicum* Kaplin & Shakula 2022 and *C. przewalskyi* Kaplin 1982, which all share a medium-sized and weakly to moderately pigmented body, two pairs of abdominal styli, the absence of bristle combs from abdominal sternites I and II, and of medial combs from all abdominal sternites; and urosternites III–VIII and the posterior edge of thoracic tergites each with 1 + 1 sublateral bristle combs. The first tergite of their abdomen bears 1 + 1 lateral, the second 2 + 2 or 3 + 3, terga III–VII each with 3 + 3, and tergite VIII with 2 + 2 bristle combs. These species differ well from each other in the number of sensory papillae on the apical article of the labial palps, the length ratios of the distal part of the prosternum occupied by bristle combs, and in the total length of the prosternum, the chaetotaxy of the second tergite of the abdomen, thoracic sternites, and the number of ovipositor articles.

Keywords: *Ctenolepisma* s. str., taxonomy, morphology, distribution, Central Asia

УДК 597.833:574.23

ЧЕСНОЧНИЦА ПАЛЛАСА (*PELOBATES VESPERTINUS* (PALLAS 1771), AMPHIBIA, PELOBATIDAE) – ВТОРОЙ ВИД АМФИБИЙ, ПЕРЕНОСЯЩИЙ ЭКСТРЕМАЛЬНУЮ ГИПОКСИЮ

© 2023 г. Д. И. Берман^{a, *}, Н. А. Булахова^{a, **}, Е. Н. Мещерякова^{a, b, ***},
А. В. Рогуленко^{c, ***}, К. И. Шишкина^{a, ***}

^aИнститут биологических проблем Севера ДВО РАН, Магадан, 685000 Россия

^bИнститут цитологии и генетики СО РАН, Новосибирск, 630090 Россия

^cНациональный парк “Уэра”, Калуга, 248003 Россия

*e-mail: dber@yandex.ru

**e-mail: sigma44@mail.ru

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

Поступила в редакцию 06.04.2023 г.

После доработки 06.06.2023 г.

Принята к публикации 06.07.2023 г.

Чесночница Палласа – евразийская амфибия, которая зимует около полугода в грунтах на глубинах до 200 см, всегда ниже уровня промерзания, поскольку не переносит отрицательных температур. Вместе с тем значительная глубина погружения в грунты может предопределять дефицит кислорода. В лабораторных экспериментах выявлены минимальное достаточное для длительного существования *Pelobates vespertinus* и летальное содержание кислорода в воздухе, оценены метаболические пути в условиях нормоксии и гипоксии. Параллельно, в типичном зимовочном биотопе вида (долина р. Оки) определены сезонная динамика температур и концентрации кислорода в супесчаных грунтах на разных глубинах. Установлено, что животные выдерживают десятикратное по сравнению с атмосферным воздухом уменьшение содержания кислорода в грунтах более двух месяцев, пребывая в активном состоянии. При сокращении концентрации в 20 раз (до 1%) наступает состояние комы, которое обратимо, если продолжается не более суток. Это свидетельствует о высокой степени устойчивости вида к стрессу, возникающему в результате реоксигенации и пребывания в среде с переменным уровнем кислорода. Таким образом, *P. vespertinus* – второй по устойчивости к дефициту кислорода в среде вид амфибий после сибирской лягушки (*Rana amurensis*), которая способна длительно (несколько месяцев) переносить полное его отсутствие. Чесночница имеет небольшие (относительно массы тела) размеры запасующих органов (абдоминальных жировых тел и печени) и малое содержание в тканях резервных веществ (липидов и гликогена), которые в условиях нормоксии при 3°C расходуются с низкой скоростью. При гипоксии использование липидов приостанавливается, а потребление гликогена увеличивается, что свидетельствует о переходе от аэробного к преимущественно анаэробному обмену. Совокупный эффект снижения метаболизма из-за низкой температуры (3°C) и активации гликолиза из-за недостатка кислорода обеспечивает высокий уровень устойчивости к гипоксии, выделяющий чесночницу Палласа среди других изученных роющих видов амфибий. Установлено, что по содержанию кислорода грунтовый воздух типичных мест на глубинах зимовки (в песчаных массивах) не отличается от атмосферного. Предполагается, что повсеместный выбор видом для зимовки участков с рыхлыми грунтами связан не с превосходной аэрацией субстратов, а с легкостью рытья. Полученный результат открывает возможность использования изученной чесночницы (возможно, и других видов рода, а также лопатоногов и роющих жаб) в качестве модельных животных для исследования адаптаций к дефициту кислорода в воздухе.

Ключевые слова: роющие амфибии, гипоксия, условия зимовки, резервные вещества

DOI: 10.31857/S0044513423090040, **EDN:** RXNUQG

Адаптации животных к гипоксии – способность переносить недостаток кислорода в среде – привлекают внимание физиологов как путь поиска моделей для разработки методов лечения соответствующих заболеваний человека (Semenza et al.,

1991; Wang et al., 1995; Maxwell et al., 1999; Ivan et al., 2001; Jaakkola et al., 2001; Andreyeva et al., 2018; Бородина, Солдатов, 2019). Среди амфибий лишь некоторые виды способны переносить кратковременное (несколько часов или суток) от-

сутствие кислорода в среде (Bickler, Buck, 2007; Tattersall, Ultsch, 2008). Недавние исследования показали, что единственный вид из изученных к настоящему времени обладает уникальной для класса толерантностью к аноксии (полному отсутствию кислорода). Это – сибирская лягушка (*Rana amurensis* Boulenger 1886), способная зимовать в водоемах в аноксических условиях, используя анаэробный метаболизм (Vergman et al., 2019; Shekhovtsov et al., 2020). Чаше всего амфибии могут столкнуться с гипоксией на зимовке в воде под льдом, где по разным причинам формируется дефицит кислорода (Bradford, 1983; Bickler, Buck, 2007; Tattersall, Ultsch, 2008; Берман и др., 2017; Берман, Булахова, 2019). Вместе с тем, для поиска устойчивых к гипоксии видов перспективна еще одна группа бесхвостых амфибий – так называемые “роющие” виды, уходящие в зимнюю спячку (гибернацию) или летний покой (эстивацию) в грунты, казалось бы, на малодоступные для этих животных глубины – 1.5–2 м (Wells, 2007). В их числе – принадлежащие к разным родам жабы (*Bufo*), чесночницы (*Pelobatidae*), лопатоноги (*Scaphiropodidae*) и другие. Значительная глубина, на которую зарываются животные, в ряде случаев предопределяет существенный недостаток кислорода в грунтах. Однако физиология, в т.ч. и дыхание, роющих амфибий во время гибернации или эстивации едва затронута исследованиями (Pörtner et al., 1991; Wang et al., 1994; McAneney et al., 2006 и др.). Полученные в течение последних нескольких десятилетий результаты представляют большой интерес (Armentrout, Rose, 1971; Pinder et al., 1992; Navas, Carvalho, 2010; Rossi et al., 2020).

Условия зимовки в грунтах (газовый состав воздуха, температура, влажность и т.п.) любого широко распространенного вида разнообразны в зависимости от биотопов и в разные годы. Трудоемкость исследования названных параметров велика, поскольку связана с проведением обширных земляных работ, в т.ч., по установке и демонтажу систем трубок с воронками для улавливания воздуха на разных горизонтах грунтов (Взаимодействие..., 1985; Смагин, 2005). Поэтому представляется нереальным исследовать сезонную динамику факторов во многих местах гибернации роющих амфибий разных видов.

Дополнительные трудности изучения условий зимовки в природе связаны со сложным устройством стенок зимовочных полостей в почве (“гибернакул”), функции которых разнообразны. В засушливых регионах важнейшая из этих функций – препятствование потерям воды, для чего некоторые амфибии (например, представители родов *Cyclorana* или *Neobatrachus*) формируют коконы, состоящие из нескольких слоев сброшен-

ной при линьке кожи и почвы, которые скреплены между собой выделяемой лягушками слизью. Животные сохраняют легочное дыхание через ноздри, остающиеся не покрытыми коконом (Withers, Richards, 1995; Withers, Thompson, 2000). Другой вариант гибернакулы – камера с уплотненными стенками, незначительно большего, чем сама амфибия, размера, что минимизирует соприкосновение тела с почвой и, тем самым, уменьшает осмотическую потерю воды из организма (Carvalho et al., 2010). Некоторые виды (например, родов *Scaphiopus* и *Pelobates*) выживают без защитного кокона, находясь в прямом контакте с рыхлым окружающим субстратом, или в камерах, размер которых лишь на несколько миллиметров превышает размер животных (Seymour, 1973; Ермохин и др., 2013). Очевидно, что и уплотненные стенки, и коконы уменьшают потерю воды, но представляют собой барьер для диффузии газов (Feder, Burggren, 1992). Конструкция зимовочных камер, как выяснилось, может “преднамеренно” затруднять газовый обмен для ускорения запуска механизмов метаболической депрессии; как, например, у австралийской роющей лопатницы (*Cyclorana alboguttata* (Günther 1867)) (Rossi et al., 2020). Однако измерить газовый состав воздуха непосредственно в гибернакуле еще сложнее, чем в грунте на глубине расположения животных.

Учитывая сказанное, целесообразный подход, по-видимому, состоит не столько в выяснении всего разнообразия складывающихся условий на зимовке, сколько в экспериментальной оценке предельных возможностей амфибий переносить гипоксию. В качестве удобной модели мы избрали чесночницу Палласа (*Pelobates vespertinus* (Pallas 1771)) – вид, недавно выделенный из обыкновенной чесночницы (*Pelobates fuscus* (Laurenti 1768)) (Боркин и др., 2001; Литвинчук и др., 2008). Ареал *P. vespertinus* (Litvinchuk et al., 2013; Dufresnes et al., 2019) занимает обширную территорию от бассейнов Дона и Волги на западе до р. Тургай и междуречья Тобола-Ишима – на юго-востоке; северная граница совпадает с северной границей хвойно-широколиственных лесов, южная – с северной окраиной полупустынь. На протяжении всего ареала чесночница зимует в грунтах на глубине от нескольких десятков сантиметров до 2 м (Искакова, 1959; Гаранин, 1983; Дебело, Чибилев, 2013; Ермохин и др., 2013).

Первая и основная цель работы – определить в лабораторном эксперименте минимальное содержание кислорода в воздухе, достаточное для длительного существования *P. vespertinus*, и пороговую концентрацию, непродолжительное пребывание в которой летально для особей вида. Техника экспериментов состояла в описании ре-

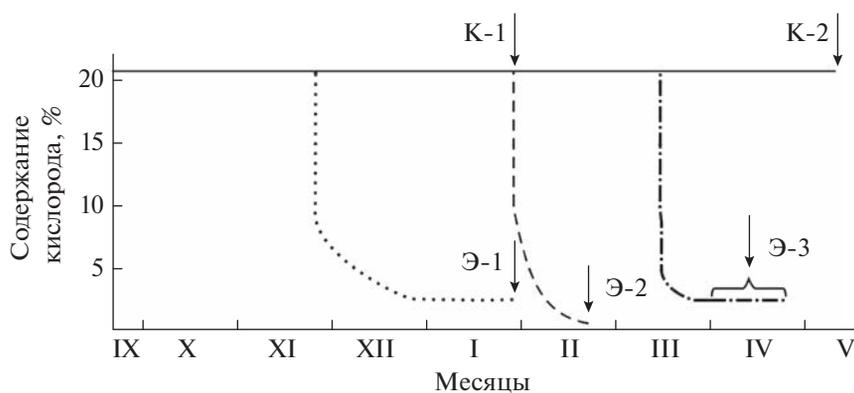


Рис. 1. Схема лабораторных экспериментов по выяснению отношения чесночницы Палласа (*Pelobates vespertinus*) к концентрации кислорода в воздухе при температуре 3°C. Группы: К-1 и К-2 — контрольные, Э-1, Э-2 и Э-3 — экспериментальные. Стрелки — время отбора проб для биохимических исследований.

акций животных (адекватные, нарушенные, кома) при заданных концентрациях кислорода и поддержании влажности. Таким путем выясняли витальный диапазон содержания кислорода для животных — от безопасного понижения концентрации до экстремально малых значений.

Вторая цель — выяснить биохимические пути, обеспечивающие выживание чесночницы во время гибернации в условиях нормоксии и гипоксии. Известно, что у амфибий, зимующих/эстивирующих в почве при нормальной концентрации кислорода, главным метаболическим резервом служат липиды жировых тел, в то время как у амфибий при дефиците кислорода метаболизм поддерживается за счет запасов гликогена. Количественное соотношение липидов и гликогена, косвенно свидетельствующее об условиях среды в местах зимовки, и их баланс при изменении газового состава до настоящего времени у чесночницы Палласа не были известны.

Третья цель состояла в определении сезонной динамики температур и концентрации кислорода в воздухе грунтов на разной глубине в одном из характерных местообитаний чесночницы, расположенном в нижнем течении р. Оки близ г. Калуга. Таким путем мы надеялись получить первые данные о реально наблюдаемых параметрах среды в естественных местах зимовки вида.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Животные

Pelobates vespertinus ($n = 41$, масса тела $P = 10.7 \pm 0.5$ г, длина тела $L = 41.8 \pm 1.0$ мм) были собраны в середине сентября у села Урицкое (Саратовская обл., 51°25' с.ш., 44°56' в.д.) в долине р. Медведица и перевезены в термостатируемом контейнере с почвой в ИБПС ДВО РАН (г. Магадан) для

экспериментов. В лаборатории животные в нескольких вентилируемых 3-литровых контейнерах с почвой влажностью 35–40% прошли предзимнюю акклимацию — их содержали по двое суток при ступенчато снижающихся температурах 15, 10 и 8°C, затем по две недели — при 5 и 3°C (рис. 1). В этих условиях — в почве при температуре 3°C, характерной для зимовки чесночницы в природе (Ермохин и др., 2013), — содержали контрольные группы К-1 ($n = 10$) до конца января и К-2 ($n = 4$) до середины мая и всех экспериментальных животных до начала работы с ними.

Экспериментальное лабораторное оборудование

Животных акклимировали и содержали до начала экспериментов в термостатах ТСО-1/80 (ОАО Смоленское СКТБ СПУ, Россия, <https://sktb-spu.ru>). Для уменьшения градиентов они были дополнительно теплоизолированы снаружи (пенофол фольгированный, 10 мм), благодаря чему максимальное отклонение средней температуры в термостате составило лишь $\pm 0.5^\circ\text{C}$ (измерения проведены температурными логгерами DS1922L, НТЛ ЭлИн, Россия, <https://elin.ru>).

Для поддержания гипоксических условий в экспериментах были использованы прозрачные склянки (Duran Group, DWK Life Science, Германия, <https://www.dwk.com/laboratory/brands/duran>) объемом 0.8 л. Их герметичные крышки имели четыре отвода, которые были заглушены мягкими силиконовыми пробками и закрыты сверху пластиковыми винтовыми колпачками. В каждую склянку помещали одну чесночницу, укладывали влажную фильтровальную бумагу и, для предотвращения возникновения гиперкапнии, сорбент углекислого газа, образующегося при дыхании животных (натронная известь — Sofnolime 2550, Molecular products Limited, Великобритания, <https://>

www.molecularproducts.com). Во всех экспериментах сосуды с чесночницами находились в вышеописанных термостатах при 3°C.

Содержание кислорода и углекислого газа в склянках с чесночницами измеряли газоанализатором MultiGas OxyPro O₂/CO₂ (НТК Hamburg GmbH, Германия, <https://www.htk-hamburg.com>) с периодичностью один раз в двое суток. Воздух отбирали через прокол в силиконовой пробке-заглушке иглой газоанализатора. Каждая сессия состояла из трех последовательных отборов воздуха объемом 20 мл; концентрацию газов в склянке рассчитывали как среднее значение трех измерений. Перед каждой сессией измерений датчик O₂ калибровали по атмосферному воздуху и чистому азоту (ООО Команда Магаданской кислородной станции, Россия, ГОСТ 9293-74), датчик CO₂ — по чистым азоту и углекислому газу (ЗАО Уралдиоксид, Россия, ГОСТ 8050-85).

Для компенсации разряжения в склянке после изъятия 60 мл воздуха для анализа в нее через силиконовую пробку-заглушку шприцем вводили газовую смесь с необходимой долей кислорода. Точность измерения поверенного газоанализатора составляет ± 0.5% (Свидетельство о поверке ФГУП ВНИИФТРИ, Россия). Использование газоанализатора MultiGas OxyPro O₂/CO₂ обусловлено именно малым объемом забираемой разовой пробы, не создающей значительного разряжения в склянке; однако величина абсолютной погрешности прибора не позволила оценить интенсивность газового обмена чесночниц, а тем самым — и уровень метаболической депрессии.

Предварительные эксперименты

Для сокращения продолжительности основных экспериментов предварительно была оценена способность чесночниц существовать при содержании кислорода вдвое ниже содержания кислорода в атмосферном воздухе (10%). При этом мы ориентировались на данные по роющей лопатнице (*Cyclorana alboguttata*), особи которой в этих условиях не проявляли признаков угнетения (Rossi et al., 2020). Чесночницы ($n = 6$) были перемещены из условий нормоксии в склянки с 10% кислорода и пребывали в этих условиях в течение двух недель; их состояние оценивали по адекватности реакций на освещение, наклон склянки, при необходимости — на прикосновение введенного через силиконовую пробку тонкого щупа.

На следующем этапе для проверки стабильности состояния животных при гипоксии было исследовано вдвое более низкое содержание кислорода (5%), в эти условия перевели четыре особи из шести; продолжительность эксперимента так-

же составила две недели. Концентрации 10 и 5% достигали путем медленной продувки склянок газообразным азотом.

Для оценки окололетальных значений гипоксии двух других чесночниц оставили в условиях постепенного снижения содержания кислорода за счет дыхания до наступления комы (мышцы расслаблены, зрачки не реагируют на свет, буккофарингеальные движения отсутствуют). Описанное состояние наступило при достижении 1.9 и 0.7%. Через 18–20 ч комы животных перевели в условия с нормальной концентрацией кислорода, после чего они ожили. Все шесть тестированных особей после экспериментов содержались в лаборатории в течение нескольких недель.

Результаты предварительных экспериментов позволили смоделировать схему основных: сократить продолжительность экспериментов, начав не с атмосферного содержания кислорода, а с 10%, и считать минимальной витальной концентрацией примерно 2–3% кислорода (среднее значение между хорошо переносимой концентрацией — 5% и средней около без пробела летальной концентрацией — 1%).

Основные эксперименты

Для выяснения способности *P. vespertinus* длительно переносить пониженное содержание кислорода и уточнения летальных его концентраций были проведены три эксперимента. Результаты некоторых из них были частично опубликованы ранее (Bulakhova et al., 2023).

В первом эксперименте (Э-1) определяли способность чесночниц ($n = 7$) длительное время (не менее месяца) находиться в условиях экстремально низкого (примерно в 10 раз ниже нормы) содержания кислорода (2–3%). С момента отлова животные находились в нормоксии при 3°C в почве, затем их перевели в склянки с содержанием кислорода 10%, которое до 2–3% снижалось за счет дыхания животных и поддерживалось добавкой газовой смеси на этом уровне в течение месяца (до конца января), после чего шесть взрослых самок были отобраны для биохимических анализов (см. рис. 1).

Во втором эксперименте (Э-2) уточняли значения окололетальной концентрации кислорода, при кратковременном пребывании в которой наступала кома. Животные ($n = 8$) находились в нормоксических условиях почти 4.5 месяца после отлова (до конца января), после чего их переводили в склянки с 10% кислорода; в результате дыхания животных содержание кислорода снижалось до окололетальных концентраций (наступления

комы). Три взрослые самки затем были отобраны для биохимических исследований (см. рис. 1).

В третьем эксперименте (Э-3) выясняли, зависит ли устойчивость чесночницы к экстремально низкой витальной гипоксии от времени ее наступления (середина зимовки или конец зимовки). Он был аналогичен первому эксперименту, но начался на три месяца позже (в начале марта) (см. рис. 1). Для ускорения достижения необходимых концентраций время пребывания в интервале 10–8% кислорода было уменьшено до 2–3 сут, после чего его содержание понизили до 5% добавлением азота, и далее оно сокращалось за счет дыхания животных до 2–3%. Эта процедура в среднем сокращала время понижения с 10 до 3% до двух недель. После наступления комы все особи ($n = 6$) были умерщвлены для оценки биохимических изменений в тканях.

Биохимические исследования

Резервные вещества исследованы только у взрослых самок ($n = 27$, $L = 42.4 \pm 0.7$ мм, $P = 11.1 \pm 0.4$ г), поскольку у многих видов амфибий существуют возрастные и половые различия их запаса и расхода (Pasanen, Koskela, 1974; Bulakhova, Shishikina, 2022; Bulakhova et al., 2023). Были исследованы самки в трех вышеописанных экспериментальных выборках и в двух контрольных. В контрольной группе К-1 восемь особей были умерщвлены для биохимических исследований одновременно с животными группы Э-1; в контрольной группе К-2 ($n = 4$) – в середине мая (см. рис. 1). Размеры выборок экспериментальных животных указаны в предыдущем разделе.

Исследование содержания воды и резервных веществ (липиды и гликоген) в тканях, а также массы запасующих органов (печень и жировые тела) проведено по методикам, описанным ранее (Pasanen, Koskela, 1974; Bulakhova, Shishikina, 2022). Содержание воды (%) определяли в образцах ткани печени и мышц, которые взвешивали, высушивали в течение 2 сут при 105°C и затем снова взвешивали. Определение концентрации гликогена проводили в образцах печени и мышечной ткани *o*-толуидиновым методом (Tapkoу, Nagy, 1963; Северин, Соловьева, 1989) и рассчитывали по графикам стандартных растворов глюкозы. Липиды из образцов печени и мышц экстрагировали смесью диэтилового эфира и этанола (1 : 3) в течение 48 ч и оценивали методом Canal et al. (1972). Для определения оптической плотности растворов использовали спектрофотометр Ecoview-UV-3100 (Shanghai Mapada Instruments Co., Ltd. Китай, <https://mapadash.en.ec21.com>). Значения концентраций гликогена и липидов приведены в тексте в мг/г сырой ткани. Гепато-

соматический индекс и индекс жировых тел рассчитывали как отношение массы печени и жировых тел к массе тела, выраженное в процентах.

Статистический анализ

Концентрацию гликогена, липидов и содержание воды в тканях в контрольных и экспериментальных группах сравнивали с помощью U-test Манна–Уитни. Значимость определяли при $p \leq 0.05$. Все значения представлены как среднее \pm стандартная ошибка.

Полевые исследования

Температура и содержание кислорода в грунтах измерены в окрестностях г. Калуга (54°32' с.ш., 36°16' в.д.) в долине р. Оки близ оз. Тишь (рис. 2), в обстановке, аналогичной месту отлова чесночниц для экспериментов (Решетникова и др., 2011; Ермохин и др., 2013). Здесь ранее были проведены учеты амфибий ловчими канавками с цилиндрами (Алексеев и др., 2011), показавшие высокую численность *P. vespertinus*, его доминирование среди отловленных животных и, тем самым, типичность выбранного участка в качестве местобитания вида.

Биотоп представляет собой основание коренного борта долины левого берега р. Оки, сложенного песками (см. рис. 2). В растительном покрове преобладают ксерофильные злаки с участием лесостепных видов “окской флоры” (Решетникова и др., 2011). Локальные доминанты: вейник наземный (*Calamagrostis epigeios* (L.) Roth), вязель пестрый (*Coronilla varia* L.), осока бледноватая (*Carex pallescens* L.), щавель кислый (*Rumex acetosa* L. s. str.), подмаренник мягкий (*Gallium mollugo* L.).

Концентрацию кислорода в воздухе грунтов определяли на глубинах 160 и 240 см, поскольку многократно показано, что чесночницы зимуют в горизонтах более 1.5 м (Банников, Денисова, 1956; Исакова, 1959; Дебело, Чибилев, 2013; Ермохин и др., 2013). На названные глубины были установлены по две (дублирующие) системы, доставляющие воздух к поверхности почвы (Смагин, 2005). Каждая состояла из воронки (диаметр 10 см, высота 9 см, объем 1.3 л) с направленным вверх соском (диаметр соска 1.8 см), к которому с помощью переходников из силиконовых трубок был присоединен выходящий на поверхность почвы медный капилляр (внутренний диаметр 4 мм) (рис. 3). На кончик капилляра плотно насаживали силиконовую трубку, пережатую на выходе хирургическим корнцангом. Системы стояли с декабря 2019 г. по апрель 2021 г.



Рис. 2. Местообитание чесночницы Палласа (*Pelobates vespertinus*) и расположение экспериментальной площадки (указано стрелкой) (окрестности г. Калуга, долина р. Оки близ оз. Тишь).

Содержание кислорода измеряли один раз в 2 месяца газоанализатором ПКГ-4 (Эксис, Россия, <https://www.eksis.ru>), точность измерения концентрации кислорода $\pm 0.4\%$. Как будет показано ниже, этой точности оказалось достаточно для достижения целей исследования. При отборе проб почвенного воздуха силиконовые трубки ниже корнцангов прокалывали иглой газоанализатора, затем в течение примерно 40 с откачивали воздух из капилляра до получения постоянного значения. В одну сессию на каждой системе концентрацию кислорода в грунтовом воздухе определяли трижды и рассчитывали среднее значение. По окончании измерений силиконовые трубки пережимали корнцангами ниже прокола.

Температуру грунта в шурфе измеряли на горизонтах 5, 80, 160 и 240 см температурными логгерами DS1922L, согласно Смагину и др. (2006), один раз в сутки (в 6 часов утра). Индивидуальная погрешность датчиков при калибровке в 0°C составила от 0.1 до 0.3°C против заявленной в

паспорте $\pm 0.5^\circ\text{C}$. Все значения температуры в тексте приведены с учетом выявленных индивидуальных отклонений. Логгер на глубине 5 см был установлен на расстоянии 10 м от остальных, с тем, чтобы временное удаление снега с поверхности почвы при отборе проб грунтового воздуха не сказывалось на температуре в указанном горизонте.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Чесночница в условиях экспериментальной гипоксии

В первом эксперименте (Э-1), начавшемся в конце ноября, при концентрации кислорода 10–3% чесночницы жили в течение 24–34 сут, при концентрации 2–3% шесть из семи особей прожили более 1 мес.; лишь одна погибла раньше (табл. 1). Содержание углекислого газа во время всех экспериментов не превышало 0.03%.

Во втором эксперименте (Э-2) кома у животных наступила по достижению концентраций 0.6–1.8% (в среднем, около 1%), т.е. в 12–21 раз ниже атмосферной (табл. 2). Это состояние оказалось необратимым и приводило к гибели, если животные находились в нем более суток. Чесночницы (см. табл. 2), одномоментно переведенные из кратковременной комы в условия нормоксии, восстановились и жили в лаборатории в течение нескольких месяцев.

В третьем эксперименте (Э-3) у пяти животных из шести кома наступила уже на 3–9-е сут пребывания в условиях с 2–3% кислорода; лишь одна особь выдержала гипоксию дольше – 31 сут (см. табл. 1).

Поведение чесночниц, содержащихся при температуре 3°C как при нормоксии, так и при гипоксии (10, 5 и 2–3%), не различалось: они были вяло-активными, признаков беспокойства не проявляли даже при наклонах склянок или резком их освещении – находились в нормальных позах (сидели или лежали, поджав под себя конечности), иногда неторопливо перемещались; некоторые животные “рыли” влажный фильтр, уложенный на дно склянок, превращали его в комок, под который неторопливо “прятались”, будучи потревожены. При увеличении температуры активность животных повышалась.

При концентрациях кислорода, близких к летальным (менее 2%), поведение чесночниц свидетельствовало о дискомфорте – время от времени они вытягивали задние конечности и оставались в этой характерной позе от нескольких минут до получаса.

Биохимические исследования

Содержание воды в тканях не различалось (*U-test*, $p > 0.05$) у животных в контрольных или экспериментальных группах (рис. 4), что позволило сравнивать содержание у них гликогена и липидов без пересчета на сухое вещество.

Масса печени у исследованных особей была невелика: максимальное значение лишь 560 мг, минимальное – 180 мг. Относительная масса печени в группах К-1 и Э-2 достигала 2.9%. Хотя в трех других выборках индекс печени был ниже (рис. 5), значимых различий между пятью группами не было (*U-test*, $p > 0.05$).

Жировые тела имелись не у всех животных: в контрольных группах к концу января (К-1) они сохранились лишь у 50% особей и имели массу 21 ± 6 мг (от 5 до 31 мг), а к середине мая (К-2) их доля сократилась до 25% (1 особь с массой жировых тел 22 мг). В экспериментальной группе Э-1 в конце января доля особей с жировыми телами –



Рис. 3. Общий вид установленных в шурфе систем отбора проб грунтового воздуха (желтые воронки, медные трубки) и измерения температур (белым шпагатом привязаны логгеры для облегчения их поиска при изъятии).

67% и масса жировых тел – 37 ± 9 мг (19–58 мг) были выше, чем в это же время в контрольной группе. В выборке Э-3 жировые тела имелись лишь у 17% особей, а в Э-2 этих органов не было ни у одного животного, что можно объяснить слишком малым объемом последней группы. Относительная масса жировых тел была невелика – в среднем 0.05–0.1% в обеих контрольных группах и 0.24–0.30% в экспериментальных.

Содержание липидов в печени у животных в обеих контрольных группах не различалось и составляло в среднем около 2.6 мг/г. В экспериментальных группах этот показатель был незначительно выше – около 3 мг/г (*U-test*, $p > 0.05$). В мышцах наблюдалась та же тенденция, что и в печени – содержание липидов в контроле (3.7–6.2 мг/г) было ниже, чем в экспериментах (7.9–10.4 мг/г); однако экспериментальные группы достоверно отличались по этому показателю лишь от контрольной К-1 (*U-test*, $p \leq 0.05$).

Таблица 1. Длительность пребывания (сут) чесночницы Палласа (*Pelobates vespertinus*) в условиях гипоксии*

№ эксперимента	№ особи	Суток при пониженной концентрации кислорода			Статус
		всего	10–3%	3–2%	
Э-1	1	70	34	36	Жива
	2	63	24	39	Жива
	3	63	24	39	Жива
	4	63	26	37	Жива
	5	63	27	36	Жива
	6	63	31	32	Жива
	7	38	28	10	Кома
Э-3	1	15	10	5	Кома
	2	15	11	4	Кома
	3	15	12	3	Кома
	4	15	11	4	Кома
	5	42	11	31	Кома
	6	18	9	9	Кома

* Примечание. Протоколы экспериментов подробно изложены в разделе “Материал и методы”.

Таблица 2. Окололётальная концентрация кислорода и время ее достижения (сут) в воздухе склянок с чесночницей Палласа (*Pelobates vespertinus*) в группе Э-2

№ особи	Суток при пониженной концентрации кислорода				Окололётальный порог O ₂ , %
	всего	10–3%	3–2%	<2%	
1	34	26	3	5	0.6
2	24	12	6	6	0.9
3	16	9	4	3	0.9
4	21	14	2	5	0.9
5	24	17	4	3	0.9
6	13	10	2	1	1.8
7	18	10	6	2	1.2
8	16	6	5	5	0.9

Содержание гликогена в тканях чесночниц, проводших в условиях нормоксии около 4 месяцев (группа К-1), было невысоко (в печени 35.4 ± 5.1 мг/г, в мышцах 4.1 ± 1.0 мг/г) и спустя 2.5 месяца (К-2) уменьшилось еще более существенно (до 2.1 и 0.2 мг/г, соответственно). В экспериментальной группе Э-1 в печени этот показатель оказался вдвое, а в мышцах – почти в 4 раза ниже, чем у контрольных животных в это же время (рис. 6). Во втором и третьем экспериментах содержание гликогена снизилось еще значительно (в печени до 4.8 ± 2.5 и 3.1 ± 0.3 мг/г, в мышцах до 1.6 ± 0.6 и 0.7 ± 0.3 мг/г).

Содержание кислорода и температура в грунтах

Содержание кислорода в грунтовой атмосфере в зимовочном биотопе чесночницы (см. рис. 3) на глубинах 160 и 240 см за полтора года наблюдений не опускалось ниже 19%. Между горизонтами оно не различалось и почти всегда было немногим ниже, чем в атмосферном воздухе. Концентрация кислорода начинала уменьшаться весной и достигала наименьших значений к середине августа (19.3%). Максимальные показатели (21.3%) отмечены в феврале 2022 г. (рис. 7).

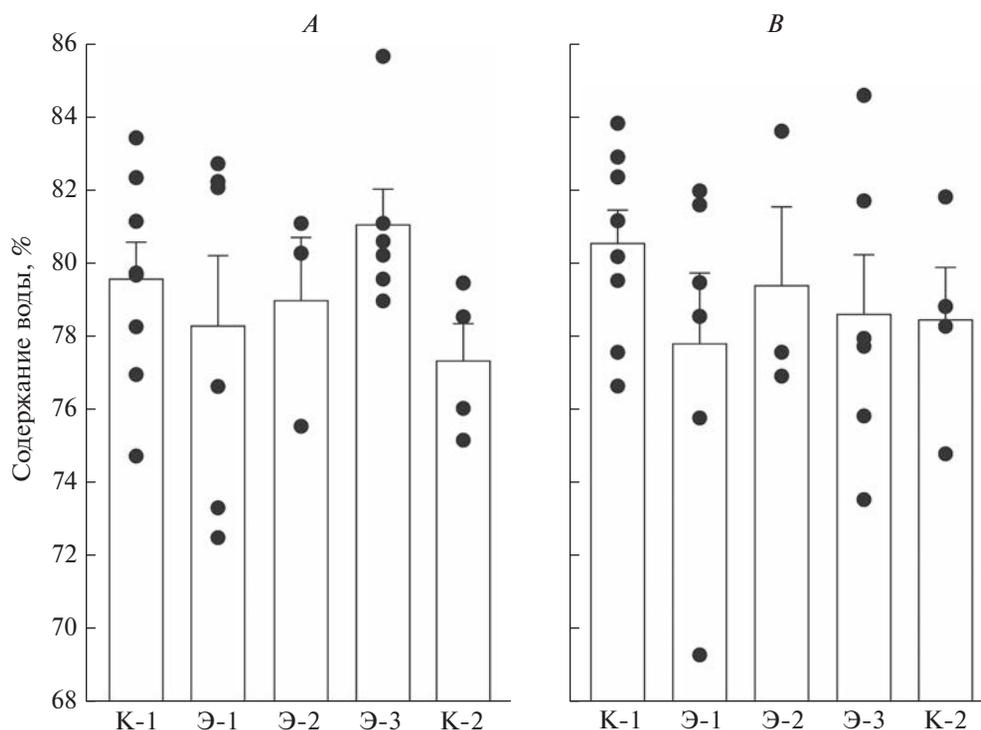


Рис. 4. Содержание воды (%) в печени (А) и мышцах (В) чесночницы Палласа (*Pelobates vespertinus*) в двух контрольных и трех экспериментальных группах. Здесь и на рис. 5 и 6: среднее значение \pm стандартная ошибка, точки – индивидуальные значения.

Температуры зимой в грунтах, как известно, зависят, главным образом, от температур воздуха и высоты снежного покрова. Суточные минимумы температуры воздуха в значительной степени различались по годам. В теплую зиму 2019–2020 гг. температура только однажды опускалась ниже -10°C (с 7 по 9 февраля, минимальная -14.3°C).

Зима 2020–2021 гг. была много суровее, минимумы достигали -26°C (https://gp5.ru/Архив_погоды_в_Калуге).

Сплошной снежный покров зимой 2019–2020 гг. установился в начале декабря, наибольшая его мощность (13–15 см) отмечена в начале–середине января. Зимой 2020–2021 гг. постоянный по-

Таблица 3. Минимальные за декаду значения температуры ($^{\circ}\text{C}$) атмосферного воздуха, температуры грунтов и мощности снега зимой 2019–2020 гг. (перед чертой) и 2020–2021 гг. (после черты)

Дата	Снег, см	Атмосферный воздух	Почва и грунты на глубине, см			
			5	80	160	240
20.12	0.4/11	-2.6/-11.9	2.1/-1.2	3.3/1.0	4.6/3.8	6.0/6.1
31.12	3/16	-5.1/-10.9	1.3/0.0	3.8/1.2	5.4/3.4	6.5/5.5
10.01	13/27	-4.6/-8.4	0.9/0.1	2.9/1.4	4.7/3.3	6.0/5.2
20.01	15/35	-6.7/-24.3	1.1/0.0	2.8/1.6	4.2/3.3	5.5/5.0
31.01	14/35	-5.3/-19.1	0.8/0.0	2.5/1.5	3.9/3.1	5.2/4.8
10.02	2/46	-14.3/-18.4	0.3/-0.1	2.2/1.5	3.7/3.0	4.9/4.6
20.02	1/73	-3.7/-26.1	0.3/-0.1	1.9/1.4	3.2/2.9	4.5/4.5
28.02	1/65	-3.1/-23.3	0.7/-0.1	2.0/1.2	3.2/2.8	4.4/4.4
10.03	1/42	-2.1/-22.3	1.2/0.0	2.4/0.9	3.3/2.4	4.4/4.0
20.03	0.4/42	-7.0/-17.2	2.4/-0.2	4.4/0.4	4.1/2.2	4.5/3.8
31.03	4/28	-6.4/-5.8	1.6/0.0	4.0/0.6	4.6/2.2	5.0/3.7

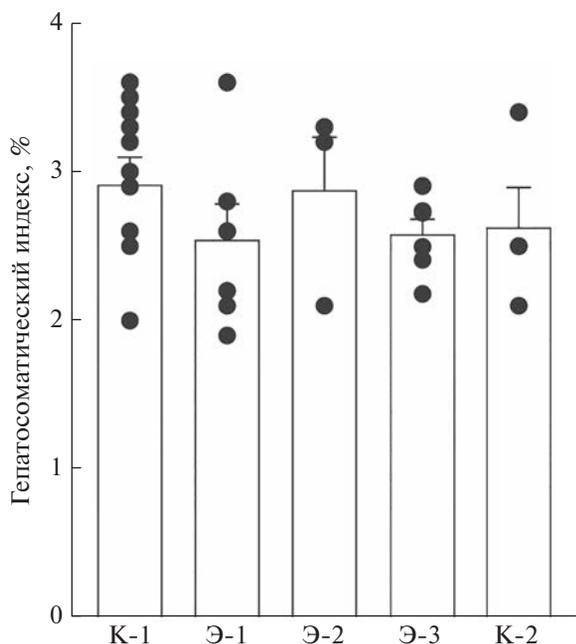


Рис. 5. Относительная масса печени у чесночницы Палласа (*Pelobates vespertinus*) в двух контрольных и трех экспериментальных группах.

кров установился также в начале декабря, но высота его была значительно больше, чем в предыдущую зиму, и достигла максимума (70 см) в

середине февраля (https://rp5.ru/Архив_погоды_в_Калуге) (табл. 3).

ОБСУЖДЕНИЕ

Отношение к гипоксии

Чесночница Палласа, как и другие виды чесночниц и экологически близкие к ним представители бесхвостых амфибий – лопатоноги и некоторые виды жаб, например монгольская (*Strauchbufo raddei* (Strauch 1876)), – зимуют на суше, зарывшись глубоко в предпочитаемые ими неплотные грунты – супеси, пашню и т.д. (Брем, 1895; Savage, 1942; Емельянов, 2018). Все они именно закапываются (как бы “погружаясь” в землю), оставляя после себя лишь разрыхленный грунт, а не норы.

Зимовка глубоко в грунте – вынужденная стратегия чесночницы Палласа, отражающая отношение этой амфибии к отрицательным температурам: она непродолжительно (не более 3 суток) переносит охлаждение лишь до -1°C и по этому показателю относится к наименее холодоустойчивым бореальным амфибиям (Vertman et al., 2019a).

Вместе с тем, уходя от отрицательных температур в почву и грунты ниже уровня их промерзания, чесночница рискует столкнуться с дефицитом кислорода. Он может возникнуть в том слу-

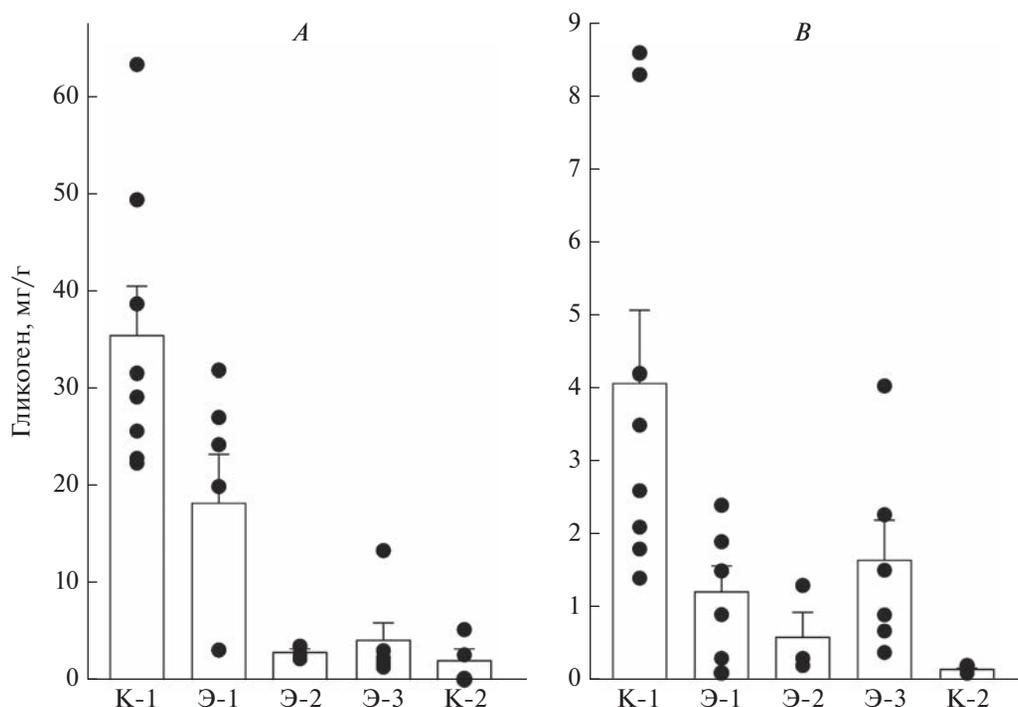


Рис. 6. Содержание гликогена (мг/г сырой ткани) в печени (A) и мышцах (B) чесночницы Палласа (*Pelobates vespertinus*) в двух контрольных и трех экспериментальных группах.

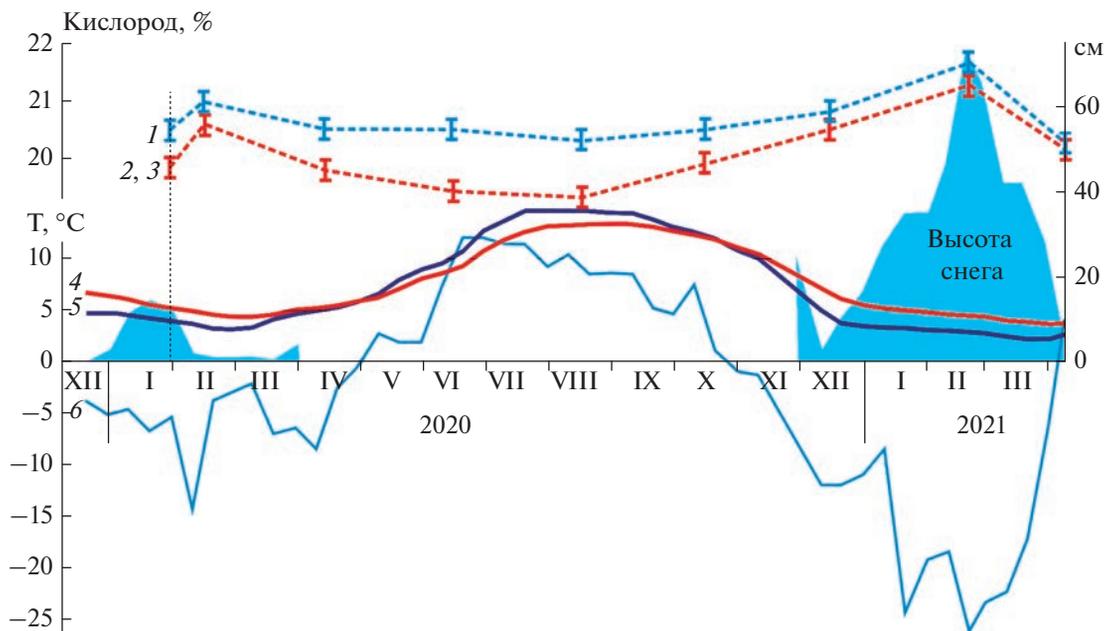


Рис. 7. Сезонная динамика температуры, содержания кислорода в воздухе грунтов и в атмосфере на экспериментальном участке у оз. Тишь, а также высота снежного покрова и минимальные за декаду температуры воздуха на метеостанции “Калуга” (https://rp5.ru/Архив_погоды_в_Калуге). Содержание кислорода: 1 – в атмосферном воздухе, 2 – в грунте на глубине 240 см, 3 – в грунте на глубине 160 см (кривые 2 и 3 совпадают); минимальная за декаду температура почвы: 4 – на глубине 240 см, 5 – на глубине 160 см; 6 – минимальная за декаду температура воздуха.

чае, когда диффузии газов препятствуют слои более плотных материалов (например, суглинков), промерзание почв сверху, достигающее в холодных регионах глубины более 1.5 м, или поверхностное затопление (Withers, 1978; Ultsch, Anderson, 1986; Lavelle, Spain, 2001; Берман и др., 2020; Bulakhova et al., 2020).

Проведенные эксперименты свидетельствуют между тем, что даже значительный дефицит кислорода в грунтовой атмосфере не опасен для этого вида. Концентрацию кислорода в 2–10 раз ниже атмосферной нормы на уровне моря чесночница без видимого ущерба могут выдерживать долго. Они сохраняют при этом некоторый уровень активности (“вяло-активны”), не проявляя признаков беспокойства. При концентрациях ниже 2% кислорода чесночница впадала в кому. Обращает на себя внимание способность чесночницы переносить моментальную реоксигенацию – один из ключевых стрессовых факторов для подвергшихся гипоксии животных (Bickler, Buck, 2007), нередко приводящий к гибели. Эта способность чесночницы свидетельствует о высокой степени адаптации вида к пребыванию в атмосфере с переменным уровнем кислорода.

Точность использованного оксиметра ($\pm 0.5\%$) не позволяет твердо назвать нижний порог концентрации кислорода, при котором чесночница Палласа может длительно существовать, но полу-

ченные данные надежно указывают, что он лежит около 2%.

Мы не ставили перед собой задачу выяснить максимальную продолжительность выживания *P. vespertinus* в условиях дефицита кислорода. Эксперимент (Э-1) был прекращен по прошествии примерно двух месяцев, причем половину срока животные находились в экстремальной гипоксии (2–3% кислорода). Этот результат позволяет предполагать, что при достаточном запасе резервных веществ чесночница может находиться в гипоксии без ущерба более продолжительное время.

Способность чесночницы Палласа переносить столь значительную – экстремальную – гипоксию в воздушной среде пока уникальна для класса амфибий. В принципиально более мягких условиях – при концентрациях кислорода около 9% – длительно может жить выше упомянутая *Cyclorana alboguttata* (Rossi et al., 2020). Некоторые другие виды амфибии в экспериментах показали толерантность к более жесткой гипоксии, но лишь кратковременно. Например, жаба-ага (*Rhinella marina* (L. 1758)) успешно вынесла пребывание при концентрациях кислорода 7–10% в течение суток, а 5% – в течение часа (Wood, Malvin, 1991; Gamperl et al., 1999); жаба-рококо (*Rhinella schneideri* (Werner 1894)) при содержании кислорода 5% может прожить несколько минут (Kruhöffer et al., 1987), европейский протей (*Prote-*

us anguinus Laurenti 1768) – 12 ч в условиях аноксии, пиренейский тритон (*Calotriton asper* (Dugès 1852)) – лишь 1.5 ч (Issartel et al., 2009).

Вместе с тем полного отсутствия кислорода (аноксию) чесночница Палласа не переносит, в отличие от наиболее устойчивого к гипоксии вида амфибий – сибирской лягушки (*Rana amurensis*) (Berman et al., 2019).

Способность чесночницы Палласа переносить дефицит кислорода понижается по мере увеличения длительности пребывания животных в лаборатории до начала экспериментов. В исследованиях, начавшихся в конце ноября, 6 особей из 7 успешно прожили 32–39 сут при концентрации 2–3% кислорода. Те же условия весной (в марте) длительно выдержала лишь одна особь из 6 (см. табл. 1). Очевидно, что причиной этого может быть величина запаса резервных веществ, обеспечивающая выживание в период зимовки.

Липиды и гликоген в зимнем метаболизме чесночницы Палласа

У зарывающихся амфибий во время эстивации/гибернации основное метаболическое “топливо” – липиды, что подтверждается данными о сезонных изменениях их запасов в организме и респираторными коэффициентами (см. обзор Feder, Burggren, 1992). Липиды у таких амфибий запасаются в тканях (печень, мышцы) и в виде подкожных отложений, однако основные депо липидов – абдоминальные жировые тела, которые достигают у зарывающихся видов выдающихся размеров по сравнению с таковыми у зимующих в воде или вблизи поверхности амфибий. Например, у жабы Фаулера (*Anaxyrus fowleri* (Hinckley 1882)) жировые тела достигают в среднем 3% от массы тела (Bush, 1963), у лопатоногов *Scaphiopus* – 3–5% (Seymour, 1973), а у плоскоголовой лопатницы (*Cyclorana platycephala* (Günther 1873)) – до 10–24% (van Beurden, 1980). Запас липидов в жировых телах такого размера достаточен для удовлетворения всех энергетических потребностей указанных видов во время 7–10-месячной или даже двухлетней эстивации, а у части особей обитающего в пустынных районах Австралии *C. platycephala* при отсутствии необходимого количества осадков – до 5–6 лет покоя (Bush, 1963; McClanahan, 1967; Gehlbach et al., 1973; Seymour, 1973; van Beurden, 1980).

В нашем исследовании уже через 4 мес. (в конце января) лишь у половины исследованных чесночниц сохранились жировые тела, а к концу зимовки доля особей с жировыми телами сократилась до четверти. Это свидетельствует о том, что при нормальном содержании кислорода в воздухе у чесночниц, как у многих других видов амфибий,

жировые тела, очевидно, используются в процессе аэробного метаболизма и расходуются даже при низких температурах среды (около 3°C). Однако поразительно малая масса жировых тел (до 0.1% от массы тела в контрольных группах и до 0.3% – в экспериментальных) и значительная доля животных без них уже в середине зимовки, низкое содержание липидов в печени и мышцах свидетельствуют либо о низкой скорости расхода этого резервного вещества, либо об использовании других энергетических ресурсов для обеспечения успешной зимовки.

Использование липидов в качестве основного энергетического ресурса дополнительно выгодно из-за метаболической воды, образующейся в процессе окисления (Pinder et al., 1992). Очевидно, что этот путь, наряду со способностью поглощать влагу из окружающей почвы через кожу (Ruibal et al., 1969; Tracy et al., 2007), актуален для видов, зимующих/эстивирующих в засушливых районах или при относительно высоких температурах. Вероятно, это может быть одной из причин столь больших различий относительных масс жировых тел между указанными выше видами жаб, квакш и лопатоногов, с одной стороны, и исследованной нами чесночницы – с другой.

Получение энергии путем окисления липидов возможно лишь при доступе кислорода (Pinder et al., 1992), но прекращается при гипоксии. Чесночницы, прошедшие 38–70 сут при пониженном содержании кислорода, имели большую массу жировых тел, чем пребывавшие в течение 4 месяцев в нормоксии. Доля животных, полностью израсходовавших жировые тела, в этих двух группах так же различалась (33 и 50%, соответственно). Очевидно, что гипоксия в течение почти половины срока сказалась на вовлечении липидов в обмен – низкие уровни кислорода ограничили возможность окислять липиды, и животным пришлось переходить на не липидный обмен.

У чесночницы в нормоксии наряду с сокращением размеров жировых тел происходит уменьшение содержания гликогена в тканях – его количество во второй половине зимовки (между концом января и серединой мая) за 3.5 месяца уменьшилось в среднем на 33 мг/г в печени и почти на 4 мг/г в мышцах. Эта скорость не высока по сравнению со скоростями, отмеченными у других видов (Koskela, Pasanen, 1975).

В середине зимовки (конец января) у чесночниц содержание гликогена в печени (35.4 мг/г) и мышцах (около 4 мг/г) оказалось в несколько раз меньше такового у зимующих при таких же температурах (3–4°C) в умеренных широтах в воде лягушек (Kato, 1910; Smith, 1950; Hong et al., 1968; Pasanen, Koskela, 1974; наши неопубликованные

Таблица 4. Суммарная численность амфибий за август–октябрь 2010 г. на участке в основании супесчаного борта долины р. Ока с ксерофитным злаковым лугом у оз. Тишь (по: Алексеев и др., 2011)

Вид	Количество особей на 10 м канавки	Общее количество особей
<i>Pelobates fuscus</i>	1.93	511
<i>Bombina bombina</i> (L. 1791)	0.69	184
<i>Bufo bufo</i> (L. 1758)	0.04	1

данные). Таким образом, *P. vespertinus* (как минимум, взрослые особи вида) перед зимовкой, возможно, имеют наименьший запас гликогена по сравнению с другими амфибиями. Косвенное подтверждение этого предположения – крайне низкая холодоустойчивость чесночницы Палласа (Berman et al., 2019a), поскольку выживание и предельные переносимые температуры при замораживании у амфибий обусловлены синтезом криопротекторов, который зависит от количества гликогена в печени (Costanzo, Lee, 1993). Очевидно, что уменьшение времени выживания в условиях гипоксии во второй половине зимовки (группа Э-3) связано с постепенным сокращением изначально небольшого запаса резервных веществ (гликогена и липидов), которое наблюдается даже при нормоксии.

Пребывавшие в течение 2 месяцев при гипоксии чесночницы израсходовали вдвое больше гликогена, чем контрольные, но сохранили большую массу жировых тел. Очевидно, что это вызвано условиями эксперимента – недостатком кислорода. Хотя мы не определяли уровень глюкозы и лактата в тканях, иного варианта, как прекращение аэробного обмена и переход на гликолиз, предположить нельзя.

Скорость расхода гликогена в экспериментальных группах была хотя и выше, чем в контрольных, однако существенно ниже таковой у видов, не толерантных к гипоксии. Так, например, у умеренно устойчивой к дефициту кислорода травяной лягушки (*Rana temporaria* L. 1758) запасы гликогена в печени истощались в течение первой недели гипоксического воздействия, при содержании кислорода в воде около 40% от нормального (Boutilier, 2001), а у не переносящей гипоксию жабы Великих равнин (*Anaxyrus cognatus* (Say 1822)) концентрация печеночного гликогена уменьшилась вдвое всего лишь через 40 мин пребывания в аноксии (Armentrout, Rose, 1971).

Распространенная реакция на неблагоприятные условия окружающей среды у животных (включая амфибий), лежащая в основе спячки, торпора, диапаузы, анаэробноза, ангидробноза и эстивации, – метаболическая депрессия (Noshchakha, Guppy, 1987; Pinder et al., 1992). Способность чесночницы переносить в течение длитель-

ного времени гипоксию обусловлена, очевидно, активацией гликолиза в сочетании с подавлением метаболизма. Пониженная температура снижает активность животных и скорость метаболизма, а физиологическая и метаболическая пластичность обеспечивает экономию энергетических затрат; совокупный эффект этих факторов направлен на поддержание метаболизма на минимальном уровне, обеспечивающем выживание (Boutilier et al., 1997). Исходя из малых размеров “депо” (печени и жировых тел) и невысокого содержания запасенных ресурсов (липидов и гликогена), можно предположить, что роль подавления метаболизма для выживания при длительной зимовке у чесночницы должна быть очень высока.

Условия зимовки в природе

Основание супесчаного шлейфа, где расположена площадка (см. рис. 2) для сезонного мониторинга температур и содержания кислорода в грунтовой среде, служит местом зимовки чесночниц, размножающихся поблизости в пойменных озерах. Отловы канавками с цилиндрами (Алексеев и др., 2011) показали высокую численность чесночницы и ее доминирование среди отловленных животных на ксерофитных злаковых лугах (табл. 4). В четырех других биотопах (пойменный ивовый лес, пойменные гигрофитный и разнотравный остепненный луга и нагорная дубрава на склонах) в течение августа–ноября пойманы единичные особи (Алексеев и др., 2011).

В песчаном грунте экспериментальной площадки обе зимы концентрация кислорода по всей глубине профиля, даже на глубине 240 см, была близка к атмосферной.

Как свидетельствуют исследования по сезонной динамике газового обмена в легких грунтах (Смагин, 2005), описанная нами ситуация ординарна: на предельно исследованной глубине в 240 см концентрация кислорода мало отличается от аналогичного показателя в атмосферном воздухе.

Подчеркнем, что гумусовый горизонт под указанной площадкой мониторинга тонок, выражен фрагментарно из-за небольшого проективного покрытия растительности (50–60%), оползания песка по склону и ветрового сноса. Только в пре-

делах первого метра было заметно неравномерное окрашивание гумусовыми потеками. В разрезе грунта до глубины почти 300 см супесь была однородна – без прослоев инородного материала. Таким образом, условия аэрации были равномерны по всему профилю.

Можно ожидать замедление аэрации грунтов в случае промерзания верхнего горизонта почвы. Но в течение двух зимних периодов наблюдений промерзания не было. Для автоморфных почв легкого гранулометрического состава с невысокой полевой влагоемкостью (3–6%) аэрация мало меняется по сезонам и остается высокой по всему профилю (Взаимодействие ..., 1985; Гаель, Смирнова, 1999). И лишь в тяжелых (в крайнем варианте – глинистых) грунтах газообмен затруднен, поэтому в устроенных здесь животными норах могут создаваться гипоксические условия (Chew et al., 2004).

Супеси и другие рыхлые субстраты, очевидно, важны для роющих амфибий, т.к. их легче рыть. Но служит ли содержание кислорода в грунтах, мало отличимое от атмосферного на уровне земли, привлекательным фактором для чесночницы Палласа, не очевидно. Некоторые роющие виды амфибий выбирают микробиотопы с гипоксическими условиями для того, чтобы замедлить метаболизм и, тем самым, снизить энергетические затраты и замедлить накопление токсичных метаболитов. Так, возвращаясь к *Cyclorana alboguttata*, напомним, что при выборе условий гибернации она предпочитает нормоксии гипоксию (9%), не жесткую, но ускоряющую наступление метаболической депрессии (Rossi et al., 2020). В природе этот вид достигает подобного эффекта путем зарывания в глинистый грунт и создания кокона из сброшенной кожи и слизи. Некоторые виды рыб, например, мангровый ривулюс (*Kryptolebias marmoratus* (Роеу 1880)), при отсутствии воды так же выбирают микробиотопы с гипоксическими условиями (Rossi, Wright, 2020).

Чесночница Палласа проводит на зимовке более полугодом, и экономия энергетических резервов путем замедления метаболизма, по-видимому, актуальна для нее. Зимовочные камеры в песчаном грунте представляют собой не более чем полости с едва уплотненными стенками; никто из исследователей не отмечает использования слизи, шкурки от линьки и т.д. Остается предположить, что уменьшение энергетических затрат достигается действием пониженной температуры.

Температуры грунтов на экспериментальной площадке в долине р. Оки в смежные зимы (теплую и малоснежную 2019–2020 гг. и суровую, но многоснежную 2020–2021 гг.) различались незначительно (см. табл. 3) благодаря сочетанию тем-

ператур воздуха и мощности снежного покрова. В 2019–2020 гг. значения температуры на всех глубинах были положительны, но и зимой 2020–2021 гг. они понизились лишь до $-1...-2^{\circ}\text{C}$ только в горизонте 5 см (при температурах воздуха -12°C и снежном покрове 2 см). В конце марта в год с холодной, но снежной зимой в слое грунта на глубине 80 см температура опускалась до 0.4°C . Тогда же на глубинах 160 и 240 см она понизилась до 2.2 и 3.7°C , соответственно (см. табл. 3).

Между тем для чесночницы температура 3°C на глубине зимовки (примерно 1.5 м) рассматривается как благоприятная (Ермохин и др., 2013). В нашей лаборатории животные при 3°C благополучно зимовали в течение 4–7 месяцев. В природе продолжительность зимовки может быть, вероятно, и большей. Таким образом, даже в снежные зимы минимальные температуры грунта на глубине 160 см оказываются ниже (как считалось) благоприятных. Нетрудно допустить, что здесь в грунтах в холодные и малоснежные зимы может быть еще холоднее даже на большей глубине. Отсюда следует, что либо чесночницы зарываются глубже 160 см, либо зимуют при меньших, чем 3°C (но не отрицательных) температурах. Именно поэтому восточная граница ареала чесночницы Палласа в Зауралье связана с нулевой изотермой, которая проходит в грунтах на глубине 160 см (Берман и др., 2020).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенная работа показала, что чесночница Палласа – вид, способный длительно (более месяца) без видимого ущерба находиться при концентрации кислорода в 10 раз ниже атмосферной нормы. Более того, в гипоксии она пребывает в активном, хотя и заторможенном, состоянии.

В типичных же местах зимовки чесночницы Палласа – в песчаных массивах, слагающих борт долины реки, и на характерной глубине, вероятно, более 160 см – воздух в грунтах по содержанию кислорода лишь незначительно отличается от атмосферного. Таким образом, хотя чесночница может переносить глубокую гипоксию, в исследованном (типичном для нее) месте зимует, не испытывая дефицита кислорода. Выявленная ситуация позволяет полагать, что выбор рыхлых грунтов связан не с их превосходной аэрацией, а с легкостью рытья.

Чесночница Палласа проводит в зимовке более полугодом, имея малые размеры запасующих органов, низкое содержание жиров и гликогена в них. Исходя из этого, можно предположить, что для обеспечения выживания чесночнице необходимо иметь небольшую скорость расхода резервных веществ (существенное подавление метабо-

лизма), что и наблюдалось у взрослых самок в лаборатории даже при нормальном содержании кислорода. Важную роль в инициации метаболической депрессии, вероятно, играют низкие положительные температуры в местах гибернации. Контрольные животные провели в условиях лабораторной зимовки более полугода при температуре 3°C, которая считается оптимальной для вида зимой (Ермохин и др., 2013). Между тем в окрестностях г. Калуги в холодные и даже с обильным снегом зимы температуры в грунте на глубине 160 см падают до 2.2°C; следовательно, в морозные и бесснежные зимы грунты на названной глубине могут охлаждаться еще сильнее. Если чесночницы зимуют не при 3°C, а при более низких (1–2°C) температурах, метаболическая депрессия, весьма вероятно, может быть еще глубже, а расход энергетических ресурсов, соответственно, — ниже. Таким образом, за успешность зимовки в песчаных грунтах ответственна низкая температура, но не гипоксия.

В классе амфибий известен единственный вид (сибирская лягушка), который переносит полную аноксию на зимовке в воде. По результатам настоящей работы чесночницу Палласа ныне можно рассматривать как наиболее устойчивый к гипоксии вид, зимующий в необводненных грунтах (т.е. в воздушной среде) при положительных температурах.

Полученный результат открывает возможность использования чесночницы Палласа (как и других видов рода, а также, вероятно, лопатоногов и роющих жаб) в качестве модельных животных для экспериментальных целей.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают признательность профессору А.В. Смагину за неоценимые консультации и замечания к тексту рукописи, С.К. Алексею и В.А. Корзинову — за помощь в выборе экспериментальной площадки, В.Г. Табачишину — за предоставление чесночниц для исследований, С.М. Голубцову и Е.А. Андрияновой за транспортировку животных в Магадан.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при поддержке Российского научного фонда (РНФ) [грант № 21-74-20050].

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Экспериментальные протоколы были одобрены Комитетом по биоэтике Института биологических проблем Севера ДВО РАН (Разрешение № 001/021).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев С.К., Рогоуленко А.В., Корзинов В.А., 2011. Результаты учетов земноводных в районе озера Тишь в 2010 году // Природа и история Поугорья. Вып. 6. Калуга: Ноосфера. С. 121–124.
- Банников А.Г., Денисова М.Н., 1956. Очерки по биологии земноводных. М.: Учпедгиз. 168 с.
- Берман Д.И., Алфимов А.В., Булахова Н.А., 2020. Игра в карты, или почему чесночница Палласа не идет на восток // Природа. № 11. С. 22–36.
- Берман Д.И., Булахова Н.А., 2019. Граница на заморе, или что не пускает травяную лягушку из Европы в Азию // Природа. № 7. С. 12–26.
- Берман Д.И., Булахова Н.А., Балан И.В., 2017. Самая сиби́рская лягушка // Природа. № 8. С. 3–14.
- Боркин Л.Я., Литвинчук С.Н., Мильто К.Д., Розанов Ю.М., Халтурин М.Д., 2001. Криптическое видообразование у *Pelobates fuscus* (Amphibia, Pelobatidae): цитометрические и биохимические доказательства // Доклады РАН. Т. 376. № 5. С. 707–709.
- Бородин А.В., Солдатов А.А., 2019. Влияние аноксии на содержание и состав каротиноидов в тканях двусторчатого моллюска-вселенца *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) // Российский журнал биологических инвазий. Т. 12. № 3. С. 2–12.
- Брем А.Э., 1895. Жизнь животных. Т. 7. Пресмыкающиеся. Земноводные. С.-Петербург: Издательство высочайше утвержденного товарищества “Общественная польза” и К°. 835 с.
- Взаимодействие почвенного и атмосферного воздуха, 1985. М.: Изд-во Моск. ун-та. 107 с.
- Гаель А.Г., Смирнова Л.Ф., 1999. Пески и песчаные почвы. М.: ГЕОС. 252 с.
- Гаранин В.И., 1983. Земноводные и пресмыкающиеся Волжско-Камского края. М.: Наука. 175 с.
- Дебело П.В., Чибилев А.А., 2013. Амфибии и рептилии Урало-Каспийского региона. Серия: Природное разнообразие Урало-Каспийского региона. Т. III. Екатеринбург: УрО РАН. 400 с.
- Емельянов А.А., 2018. Амфибии и рептилии Советского Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука. 416 с.
- Ермохин М.В., Табачишин В.Г., Иванов Г.А., Богословский Д.С., 2013. Особенности размещения чесночницы обыкновенной (*Pelobates fuscus*) в почвенном профиле в начале зимовки в долине р. Медведица // Современная герпетология. Т. 13. Вып.1/2. С. 22–26.
- Искакова К., 1959. Земноводные Казахстана. Алмата: Изд-во Акад. наук Каз. ССР. 92 с.
- Литвинчук С.Н., Розанов Ю.М., Боркин Л.Я., Скорин Д.В., 2008. Молекулярно-биохимические и цитогенетические аспекты микроэволюции у бесхвостых амфибий фауны России и сопредельных стран // Вопросы герпетологии. Материалы Третьего съезда Герпетологического общества им. А.М. Никольского 9–13 октября 2006 г. Пушино-на-Оке. Санкт-Петербург. С. 247–257.
- Решетникова Н.М., Шмытов А.А., Крылов А.В., 2011. Уникальный природный комплекс “Толстова гора” и озеро Тишь // Природа и история Поугорья. Вып. 6. Калуга: Ноосфера. С. 27–39.

- Северин С.Е., Соловьева Г.А., 1989. Практикум по биохимии. М.: Изд-во МГУ. 509 с.
- Смагин А.В., 2005. Газовая фаза почв. М.: Изд-во Моск. ун-та. 301 с.
- Смагин А.В., Садовникова Н.Б., Глаголев М.В., Кириченко А.В., 2006. Новые инструментальные методы и портативные электронные средства контроля экологического состояния почв и сопредельных сред // Экологический вестник Северного Кавказа. Т. 2. № 1. С. 5–16.
- Andreyeva A.Y., Soldatov A.A., Skverchinskaya E.A., Gambaryan S., Mindukshv I.V., 2018. Hypoxia inhibits the regulatory volume decrease in red blood cells of common frog (*Rana temporaria*) // Comparative Biochemistry and Physiology. Part A: Molecular & Integrative Physiology. Т. 219–220. С. 44–47.
- Armentrout D., Rose F.L., 1971. Some physiological responses to anoxia in the Great Plains toad, *Bufo cognatus* // Comparative Biochemistry and Physiology. V. 39. № 3. P. 447–455.
- Berman D.I., Bulakhova N.A., Meshcheryakova E.N., 2019. The Siberian wood frog survives for months underwater without oxygen // Scientific Reports. V. 9. 13594.
- Berman D.I., Bulakhova N.A., Meshcheryakova E.N., Yermokhin M.V., Tabachishin V.G., 2019a. Cold-hardiness of the common spadefoot *Pelobates fuscus* (Pelobatidae, Anura, Amphibia) // Cryo Letters. V. 40. № 5. P. 284–290.
- Bickler P.E., Buck L.T., 2007. Hypoxia tolerance in reptiles, amphibians, and fishes: life with variable oxygen availability // Annual Review of Physiology. V. 69. P. 145–170.
- Boutilier R.G., 2001. Mechanisms of metabolic defense against hypoxia in hibernating frogs // Respiration Physiology. V. 128. P. 365–377.
- Boutilier R.G., Donohoe P.H., Tattersall G.J., West T.G., 1997. Hypometabolic homeostasis in overwintering aquatic amphibians // Journal of Experimental Biology. V. 200. P. 387–400.
- Bradford D.F., 1983. Winterkill oxygen relations and energy metabolism of a submerged dormant amphibian, *Rana muscosa* // Ecology. V. 64. P. 1171–1183.
- Bulakhova N.A., Alfimov A.V., Berman D.I., 2020. The eastern boundary of the geographic range of the Pallas' spadefoot *Pelobates vespertinus* (Anura, Amphibia) is limited by overwintering temperatures // Herpetozoa. V. 33. P. 171–175.
- Bulakhova N.A., Meshcheryakova E.N., Berman D.I., 2023. Pallas' spadefoot *Pelobates vespertinus* (Pelobatidae, Amphibia) tolerates extreme hypoxia // The European Zoological Journal. V. 90. № 1. P. 431–442.
- Bulakhova N., Shishikina K., 2022. Pre-hibernation energy reserves and their consumption during freezing in the moor frog *Rana arvalis* in Siberia // European Zoological Journal. V. 89. № 1. P. 556–567.
- Bush F.M., 1963. Effects of light and temperature on the gross composition of the toad, *Bufo fowleri* // Journal of Experimental Zoology. V. 153. № 1. P. 1–13.
- Canal J., Delattre J., Girard M.L., 1972. Acquisitions nouvelles dans le dosage des lipides totaux du serum: description d'une methode nephelemetrique. Part 1. Technique manuelle // Annales de Biologie Clinique. V. 30. P. 325–332.
- Carvalho J.E., Navas C.A., Pereira I.C., 2010. Energy and water in aestivating amphibians // Aestivation. V. 49. P. 141–169.
- Chew S.F., Chan N.K., Loong A.M., Hiong K.C., Tam W.L., Ip Y.K., 2004. Nitrogen metabolism in the African lungfish (*Protopterus dolloi*) aestivating in a mucus cocoon on land // Journal of Experimental Biology. V. 207. P. 777–786.
- Costanzo J.P., Lee R.E.Jr., 1993. Cryoprotectant production capacity of the freeze-tolerant wood frog, *Rana sylvatica* // Canadian Journal of Zoology. V. 71. P. 71–75.
- Dufresnes C., Strachinis I., Tzoras E., Litvinchuk S.N., Denoël M., 2019. Call a spade a spade: taxonomy and distribution of *Pelobates*, with description of a new Balkan endemic // ZooKeys. V. 859. P. 131–158.
- Feder M.E., Burggren W.W., 1992. Environmental physiology of the amphibians. Chicago: University of Chicago Press. 646 p.
- Gamperl A.K., Milsom W.K., Farrell A.P., Wang T., 1999. Cardiorespiratory responses of the toad (*Bufo marinus*) to hypoxia at two different temperatures // Journal of Experimental Biology. V. 202. P. 3647–3658.
- Gehlbach F.R., Gordon R., Jordan J.B., 1973. Aestivation of the salamander, *Siren intermedia* // American Midland Naturalist. V. 89. P. 455–463.
- Hochachka P.W., Guppy M., 1987. Metabolic arrest and the control of biological time. Cambridge: Harvard University Press.
- Hong S.K., Park C.S., Park Y.S., Kim I.K., 1968. Seasonal changes of antiuretic hormone action on sodium transport across frog skin // American Journal of Physiology. V. 215. P. 439–443.
- Issartel J., Hervant F. de Fraipont M., Clobert J., Voituren Y., 2009. High anoxia tolerance in the subterranean salamander *Proteus anguinus* without oxidative stress nor activation of antioxidant defenses during reoxygenation // Journal of Comparative Physiology B. V. 179. P. 543–551.
- Ivan M., Kondo K., Yang H., Kim W., Valiando J., Ohh M., Salic A., Asara J.M., Lane W.S., Kaelin Jr. W.G., 2001. HIF1a targeted for VHL-mediated destruction by proline hydroxylation: Implications for O₂ sensing // Science. V. 292. P. 464–468.
- Jaakkola P., Mole D.R., Tian Y.-M., Wilson M.I., Gielbert J., Gaskell S.J., von Kriegsheim A., Heberstreit H.F., Mukherji M., Schofield C.J., Maxwell P.H., Pugh C.W., Ratcliffe P.J., 2001. Targeting of HIF-1α to the von Hippel-Lindau ubiquitylation complex by O₂-regulated prolyl hydroxylation // Science. V. 292. P. 468–472.
- Kato K., 1910. Über das verhalten des glykogenes im eierstocke der frosche zu den verschiedenen jahreszeiten // Pflügers Archiv European Journal of Physiology. V. 132. P. 545–579.
- Koskela P., Pasanen S., 1975. Effect of thermal acclimation on seasonal liver and muscle glycogen content in the common frog, *Rana temporaria* L // Comparative Biochemistry and Physiology. Part A: Physiology. V. 50A. P. 723–727.
- Kruhoffer M., Glass M.L., Abe A.S., Johansen K., 1987. Control of breathing in an amphibian, *Bufo paracnemius*: ef-

- fects of temperature and hypoxia // *Respiration Physiology*. V. 69. P. 267–275.
- Lavelle P., Spain A.V., 2001. Soil ecology. New York-Boston-Dordrecht-London-Moscow: Kluwer Academic Publishers. 654 p.
- Litvinchuk S.N., Crottini A., Federici S., De Pous P., Donaire D., Anderson F., Kalezić M.L., Džukić G., Lada G.A., Borikin L.J., Rosanov J.M., 2013. Phylogeographic patterns of genetic diversity in the common spadefoot toad, *Pelobates fuscus* (Anura: Pelobatidae), reveals evolutionary history, postglacial range expansion and secondary contact // *Organisms Diversity and Evolution*. V. 13. P. 433–451.
- Maxwell P.H., Wiesener M.S., Chang G.-W., Clifford S.C., Vaux E.C., Cockman M.E., Wykoff C.C., Pugh C.W., Maher E.R., Ratcliffe P.J., 1999. The tumour suppressor protein VHL targets hypoxia-inducible factors for oxygen-dependent proteolysis // *Nature*. V. 399. P. 271–275.
- McAnaney J., Gheshmy A., Uthayalingam S., Reid S.G., 2006. Chronic hypoxia modulates NMDA-mediated regulation of the hypoxic ventilatory response in an amphibian, *Bufo marinus* // *Respiratory Physiology & Neurobiology*. V. 153. № 1. P. 23–38.
- McClanahan L.Jr., 1967. Adaptations of the spadefoot toad, *Scaphiopus couchi*, to desert environments // *Comparative Biochemistry and Physiology*. V. 20. P. 73–99.
- Navas C.A., Carvalho J.E., 2010. Aestivation. Molecular and Physiological Aspects. London-New York: Springer. 268 p.
- Pasanen S., Koskela P., 1974. Seasonal and age variation in the metabolism of the common frog, *Rana temporaria* L., in northern Finland // *Comparative Biochemistry and Physiology A*. V. 47A. P. 635–654.
- Pinder A.W., Storey K.B., Ultsch G.R., 1992. Estivation and hibernation // *Environmental Physiology of the Amphibians*. Feder M.E., Burggren W.W. (Eds). Illinois: University of Chicago Press. P. 250–274.
- Pörtner H.O., MacLatchy L.M., Toews D.P., 1991. Metabolic responses of the toad *Bufo marinus* to environmental hypoxia: An analysis of the critical PO_2 // *Physiological Zoology*. V. 64. № 2. P. 836–849.
- Rossi G.S., Cramp R.L., Wright P.A., Franklin C.E., 2020. Frogs seek hypoxic microhabitats that accentuate metabolic depression during dormancy // *Journal of Experimental Biology*. V. 223. jeb218743.
- Rossi G.S., Wright P.A., 2020. Hypoxia-seeking behaviour, metabolic depression, and skeletal muscle function in an amphibious fish out of water // *Journal of Experimental Biology*. V. 223. jeb213355.
- Ruibal R., Tevis L.J., Roig V., 1969. The terrestrial ecology of the spadefoot toad *Scaphiopus hammondi* // *Copeia*. V. 3. P. 571–584.
- Savage R.M., 1942. The Burrowing and Emergence of the Spade-Foot Toad, *Pelobates fuscus fuscus* Wagler // *Journal of Zoology*. V. A 112. P. 21–35.
- Semenza G.L., Neifelt M.K., Chi S.M., Antonarakis S.E., 1991. Hypoxia-inducible nuclear factors bind to an enhancer element located 3' to the human erythropoietin gene // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. V. 88. P. 5680–5684.
- Seymour R.S., 1973. Energy metabolism of dormant spadefoot toads (*Scaphiopus*) // *Copeia*. V. 1973. № 3. P. 435–445.
- Shekhovtsov S.V., Bulakhova N.A., Tsentalovich Y.P., Zelentsova E.A., Yanshole L.V., Meshcheryakova E.N., Berman D.I., 2020. Metabolic response of the Siberian wood frog *Rana amurensis* to extreme hypoxia // *Scientific Reports*. V. 10, 14604.
- Smith C.L., 1950. Seasonal changes in blood sugar, fat bodies, liver glycogen and gonads in the common frog (*Rana temporaria*) // *Journal of Experimental Biology*. V. 26. № 4. P. 412–429.
- Tarnoky K., Nagy S. 1963. Spectrophotometric determination of glycogen with o-toluidine // *Clinica Chimica Acta*. V. 8. P. 627–628.
- Tracy C.R., Reynolds S.J., McArthur L., Christian K.A., 2007. Ecology of aestivation in a cocoonforming frog, *Cyclorana australis* (Hylidae) // *Copeia*. V. 4. P. 901–912.
- Tattersall G.J., Ultsch G.R., 2008. Physiological ecology of aquatic overwintering in ranid frogs // *Biological Reviews*. V. 83. P. 119–140.
- Ultsch G.R., Anderson J.F., 1986. The Respiratory microenvironment within the burrows of gopher tortoises (*Gopherus polyphemus*) // *Copeia*. V. 1986. № 3. P. 787–795.
- van Beurden E.K., 1980. Energy metabolism of dormant Australian water-holding frogs (*Cyclorana platycephalus*) // *Copeia*. V. 1980. P. 787–799.
- Wang G.L., Jiang B.H., Rue E.A., Semenza G.L., 1995. Hypoxia-inducible factor 1 is a basic-helix-loop-helix-PAS heterodimer regulated by cellular O_2 tension // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. V. 92. № 12. P. 5510–5514.
- Wang T., Luiz G.S., Branco and Mogens L. Glass., 1994. Ventilatory responses to hypoxia in the toad *bufo paracnemis* before and after a decrease in haemoglobin oxygen-carrying capacity // *Journal of Experimental Biology*. V. 186.
- Wells K.D., 2007. The ecology and behavior of amphibians. Chicago: University of Chicago Press. 1400 p.
- Withers P.C., 1978. Models of diffusion-mediated gas exchange in animal burrows // *American Naturalist*. V. 112. № 988. P. 1101–1112.
- Withers P.C., Richards S.J., 1995. Cocoon formation by the tree frog *Litoria alboguttata* (Amphibia: Hylodae). A water-proof taxonomic tool // *Journal of the Royal Society of Western Australia Royal Society of Western Australia*. V. 78. P. 103–106.
- Withers P.C., Thompson G.G., 2000. Cocoon formation and metabolic depression by the aestivating hylid frogs *Cyclorana australis* and *Cyclorana cultripes* (Amphibia: Hylidae) // *Journal of the Royal Society of Western Australia Royal Society of Western Australia*. V. 83. P. 39–40.
- Wood S., Malvin G. 1991. Physiological significance of behavioral hypothermia in hypoxic toads (*Bufo marinus*) // *Journal of Experimental Biology*. V. 159. P. 203–215.

**PALLAS' SPADEFOOT, *PELOBATES VESPERTINUS* (PALLAS 1771)
(AMPHIBIA, PELOBATIDAE), THE SECOND AMPHIBIAN SPECIES
TO TOLERATE EXTREME HYPOXIA**

D. I. Berman^{1, *}, N. A. Bulakhova^{1, **}, E. N. Meshcheryakova^{1, 2, *},
A. V. Rogulenko^{3, ***}, K. I. Shishikina^{1, ***}**

¹*Institute of Biological Problems of the North, Far East Branch, Russian Academy of Sciences, Magadan, 685000 Russia*

²*Institute of Cytology and Genetics, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, 630090 Russia*

³*Ugra National Park, Kaluga, 248003 Russia*

*e-mail: dber@yandex.ru

**e-mail: sigma44@mail.ru

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

Pallas' spadefoot is a Eurasian species of amphibian that winters for about half a year at a depth to 200 cm, always below the level of freezing, since it does not survive negative temperatures. However, significantly digging into the soil can cause oxygen deficiency. The minimum sufficient for a long-term existence of *Pelobates vespertinus* and the lethal oxygen content in the air were revealed, as well as metabolic pathways were evaluated under the conditions of normoxia and hypoxia in laboratory experiments. Beside this, the seasonal dynamics of temperatures and oxygen concentrations in sandy loam soils at different depths were determined in a typical wintering biotope of the species (the Oka River valley). Animals have been found to be capable of withstanding a tenfold decrease in oxygen content in soils compared to atmospheric oxygen for more than two months, thereby remaining quite active. When the concentration is decrease 20 times (up to 1%), a state of coma occurs, which is reversible if it lasts not more than a day. This shows a high degree of resistance of the species to stress resulting from reoxygenation and staying in an environment with variable oxygen levels. Thus, *P. vespertinus* is the second amphibian species following the Siberian frog (*Rana amurensis*), which can tolerate its complete absence for a long time (several months). Compared to body weight, the spadefoot has small storage organs (fat bodies and liver) and a low content of reserve substances (lipids and glycogen) in tissues, which are usually consumed at a low rate in normoxia at 3°C. During hypoxia, lipid utilisation is suspended and glycogen consumption is increased, indicating a shift from aerobic to predominantly anaerobic metabolism. The cumulative effect of reduced metabolism due to low temperature (3°C) and the activation of glycolysis due to the lack of oxygen provides a high level of resistance to hypoxia, distinguishing Pallas' spadefoot from other swarming amphibian species studied. The oxygen content in the ground air of typical places at wintering depths (in sandy massifs) is shown to coincide with the atmospheric oxygen. The ubiquitous choice by the species of wintering areas with loose soils is assumed to be associated not with their excellent aeration, but rather with the ease of digging. The results obtained seem to be promising for using the study spadefoot (and possibly other species of the spadefoot genus, as well as burrowing toads) as model for exploring the adaptations to air oxygen deficiency.

Keywords: burrowing amphibians, hypoxia, overwintering conditions, reserve substances

УДК 591.9(4-013);598.1

ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННАЯ НЕОДНОРОДНОСТЬ НАСЕЛЕНИЯ ПРЕСМЫКАЮЩИХСЯ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

© 2023 г. Ю. С. Равкин^{a, *}, В. М. Ефимов^{a, b}, И. П. Кокорина^a,
С. В. Чеснокова^a, М. И. Лялина^a

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

^bТомский государственный университет, Томск, 634050 Россия

*e-mail: yravkin@bk.ru

Поступила в редакцию 16.03.2023 г.

После доработки 05.07.2023 г.

Принята к публикации 15.07.2023 г.

Изложены результаты оценки численности и распределения пресмыкающихся, слабо изученных в этом плане по сравнению с птицами и млекопитающими в целом и, в частности, с охотничьими и промысловыми видами. Вследствие этого данные по пространственно-временной неоднородности населения пресмыкающихся уникальны и представляют особую ценность. Исследования проведены на Западно-Сибирской равнине и территории Алтае-Саянской горной страны. Рассчитана численность пресмыкающихся и приведена ее динамика на территории Западной Сибири. При этом использован метод бутстреп-анализа, который позволяет получить более надежные выводы по динамике численности животных при недостаточности данных. Однако главной целью исследования было выявление основных трендов в изменчивости населения пресмыкающихся в целом. Информация о численности этих животных служит лишь основанием для решения этой главной задачи. Кроме того, собранные данные позволяют судить о динамике численности пресмыкающихся за отдельные периоды.

Ключевые слова: пресмыкающиеся, распределение, численность, кластерный анализ, бутстреп, динамика, Западно-Сибирская равнина, Алтай, Саяны, Россия

DOI: 10.31857/S0044513423090118, **EDN:** SEEMMC

Статья посвящена пространственной неоднородности населения пресмыкающихся Среднего региона России – Западно-Сибирской равнины и Алтае-Саянской горной страны. Рассмотрена изменчивость совокупности параметров сообществ этих животных – общей плотности, разнообразия и облика населения в целом, который измеряется коэффициентами сходства для количественных признаков, т.е. с учетом обилия животных. Поэтому прежде чем приступить к анализу населения, мы охарактеризовали численность и распределение всех видов пресмыкающихся, отмеченных во время проведения учетов.

Информация о численности и распределении животных имеет не только познавательное, теоретическое, но и прикладное значение. Последнее связано с использованием этой информации при проведении мероприятий по сохранению биоразнообразия. Для решения подобных задач необходимо отслеживать изменения численности животных в пространстве и во времени. При этом трудозатраты очень велики из-за значительного разнообразия местообитаний и огромных площа-

дей, на которых такие работы следует проводить. В статье приведены оценки численности и распределения пресмыкающихся на исследованной территории, которые в дальнейшем могут быть использованы при мониторинге популяций пресмыкающихся.

Таким образом, цель исследований, результаты которых послужили основой нашей статьи, заключается в выявлении основных трендов в территориальной изменчивости населения пресмыкающихся Западной Сибири и факторов среды, коррелирующих, и, видимо, определяющих эти изменения. Кроме того, одной из задач наших работ можно считать сбор материалов по численности этих животных как основы для мониторинга состояния их популяций.

Статья выполнена в рамках одного из направлений в географии, получивших название “Факторная зоогеография” (Равкин, Ливанов, 2008). Особенность этого направления связана с переходом его при описании и статистическом анализе из реального хронологического в типологическое многомерное факторное пространство.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалы собраны в 1967, 1976, 1977, 1985, 1991, 1992, 1999–2001, 2003–2017 гг., т.е. в течение 24 лет в период за 51 год. Учеты проведены на трансектах шириной в 1 + 1 м, в основном в мае–июле, при условии, что травяной покров не мешает обнаружению пресмыкающихся. В сборе материала участвовали 32 специалиста и 6 волонтеров. Большая часть биотопов обследована в данном месте однократно. Протяженность маршрутов в каждом из этих биотопов, как правило, составляла не менее 5 км. Всего использованы данные по 957 местообитаниям. Суммарная протяженность маршрутов составляет около 4800 км. Все данные пересчитаны на 1 км². Поскольку погрешка учета невелика и хорошо просматривается, можно считать, что оценки обилия, полученные по данным, собранным разными учетчиками, практически тождественны.

При маршрутном учете пресмыкающихся среди встреченных особей абсолютно преобладают взрослые животные, поэтому рассчитанные оценки обилия существенно занижены. Однако их анализ не искажает представлений по территориальной и временной изменчивости сообществ в целом и отдельных видов, что представляет собой основную задачу наших исследований. В любом случае усредненные данные однозначно отражают тенденции различий в обилии и абсолютной численности как в пространстве, так и во времени.

Для расчета численности суммированы показатели обилия, умноженные на площадь местообитаний (Равкин, Ливанов, 2008). Площади, занимаемые ими в ранге типа ландшафтного урочища, рассчитаны по карте “Растительность Западно-Сибирской равнины” (масштаб 1 : 1500000, 1976 г.) и Геоинформационной системе Алтае-Саянского региона (2001). Таким образом, общее количество пресмыкающихся рассчитано по заниженным показателям обилия и, соответственно, представляет собой лишь часть реальной их численности (запаса). Однако и это не влияет на достоверность оценок динамики численности популяций, поскольку занижение практически одинаково в пространственно-временных изменениях обилия. В дальнейшем это, как правило, не оговаривается, хотя при использовании приводимых сведений не следует забывать о такой “относительности” приводимых показателей.

В территорию, по которой собраны материалы, входит Западно-Сибирская равнина (без тундровой и лесотундровой зон) и Алтае-Саянская горная страна (без ледников и снежников) в пределах России. Указанные исключения связаны с тем, что пресмыкающиеся в этих ландшафтах не обитают. Все материалы взяты из Банка данных Лаборатории зоологического мониторинга ИСиЭЖ СО РАН. Большая часть и предварительный ана-

лиз их опубликованы (Борисович и др., 2001, 2002; Пестов, 2003; Равкин и др., 2003, 2003, 2007, 2008, 2008а; Симонов, 2008; Куранова и др., 2010; Эпова и др., 2013; Куранова, Ярцев, 2020).

Для оценки достоверности различия двух средних выборок обычно используют *t*-критерий Стьюдента, который принят нами. Этот критерий требует проверки нормальности распределения исходных данных и равенства дисперсий выборок. Однако, из-за значительной доли совпадающих нулевых показателей обилия у всех видов пресмыкающихся, их распределение нельзя считать нормальным. По этой же причине неприменим непараметрический критерий Манна–Уитни (Орлов, 2003). В таком случае возможно использование прямого вычислительного моделирования методами Монте-Карло, например, бутстреп (Эфрон, 1988). Бутстрепом называют статистическую процедуру, основанную на использовании случайной равновероятной выборки с замещением элементов исходной подборки и созданием бутстреп-копии того же объема. Некоторые наблюдения могут попасть в бутстреп-копию несколько раз, а другие могут быть не включены вообще, но каждое из них имеет равные шансы присутствовать в следующей подборке. Процедуру переВыборки повторяют многократно. Это позволяет моделировать генеральные распределения дисперсии среднего стандартного отклонения, доверительных интервалов и других параметров, характеризующих изменчивость выборок. Преимуществом бутстреп-анализа считают отсутствие необходимости предлагать гипотезы о типе и параметрах распределения данных и существование возможности оценки многих статистических характеристик (кроме средних). Метод особенно полезен, когда генеральное распределение данных неизвестно или объем выборки недостаточен для использования теоретических оценок достоверности (Эфрон, 1988; Шитиков, Розенберг, 2013).

Таким образом, никаких предположений о характере распределения данных при использовании бутстрепа не требуется. Метод позволяет, в частности, с помощью датчика случайных чисел, за счет генерирования необходимого числа бутстреп-копий самой выборки, получать именно для нее граничные значения *t*-критерия при заданном уровне значимости. Число подборок при бутстрепе в наших расчетах было равно 10000.

Совпадающие нулевые показатели не только не позволяют применять стандартные методы оценки достоверности различий между средними, но и искажают сами различия. За счет нулей возникает дополнительное сходство между выборками, т.к. вид может присутствовать в этих местообитаниях, но не быть учтен из-за низкой плотности. Однако по отдельным видам сами

условия в ряде местообитаний не подходят и эти пресмыкающиеся в них отсутствуют. Нулевые значения это только подтверждают, и учеты в таких местообитаниях необходимо проводить. Но мы считаем, что такие местообитания не следует учитывать в расчетах, если достоверно известна непригодность этих биотопов. Поэтому только при оценке достоверности различий по таким видам нули исключены из расчетов с соответствующим уменьшением объема выборки.

Доверительные интервалы, там, где они приведены, рассчитаны по Равкину и Челинцеву (1990) в несимметричном варианте. Вычисления произведены в основном с помощью пакетов PAST4 (Hammer et al., 2001) и Jacobi4 (Polunin et al., 2019). Относительная ошибка приведена нами обычно как показатель надежности рассчитанных значений, а доверительные интервалы — только при оценке достоверности различий при описании временной динамики численности, поскольку при характеристике распределения достоверность их не обсуждается.

Видовые и родовые названия пресмыкающихся даны по Дунаеву и Орловой (2017). Для упрощения текста слово “обыкновенная(ый)” для гадюки, ужа и щитомордника, как правило, опущено.

В Западной Сибири отмечено 12 видов пресмыкающихся (Куранова и др., 2010; Красная книга Челябинской области, 2017; Куранова, Ярцев, 2020).

Из них во время учетных работ встречено два вида ящериц (прыткая (*Lacerta agilis*) и живородящая (*Zootoca vivipara*)) и пять видов змей (обыкновенный уж (*Natrix natrix*), узорчатый полоз (*Elaphe diene*), обыкновенный щитомордник (*Gloydius halis*) и гадюки — обыкновенная (*Pelias berus*) и степная (*Pelias renardi*)). В случае, если виды встречены только другими исследователями, которые не приводят показатели обилия, расчеты провести нельзя.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Распределение и численность

На Западно-Сибирской равнине в пределах России наибольшее обилие пресмыкающихся в среднем отмечено в южной тайге. Для подтаежных лесов этот показатель меньше на 8%, для средней тайги — в 4.5 раза, для лесостепи — в 9 раз, для северной тайги — в 14 раз и для степной зоны — в 25 раз (табл. 1). Суммарное обилие всех видов в целом в среднем равно 933 особей/км² (относительная ошибка $\pm 14\%$). Общая численность 1.9 млрд особей (несимметричные пределы при уровне доверия 0.05 — от 1.5 до 2.3 млрд). Больше всего на этой территории живородящей ящерицы (подробнее о биотопическом распределении см. Равкин и др., 2007; Куранова, Ярцев, 2020). Здесь

она весьма многочисленна (55% от общего количества пресмыкающихся). В 1.4 раза меньше прыткой ящерицы, в 10 раз — гадюки и в 103 раза — ужа. Живородящей ящерицы больше всего в подтаежных лесах. Ее меньше в южной тайге в 1.5 раза, в средней тайге почти втрое, в северной тайге в 10 раз, а в лесостепи в 11 раз. Не встречена эта ящерица во время проведения учетов в степной зоне. Прыткой ящерицы больше всего в южной тайге. В подтаежных лесах ее примерно вдвое меньше, а в лесостепи и степи — в 11 и 14 раз. Резкое уменьшение обилия отмечено в северной тайге (в 705 раз). В средней тайге прыткая ящерица встречена вне учета в Ханты-Мансийске и вдоль железной дороги Тюмень — Сургут (Гашев, Лаврентьев, 2003). Последнее может быть связано с большей затененностью этой подзоны, по сравнению с более разреженными северотаежными лесами.

Прыткой ящерицы в таежных подзонах больше всего на болотах (после усреднения по группам ландшафтов) (табл. 2). Но это, видимо, связано не с увлажнением, а с прогреваемостью. В этих подзонах при дефиците тепла она выше на болотах из-за меньшей их облесенности (затененности). Южнее теплообеспеченность в целом выше, и такая зависимость проявляется слабо. Несмотря на меньшее обилие прыткой ящерицы в поселках, особенно в застроенных садах. Эти местообитания привлекают ящериц отсутствием или разреженностью травостоя и, соответственно, возможностью греться на солнцепечных участках, особенно при наличии склонов южной экспозиции и строительного мусора. Обилие прыткой ящерицы на равнине увеличивается к северу и особенно к югу от средней тайги к южной почти от нуля до двух и, соответственно, до 1410 особей/км². Затем, вплоть до степи, обилие ее уменьшается в 14 раз.

Живородящей ящерицы так же, как прыткой, больше в более открытых заболоченных местообитаниях. Максимальное обилие ее отмечено в среднем по подтаежным лесам. К северу и югу от них обилие этой ящерицы сокращается, при этом в степной зоне ее не видели, хотя, наверное, она встречается здесь эпизодически и в небольшом количестве. Ужа и гадюку так же, как живородящую ящерицу, не встречали в степной зоне. Гадюки на Западно-Сибирской равнине в целом больше, чем ужа, почти в 11 раз. Доля этих змей от всех пресмыкающихся составляет соответственно 6 и 0.5%. Гадюки больше всего в южной тайге, а более теплолюбивого ужа — в лесостепи и подтаежных лесах. К северу и югу их обилие уменьшается.

Плотность населения пресмыкающихся в Алтае-Саянской горной стране выше всего в Кузнецком Алатау, несколько меньше их на Северо-Восточном Алтае и значительно — в остальных

Таблица 1. Среднее обилие (особей/км²) и численность (тыс. особей) взрослых пресмыкающихся на Западно-Сибирской равнине в целом по подзонам

Подзона	Показатель	Прыткая ящерица	Живородящая ящерица	Уж	Гадюка	Всего
Северная тайга	Среднее обилие	2	142	1	40	185
	Численность	8979	76335	725	21476	9943
	Относительная ошибка, %	53	20	47	25	18
Средняя тайга	Среднее обилие	0	516	0	53	568
	Численность	0	295720	0	30224	325950
	Относительная ошибка, %	0	20	0	25	20
Южная тайга	Среднее обилие	1410	1004	7	112	2532
	Численность	550560	392220	2676	43595	989050
	Относительная ошибка, %	26	31	48	27	20
Подтаежные леса	Среднее обилие	782	1486	15	48	2331
	Численность	120470	228800	2322	7330	358920
	Относительная ошибка, %	62	45	97	27	47
Лесостепь	Среднее обилие	126	134	16	8	284
	Численность	32490	34642	4233	2049	73414
	Относительная ошибка, %	24	21	43	44	17
Степь	Среднее обилие	101	0	0	0	101
	Численность	7577	0	0	0	7577
	Относительная ошибка, %	71	0	0	0	71
Всего	Среднее обилие	358	517	5	53	933
	Численность	711990	1027700	9955	104670	1854300
	Относительная ошибка, %	23	17	32	14	14
	Нижний предел	489610	782840	5889	82640	1467200
	Верхний предел	1035400	1349200	16828	13258	2343600

провинциях, особенно в Юго-Восточной. Здесь преобладают живородящая и прыткая ящерицы (61 и 33%). Значительно меньше ужа и обыкновенной гадюки (по 3%) и особенно щитомордника (0.4%), узорчатого полоза и степной гадюки (0.2 и 0.02%).

В горах южной части Западной Сибири во время учетов отмечено семь видов пресмыкающихся, т.е. почти вдвое больше, чем в равнинной части, где не встречены щитомордник, узорчатый полоз и степная гадюка. Меньше всего видовое богатство в Юго-Восточном и Северном Алтае (2 и 3) и в предалтайской провинции (4), выше — в Северо-Восточной и Северо-Западной (по 5) и в Центральном Алтае (6). В Кузнецком Алатау больше всего тоже живородящей и прыткой ящериц (62 и 33%; ужа и гадюки — 3 и 2%, щитомордника — 0.1%).

В Предалтайской провинции преобладает прыткая ящерица, а не живородящая — как обычно (64 и 35%). Кроме них здесь встречены уж и гадюка, доля которых невелика (1 и 0.3%). В Северо-

Восточном Алтае максимально обилие живородящей ящерицы. Ее в 7 раз больше, чем прыткой (81% от всех пресмыкающихся). Змей значительно меньше, чем ящериц (ужа в 21 раз, гадюки в 28 раз, щитомордника в 82 раза). В Северном Алтае преобладают, как и в ранее рассмотренных провинциях, ящерицы. Доля их примерно одинакова. Кроме них встречена еще только гадюка. В Северо-Западной провинции Алтая большая часть тоже приходится на ящериц, особенно живородящую (77 и 14%; гадюки и щитомордника — 6 и 3%). Минимально участие узорчатого полоза (0.7%). В Центральном Алтае преобладают живородящая ящерица (59%), обыкновенная гадюка и прыткая ящерица (17 и 16%; узорчатого полоза, щитомордника и степной гадюки — 5, 3 и 0.5%). В Юго-Восточной провинции встречены только гадюка и живородящая ящерица (56 и 44%).

В целом по Алтае-Саянской горной стране плотность населения пресмыкающихся в среднем максимальна в лесостепных местообитаниях. На 24% их меньше в лесных, примерно в два с

Таблица 2. Среднее обилие (особей/км²) взрослых пресмыкающихся на Западно-Сибирской равнине по группам ландшафтов

Подзона, зона	Группа ландшафтов	Прыткая ящерица	Живородящая ящерица	Уж	Гадюка	Всего
Северная тайга	Суходолы	1	47	0.9	18	67
	Болота внепойменные	2	295	2	79	379
	Поймы	0	290	0	14	304
	Поселки	0	108	11	14	133
Средняя тайга	Суходолы	0	423	0	47	470
	Болота внепойменные	0	840	0	75	915
	Поймы	0	158	0	24	183
	Поселки	0	61	0	25	86
Южная тайга	Суходолы	950	1383	2	118	2453
	Болота внепойменные	2708	172	5	110	2995
	Поймы	130	232	53	10	425
	Поселки	151	975	623	5	1754
Подтаежные леса	Суходолы	849	1668	0	21	2538
	Болота внепойменные	519	820	88	184	1610
	Поймы	63	51	29	21	164
	Поселки	1035	35	0	0.2	1070
Лесостепь	Суходолы	118	132	16	7	273
	Болота внепойменные	31	180	0	14	225
	Поймы	630	232	67	53	982
	Поселки	100	56	0	0	155
Степь	Суходолы	102	0	0	0	102
	Болота внепойменные	49	0	0	0	49
	Поселки	0	0	0	0	0

половиной раза – в редколесно-луговых и в четыре с половиной раза – в открытых биотопах. Порядок смены в предпочтении у прыткой ящерицы почти такой же, только в открытых местообитаниях ее больше, чем в редколесно-луговых. Живородящая ящерица предпочитает лесные местообитания. Примерно вдвое меньше ее в редколесно-луговых и лесостепных сообществах и особенно в открытых. Обыкновенной гадюки больше всего в лесостепи и в 4–5 раза по сравнению с лесными и открытыми местообитаниями. Не встречена она в луговых редколесьях. Уж многочислен в лесостепи, почти вдвое меньше его в лесах. В редколесно-луговых и открытых сообществах он не встречен. Узорчатого полоза в 15 раз больше в лесных местообитаниях, чем в открытых. В редколесно-луговых и лесостепных биотопах он не зарегистрирован. Степную гадюку изредка встречали лишь в открытых и лесных сообществах. Щитомордник при наличии скал предпочитает лесостепные биотопы.

В Алтае-Саянской горной стране количество пресмыкающихся на единицу площади максимально в предгорьях. Почти в 1.5 раза меньше их в низкогорьях, в 3.5 раза – в среднегорьях и почти в 7 раз – в высокогорьях (табл. 3). Изменения в предпочтении у прыткой ящерицы с увеличением абсолютных высот полностью совпадают с изменениями в предпочтениях по всем пресмыкающимся. Максимальное обилие живородящей ящерицы свойственно низкогорьям. Обыкновенной гадюки больше всего тоже в низкогорьях, меньше ее – в среднегорьях и в высокогорьях. Минимальное обилие гадюки отмечено в предгорьях. Степная гадюка и узорчатый полоз встречены только в среднегорьях и низкогорьях. Уж предпочитает предгорья. Меньше его в низкогорьях. В высокогорье и в среднегорьях он не встречен. Щитомордника не было лишь в высокогорьях. На остальной территории его больше всего в низкогорных ландшафтах, меньше в предгорьях и особенно в среднегорье.

Численность пресмыкающихся в целом по исследуемой горной территории (при оговоренном занижении) равна 206 млн. особей. Выше всего она в Кузнецком Алатау (132 млн), несколько меньше — в Северо-Восточном Алтае (31 млн) и на предалтайской равнине (24 млн) и существенно меньше в остальных провинциях, особенно в Юго-Восточном Алтае (4–7 млн и 155 тыс. особей). Больше всего в целом живородящей ящерицы (127 млн). На втором месте по численности находится прыткая ящерица (67 млн), на третьем — обыкновенная гадюка и уж (6 и 5 млн). Совсем немного щитомордника и узорчатого полоза (842 и 384 тыс. особей). Минимальна численность степной гадюки (47 тыс.).

Пространственная неоднородность населения

В Западной Сибири сообщества пресмыкающихся однообразнее, чем население птиц. Общее число видов птиц во много раз выше. Обилие их изменяется постепенно, при этом преобладающие виды обычно существенно различаются (Равкин и др., 2008а). В населении пресмыкающихся в большинстве местообитаний обычно больше всего ящериц, особенно — живородящей. У птиц, в отличие от пресмыкающихся, нет территорий, где не встречены хотя бы отдельные виды. Эти особенности пресмыкающихся обуславливают значительные трудности в интерпретации результатов кластерного анализа, хотя тренды, связанные с отличиями в тепло- и влагообеспеченности, видны достаточно четко. Для птиц определяющим следует считать влияние этих факторов в едином комплексе (гидротермическом режиме), через тип растительности. Поэтому соответствие начальных кластерных разбиений их объяснению по пресмыкающимся меньше, чем по птицам. Это снижает окончательную оценку информативности представлений и иногда делает невозможным учет хорошо прослеживаемых связей. При этом одни и те же факторы среды на разных территориях могут влиять по-разному в сочетании с другими факторами. В связи с этим для выравнивания значений обилия пресмыкающихся мы усреднили исходные данные по 957 биотомам по застроенным и незастроенным территориям раздельно по подзонам. Последние из этих данных, собранные на равнине, кроме того, подразделены на группы ландшафтов — пойменных и внепойменных, а внепойменные — на суходольные и болота, в горах — по провинциям и высотным поясам (поселки только по провинциям). По местообитаниям с экстремальными условиями среды, где пресмыкающихся нет, мы дополнили матрицу сходства нулевыми значениями по числу местообитаний (17 нулей по арктическим и северным субарктическим тундрам и тремя нулями — по нивальному поясу). Размеры матрицы

после этого увеличились до 64 вариантов. Интерпретация результатов кластерного анализа ее была гораздо информативнее, и появилась возможность выделить два типа вертикальных ряда изменчивости населения пресмыкающихся — равнинный и горный (рис. 1). Различаются эти ряды тем, что только в горах встречены степная гадюка, щитомордник и узорчатый полоз.

Население каждого из этих рядов по среднему суммарному обилию пресмыкающихся и, соответственно, по степени благоприятности для них условий среды можно разделить на четыре подтипа. В соответствии с этим выделены экстремальные, суб- (почти) экстремальные, пессимальные, субоптимальные и оптимальные условия. На территориях с экстремальными условиями в арктических и северных субарктических равнинных ландшафтах пресмыкающиеся не встречены. В пессимальных условиях (в южных субарктических, лесотундровых и северотаежных подзонах) зарегистрировано четыре вида, а в высокогорьях во время проведения учетов встречены только живородящая ящерица и гадюка. Низкая благоприятность таких биотопов для пресмыкающихся, судя по их обилию, связана с недостаточной теплообеспеченностью. В подтипах населения 1.1, 1.2 и 2.1 это определяется широтами или абсолютными высотами местности. Подтип 1.4 включает сообщества территорий с низкой степенью увлажнения (степными сообществами). Здесь во время учетов встречена только прыткая ящерица, причем в сравнительно небольшом количестве. Остальные сообщества пресмыкающихся свойственны субоптимальным и оптимальным условиям равнин и гор. Различиями в теплообеспеченности из-за разных широт и высот местности можно объяснить разную плотность населения пресмыкающихся. В первую группу из них отнесены южные субарктические, лесотундровые и северотаежные ландшафты, во вторую — все более южные подзоны лесной зоны, лесостепь и предгорные лесостепные и степные ландшафты (подтипы 1.3; 2.2–2.4). В подтипе населения 1.3 весьма многочисленны прыткая и живородящая ящерицы, многочисленна гадюка и обычен уж. К подтипу 2.4 отнесены все предгорья. Здесь так же, как в равнинных лесах и лесостепи больше всего живородящей ящерицы, которая весьма многочисленна. Прыткая ящерица и гадюка многочисленны, щитомордник обычен. Плотность населения в этих местообитаниях в четыре раза выше, чем в субоптимальных условиях. Выше и видовое богатство (в среднем в 4.5 раза). Таким образом, на равнине отмечены все пять уровней благоприятности, а в горах только три, причем в них преобладают субоптимальные условия среды, а на равнине — оптимальные.

На основании информации, приведенной на графе, составлена карта населения пресмыкаю-

Таблица 3. Среднее обилие (особей/км²) и численность (тыс. особей) взрослых пресмыкающихся Алтае-Саянской горной страны

Пояс	Показатель	Прыткая ящерица	Живородящая ящерица	Уж	Узорчатый полоз	Степная гадюка	Гадюка	Щитомордник	Всего
Высокогорья	Среднее обилие	7	178	0	0	0	28	0	213
	Численность	88	2281	0	0	0	360	0	2728
	Относительная ошибка, %	100	30	0	0	0	66	0	29
Среднегорья	Среднее обилие	37	316	0	6	0.2	33	1	393
	Численность	1406	11888	0	207	6	1235	56	14798
	Относительная ошибка, %	44	23	0	30	69	22	46	21
Низкогорья	Среднее обилие	125	770	35	0.4	0.01	56	17	1003
	Численность	5944	36634	1675	20	0	2647	828	47748
	Относительная ошибка, %	50	23	100	93	100	35	53	21
Предгорья	Среднее обилие	909	405	83	0	0	6	10	1413
	Численность	10558	4700	964	0	0	70	121	16414
	Относительная ошибка, %	44	32	9	0	0	53	0	33
Всего	Среднее обилие	399	757	31	2	0.3	33	5	1226
	Численность	66791	126770	5150	384	47	5514	842	205500
	Относительная ошибка, %	37	32	53	25	57	26	44	22
	Нижний предел	41396	82941	2756	272	24	3870	488	150680
	Верхний предел	107770	193760	9624	542	91	7857	1454	280250

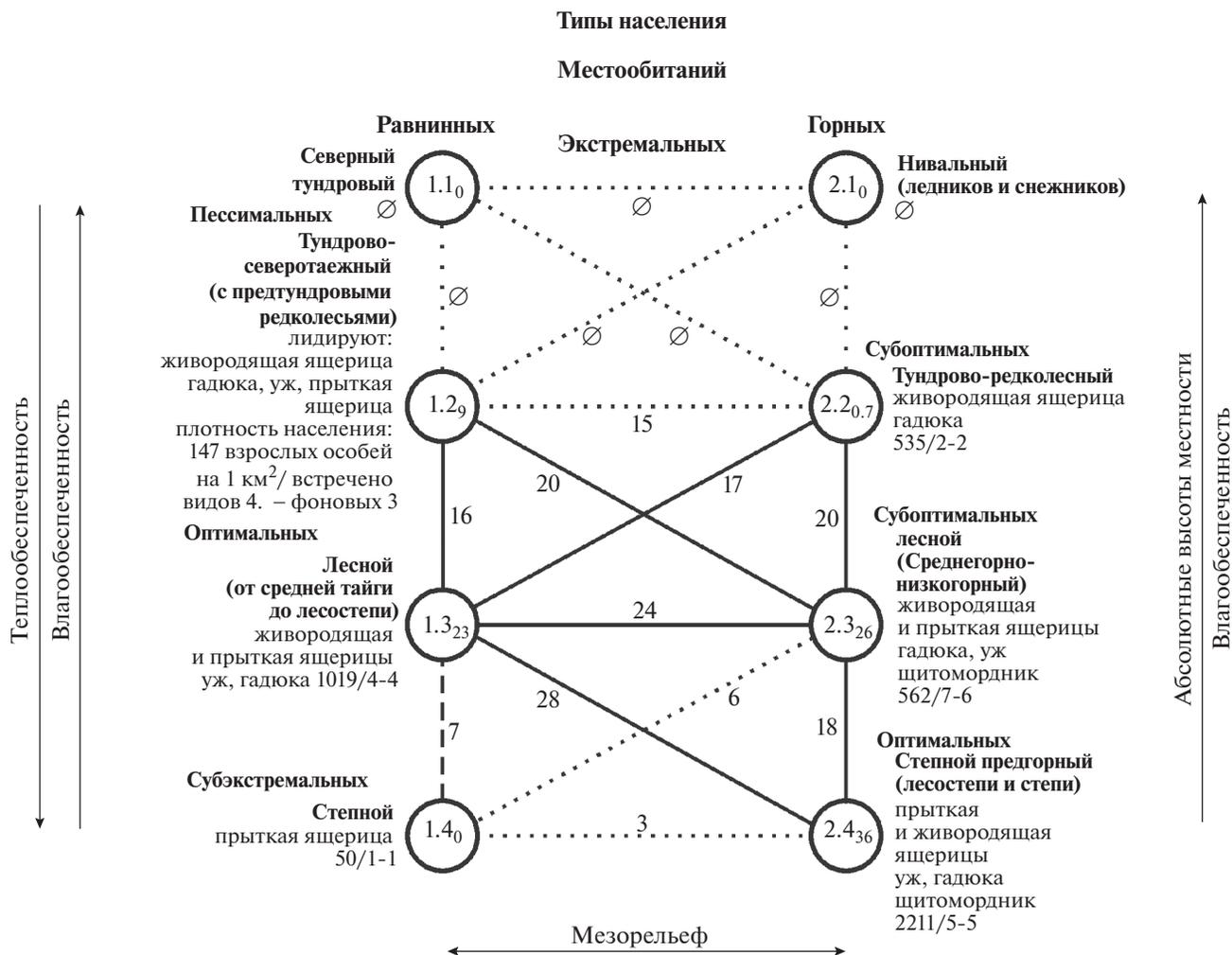


Рис. 1. Пространственно-типологическая структура населения взрослых пресмыкающихся Западной Сибири. 1 и 2 – типы населения пресмыкающихся, 1.1–1.4, 2.1–2.4 – подтипы.

щихся Западной Сибири (рис. 2), которая наглядно иллюстрирует уменьшение их суммарного обилия и видового богатства на равнине (рис. 3) и лишь числа встреченных видов – в горах. В горах плотность населения пресмыкающихся резко уменьшается вверх от предгорий (рис. 4). В целом на равнине этих животных больше всего во внепойменных незастроенных ландшафтах и значительно меньше в поселках и поймах (рис. 5). С зональностью, подзональностью и уровнем абсолютных высот местности связано 7% дисперсии матрицы сходства, с макрорельефом (горы – равнина) – 5%. Эти факторы среды, структура и классификация сообществ объясняют 13% дисперсии (коэффициент множественной корреляции 0.36).

Динамика численности

Для оценки достоверности межгодовых различий материалы по видовому обилию ящериц и

змей в целом по Западно-Сибирской равнине и Алтае-Саянской горной стране разбиты на два периода (с 1967 по 2003, и с 2004 по 2017 гг.) так, чтобы число проб в них совпадало как можно больше. Это повышает надежность оценок обилия и степень их тождественности.

После этого проведено сопоставление показателей обилия по выделенным периодам (табл. 4). Всего проанализировано по ящерицам, гадюке и ужу по 950 проб, по остальным, без нулевых проб, – по 250. Результаты расчетов свидетельствуют, что формально различия в обилии всех видов пресмыкающихся как по отдельности, так и вместе, как при бутстреп-анализе, так и при допущении нормальности распределения недостоверны. Судя по средним показателям происходит некоторое, хотя и недостоверное увеличение обилия прыткой ящерицы, гадюки, щитомордника, увеличение общего обилия этих видов и уменьшение остальных.

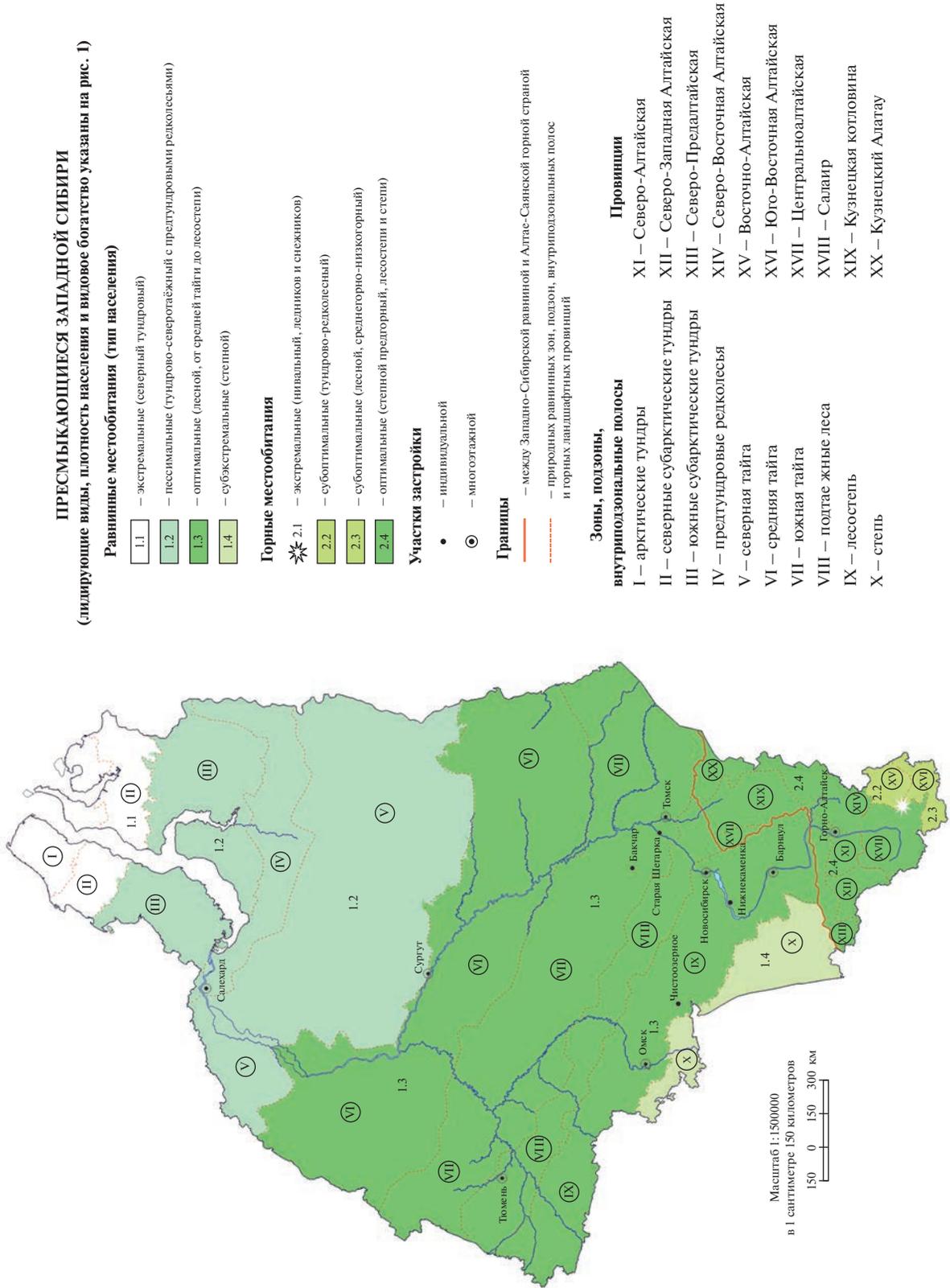


Рис. 2. Территориальная неоднородность населения взрослых пресмыкающихся Западной Сибири.

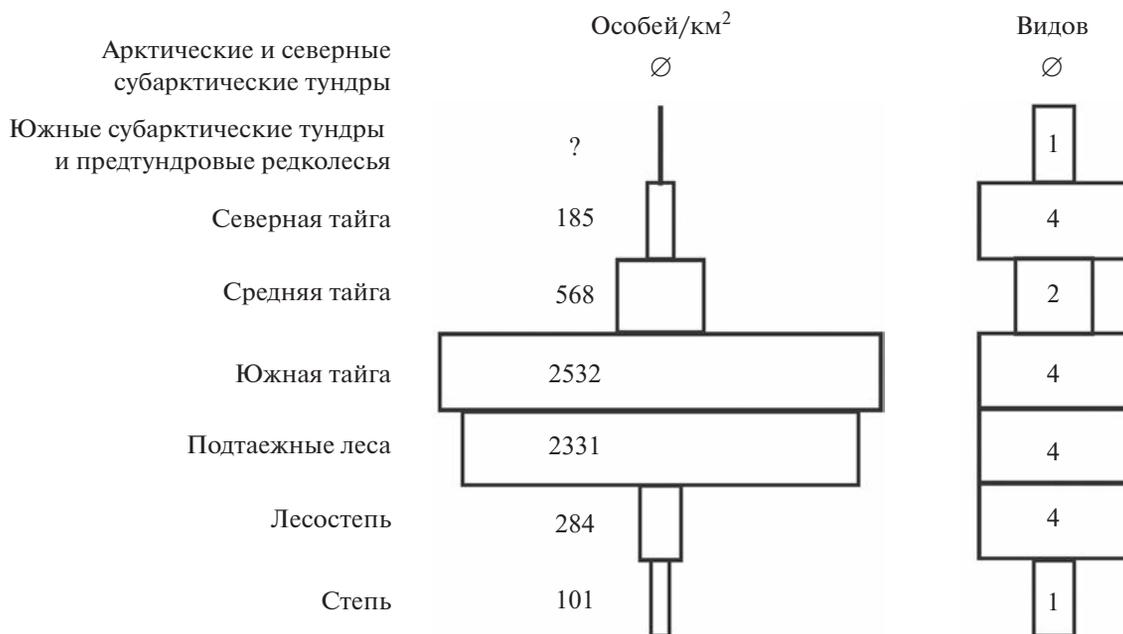


Рис. 3. Зонально-подзональные изменения плотности населения и видового богатства взрослых пресмыкающихся на Западно-Сибирской равнине.

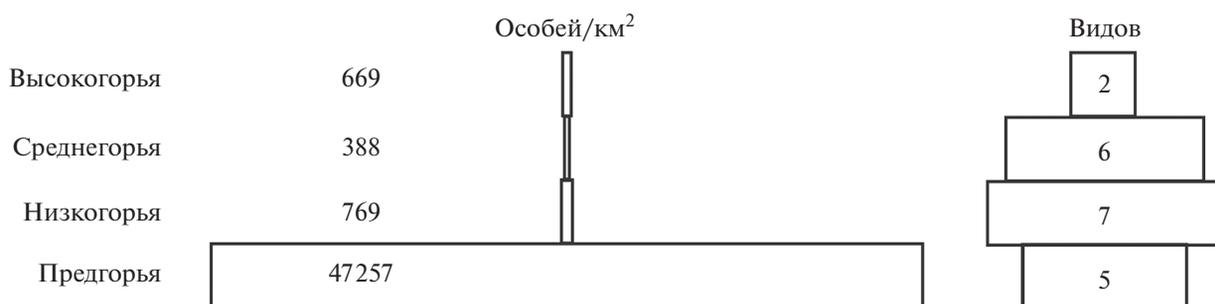


Рис. 4. Высотные изменения плотности населения и видового богатства взрослых пресмыкающихся в Алтае-Саянской физико-географической стране.

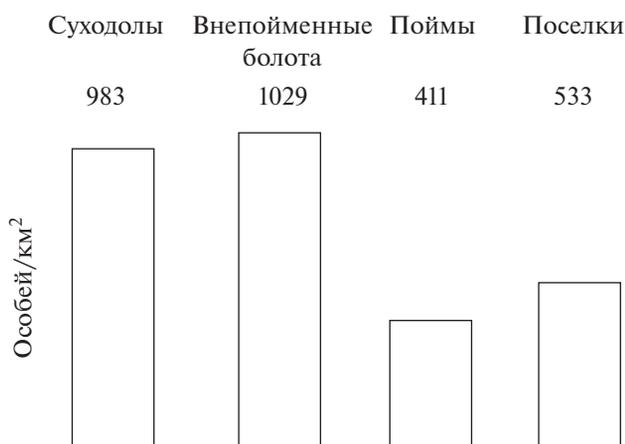


Рис. 5. Изменения плотности населения взрослых пресмыкающихся на Западно-Сибирской равнине по группам ландшафтов.

В итоге с вероятностью 95 случаев из 100 можно утверждать, что обилие по всем видам за указанные годы в среднем существенно не изменилось. С вероятностью в пять случаев из 100 можно допустить недостаточность данных. При всех особенностях учета пресмыкающихся этот вариант маловероятен, по крайней мере, по широко распространенным видам (суммарная протяженность учетных маршрутов почти 5000 км, а по остальным – около 1000 км). Для ограниченно распространенных видов можно допустить недостаточность данных.

Публикаций, подобных предлагаемой нами, нет, если не считать наших статей по Северной Евразии (Равкин и др., 2008, 2008а), относящихся к той же территории. Эти работы были выполнены на меньших объемах данных и отдельно по равнинным и горным территориям. Поэтому со-

Таблица 4. Обилие взрослых пресмыкающихся (особей/км²) и достоверность его различий в периоды 1967–2003 и 2004–2017 гг. по Западной Сибири при 10000 повторностях

Вид	1967–2003 гг.		2004–2017 гг.		<i>t</i> -критерий Стьюдента	Уровень значимости	
	среднее	относительная ошибка, %	среднее	относительная ошибка, %		по бутстреп- методу	теорети- ческий
Прыткая ящерица (+)	233	23	361	24	1.22	0.227	0.222
Живородящая ящерица (–)	441	19	415	17	0.24	0.815	0.812
Уж (–)	19	29	1	36	3.22	0.001	0.001
Гадюка (+)	34	15	43	18	1.05	0.301	0.294
Всего (+), проб по периодам 466 и 483, всего 949	727	17	820	15	0.55	0.594	0.586
Узорчатый полоз (–)	6	27	2	100	1.51	0.143	0.133
Степная гадюка (–)	0.8	50	0	–	1.05	0.278	0.296
Щитомордник (+)	6	47	8	58	0.40	0.706	0.687
Всего (–), проб по периодам 165 и 60, всего 225	12	28	10	52	0.39	0.706	0.698

Примечание. (+) – увеличение, (–) – уменьшение обилия.

поставления возможны только внутри изложенных результатов.

В равнинной части Западной Сибири общее обилие взрослых пресмыкающихся оценено нами в 933 особи/км², численность – в 1.9 млрд особей, а в Алтае-Саянской части, соответственно, в 1226 особей/км² и почти 206 млн. особей. Таким образом, на Алтае-Саянской территории обилие пресмыкающихся на 30% выше, чем на равнине, а их запас почти в 10 раз меньше за счет различий в площади равнинных и горных территорий. Общая численность по всей Западной Сибири равна примерно 2 млрд. особей (несимметричный доверительный интервал при вероятности 0.05 составляет 1.6–2.4 млрд). Большая часть приходится на живородящую и прыткую ящериц – 56 и 38%. Обыкновенной гадюки почти в 50 раз меньше. Доля остальных видов вместе – 4%. При этом минимальное обилие отмечено для щитомордника и степной гадюки.

В оптимальных равнинных местообитаниях общее количество пресмыкающихся почти в семь раз больше. В степной зоне (в субэкстремальных условиях) их в 20 раз меньше из-за явно недостаточной для массовых видов увлажненности и кормности ценозов. В горах экстремальные для пресмыкающихся условия свойственны нивальному поясу (ледникам и снежникам). Здесь пресмыкающихся нет. Субоптимальна для них среда в тундрово-редколесных и лесных среднегорных и низкогорных ландшафтах. Плотность населе-

ния этих животных в них весьма сходна. Как и в среднегорно-низкогорной части, видовое и фоновое богатство втрое выше. В лесостепных и степных предгорьях число встреченных видов несколько ниже, хотя плотность выше в четверо.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В горах пресмыкающихся больше всего в предгорных лесостепных и степных местообитаниях, а на равнине – в южных подзонах лесной зоны и во внепойменных ландшафтах.

Среди пресмыкающихся больше всего встречено живородящей и прыткой ящериц, значительно меньше обыкновенной гадюки и ужа. Минимальное обилие по встреченным во время учетов видам свойственно щитоморднику и степной гадюке.

Численность пресмыкающихся Западной Сибири по годам несомненно колеблется, хотя в большинстве случаев различия недостоверны. Тем не менее, можно утверждать, что значительного, монотонного и неуклонного, тем более катастрофического снижения обилия и видового богатства у рептилий нет.

Использование бутстрепа при анализе данных и исключение нулевых показателей там, где некоторые виды жить не могут, позволяет получать представления о динамике численности с оценкой достоверности различий даже при недостаточном объеме собранного материала.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы искренне признательны Д.И. Берману, В.В. Загорской, А.А. Кислomu, В.Н. Курановой, Э.Е. Малкову, С.А. Соловьёву, В.П. Старикову и Б.Н. Фомину за ценные советы по улучшению статьи до ее публикации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Борисович О.Б., Цыбулин С.М., Торопов К.В.*, 2001. Население пресмыкающихся лесостепи Приобья // Вопросы герпетологии: Пушино—Москва. МГУ. С. 41—43.
- Борисович О.Б., Цыбулин С.М., Торопов К.В., Фомин Б.Н., Граждан К.В., Богомолова И.Н.*, 2002. Земноводные и пресмыкающиеся равнинных и предгорно-низкогорных ландшафтов Верхнего Приобья // Сибирский экологический журнал. Т. 9. № 4. С. 425—440.
- Гашев С.Н. Лаврентьев С.Ю.*, 2003. Красная книга Ханты-Мансийского автономного округа. Екатеринбург: Пакрус. 99 с.
- Геоинформационная система Алтае-Саянского экорегиона, 2001. М.: ИГЕМ РАН — WWF Russia.
- Дунаев Е.А., Орлова В.Ф.*, 2017. Земноводные и пресмыкающиеся России: Атлас-определитель. М.: Фитон XXI. 328 с.
- Красная книга Челябинской области, 2017. М.: ООО “Реатр”. 504 с.
- Куранова В.Н., Симонов Е.П., Ярцев В.В., Шамгунова Р.Р., Стариков В.П.*, 2010. Разнообразие, распространение и природоохранный статус пресмыкающихся Западной Сибири // Герпетологические исследования в Казахстане и сопредельных стран. Алма-Аты. С. 118—149.
- Куранова В.Н., Ярцев В.В.*, 2020. Биоразнообразие Томского Приобья. Земноводные и пресмыкающиеся. Томск: Издательский дом Томского гос. ун-та. 148 с.
- Орлов А.И.*, 2003. Эконометрика: учебник для вузов. М.: Издательство “Экзамен”. 575 с.
- Пестов М.В.*, 2003. Обыкновенный щитомордник — новый вид фауны Новосибирской области // Амфибии и рептилии в Западной Сибири (сохранение биоразнообразия, проблемы экологической этики и экологического образования). Новосибирск: ООО “Ревик-К”. С. 35—38.
- Равкин Е.С., Челинцев Н.Г.*, 1990. Методические рекомендации по комплексному маршрутному учету птиц. М. 33 с.
- Равкин Ю.С., Куранова В.Н., Цыбулин С.М., Богомолова И.Н., Юдкин В.А., Торопов К.В., Булахова Н.А., Борисович О.Б., Панов В.В., Добротворский А.К.*, 2003. Численность, распределение и пространственно-типологическая неоднородность населения земноводных и пресмыкающихся в Томской и Новосибирской областях // Амфибии и рептилии в Западной Сибири (сохранение биоразнообразия проблемы экологической этики и экологического образования). Новосибирск: ООО “Ревик-К”. С. 20—32.
- Равкин Ю.С., Цыбулин С.М., Ливанов С.Г., Малков П.Ю., Торопов К.В., Малков Н.П., Грабовский М.А., Швецов Ю.Г., Дубатов В.В., Малков Ю.П., Бондаренко А.В., Вартапетов Л.Г., Митрофанов О.Б., Возничук О.П., Борисович О.Б.*, 2003а. Особенности биоразнообразия Российского Алтая на примере модельных групп животных // Успехи современной биологии. Т. 123. № 4. С. 409—420.
- Равкин Ю.С., Юдкин В.А., Цыбулин С.М., Куранова В.Н., Борисович О.Б., Булахова Н.А., Патраков С.В., Шамгунова Р.Р.*, 2007. Пространственно-типологическая структура и картографирование населения пресмыкающихся Западной Сибири // Сибирский экологический журнал. Т. 14. № 4. С. 557—565.
- Равкин Ю.С., Ливанов С.Г.* 2008. Факторная зоогеография. Новосибирск: Наука. 205 с.
- Равкин Ю.С., Цыбулин С.М., Куранова В.Н., Борисович О.Б., Булахова Н.А., Шамгунова Р.Р.*, 2008. Численность и распределение пресмыкающихся в лесной, лесостепной и степной зонах Приобья (Западная Сибирь) // Вопросы герпетологии. Материалы третьего съезда герпетологического общества им. А.М. Никольского. Санкт-Петербург: Изд-во СПбГУ. С. 347—352.
- Равкин Ю.С., Цыбулин С.М., Ливанов С.Г., Торопов К.В., Куранова В.Н., Стариков В.П., Чеснокова С.В.*, 2008а. Картографический анализ населения земноводных, пресмыкающихся и птиц Западно-Сибирской равнины и Алтая // Сибирский экологический журнал. Т. 15. № 5. С. 745—750. [*Ravkin Yu.S., Tsybulin S.M., Livanov S.G., Tоропов K.V., Kuranova V.N., Starikov V.P., Chesnokova S.V.*, 2008. Cartographic Analysis of the Population of Amphibians, Reptiles, and Birds of the West Siberian Plain and Altai // Contemporary Problems of Ecology. V. 1. № 5. P. 568—573].
- Растительность Западно-Сибирской равнины, 1976. М.: 1 : 1500000. ГУГК при СМ СССР.
- Симонов Е.П.*, 2008. Уточнение северной границы ареала щитомордника обыкновенного (*Gloydius (Akcis-trodon) halys*) и его биологическая приуроченность на территории Западной Сибири // Вестник Мордовского ун-та. Биол. науки. Вып. 2. С. 65—70.
- Шутиков В.К., Розенберг Г.С.*, 2013. Рандомизация и бутстреп: статистический анализ в биологии и экологии с использованием R. Тольятти: Кассандра. 314 с.
- Эпова Л.А., Куранова В.Н., Бабина С.Г.*, 2013. Видовое разнообразие, биотопическое распределение земноводных и пресмыкающихся заповедника “Кузнецкий Алатау” в градиенте высотной поясности (Юго-Восток Западной Сибири) // Вестник Томского гос. ун-та. Биология. № 4 (24). С. 77—97.
- Эфрон Б.*, 1988. Нетрадиционные методы многомерного статистического анализа. М.: Финансы и статистика. 263 с.
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D.*, 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis // Palaeontologia Electronica. V. 4. № 1. P. 1—9.
- Polunin D., Shtaiger I., Efimov V.*, 2019. JACOBI4 software for multivariate analysis of biological data. bioRxiv, 803684.

SPATIAL AND TEMPORAL HETEROGENEITY OF THE REPTILE ASSEMBLAGE IN WESTERN SIBERIA

Yu. S. Ravkin^{1, *}, V. M. Efimov^{1, 2}, I. P. Kokorina¹, S. V. Chesnokova¹, M. I. Lyalina¹

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

²*Tomsk State University, Tomsk, 634050 Russia*

**e-mail: yravkin@bk.ru*

Results of assessing the abundance and distribution of reptiles, which are poorly studied in this regard, are presented in comparison with those on birds and mammals in general and on hunting and commercial species in particular. As a result, data of the spatial and temporal heterogeneity of the reptile populations are unique and of particular value. The studies were carried out over the West Siberian Plain and in the territory of the Altai-Sayan mountainous country. The numbers of reptiles are calculated and their dynamics given across western Siberia. At the same time, bootstrap analysis was used, making it possible to obtain more reliable conclusions on the dynamics of the animal numbers with an insufficient data background. However, the main objective of the study was to identify the main trends in the variability of the reptile populations as a whole. Information concerning the abundance of these animals serves only as the basis for solving this main problem. In addition, the data amassed allow for the dynamics of the numbers of reptiles for certain time periods to be talked about.

Keywords: reptiles, distribution, abundance, cluster analysis, bootstrap, dynamics West Siberian Plain, Altai, Sayans, Russia

ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ БОЛЬШИХ ПОДОРЛИКОВ (*CLANGA CLANGA*, ACCIPITRIDAE, ACCIPITRIFORMES) В ПЕРИОД ЗИМОВКИ И ОСОБЕННОСТИ ИХ БИОТОПОВ, ВЫЯВЛЕННЫЕ МЕТОДОМ GPS-GSM ТЕЛЕМЕТРИИ

© 2023 г. А. Л. Мищенко^{a, *}, А. С. Педенко^{a, **}, А. В. Шариков^{b, ***},
Д. А. Карвовский^{c, ****}, В. Н. Мельников^{d, *****}, О. В. Суханова^{e, *****},
Р. Х. Бекмансуров^{f, *****}, О. С. Гринченко^{g, *****}

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

^bМосковский педагогический государственный университет, Москва, 129164 Россия

^cНациональный исследовательский университет “МЭИ”, Москва, 111250 Россия

^dИвановский государственный университет, Иваново, 153025 Россия

^eРусское общество сохранения и изучения птиц имени М.А. Мензбира, Москва, 125009 Россия

^fКазанский федеральный университет, Елабужский институт, Елабуга, 423600 Россия

^gИнститут водных проблем РАН, Москва, 119333 Россия

*e-mail: almovs@mail.ru

**e-mail: stasya_pedenko@mail.ru

***e-mail: avsharikov@ya.ru

****e-mail: kadim@ymail.com

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

*****e-mail: olga.redro@gmail.com

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

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

Поступила в редакцию 20.04.2023 г.

После доработки 17.05.2023 г.

Принята к публикации 23.05.2023 г.

С помощью GPS-GSM трекеров были получены данные по пространственному распределению и особенностям используемых биотопов в период зимовки для 5 молодых подорликов (*Clanga clanga*), помеченных в центре европейской части России и в Среднем Поволжье. Районы зимовок изучаемых птиц, за исключением одной особи во вторую и третью зимы, располагались на Ближнем Востоке (Израиль, север Египта, Саудовская Аравия, Иран), на юго-востоке Африки (Судан и Южный Судан) и в Азербайджане. Выявлено неравномерное распределение больших подорликов на зимних территориях. В их пределах птицы большую часть времени проводили на предпочитаемых участках, на которых они держались в течение длительных сроков. Размеры и конфигурации зимних территорий зависят от наличия пригодных кормовых угодий. Экологические особенности территорий обуславливают разницу в площади зимовки и характере дневных перемещений разных особей. Птица, зимовавшая в условиях крайне бедной кормовой базы аридных ландшафтов Аравийского п-ова, была вынуждена совершать максимальные дневные перемещения в поисках пищи. В то же время, особи, зимовавшие в дельтовых прикаспийских равнинах в Иране и на Прикубанской равнине, нашли участки с богатой и доступной кормовой базой, которые обусловили минимальные дневные перемещения и минимальный радиус дневной территории. На основании данных телеметрии и визуальных наблюдений локализован неизвестный ранее район устойчивой зимовки больших подорликов на юге европейской части России. Обсуждаются феномен рисовых полей Прикубанской равнины как важнейшего кормового биотопа и вероятное значение многочисленной и доступной здесь серой крысы (*Rattus norvegicus*) как основного вида добычи в зимнее время. Полученные данные являются важной основой для разработки стратегии охраны этого редкого уязвимого вида в масштабах всего ареала.

Ключевые слова: дистанционное слежение, зимние территории, кормовые биотопы, дневные перемещения, рисовые поля

DOI: 10.31857/S0044513423080093, **EDN:** LCRVRR

Таблица 1. Исходные данные о птенцах больших подорликов, помеченных GPS-GSM трекерами в 2019 г.

Кличка птицы	Дата мечения	Место
Одуванчик	24.07	Московская обл., Талдомский гор. округ, заказник Журавлиная Родина
Боец	25.07	Московская обл., Талдомский гор. округ, заказник Журавлиная Родина
Клязьма	23.07	Ивановская обл., Южский р-н, Клязьминский заказник
Задира	28.07	Владимирская обл., Вязниковский р-н, Клязьминско-Лухский заказник
Проша	2.08	Республика Татарстан, Нижнекамский р-н, пойма р. Камы

Примечание. Птенцы Одуванчик и Боец из двух разных гнезд, расположенных на расстоянии 11.6 км друг от друга.

Численность перелетных птиц, в частности дальних мигрантов, сокращается в результате глобальных изменений ландшафтов и климата (Sanderson et al., 2006). Поэтому крайне важно знать, куда мигрируют птицы, а также как условия зимовки влияют на показатели выживаемости, формирующие динамику конкретной популяции (Maaga et al., 2019).

Большой подорлик (*Clanga clanga*) – вид с повсеместно сокращающейся численностью (по категории МСОП – Vulnerable, уязвимый), занесенный в Красную книгу Российской Федерации (2021). Жизненный цикл этого вида птиц в значительной степени связан с водно-болотными угодьями как в период размножения, так и в период зимовки (BirdLife International, 2021; Väli et al., 2021; Красная книга ..., 2021). Особи из разных популяций проявляют различия в миграционных путях, в выборе мест зимовок и кормовых биотопов, что осложняет изучение и охрану этого вида (Ferguson-Lees, Christie, 2001).

Считается, что основные районы зимовки больших подорликов, гнездящихся в Европе, расположены на Ближнем Востоке, в Судане, Эфиопии и Чаде (Cramp, Simmons, 1979; Meyburg et al., 2016). Важными местами зимовок являются также водно-болотные угодья бассейна Средиземного моря на юге Европы (Домбровский и др., 2018; Maciorowski et al., 2019). В некоторые годы эти орлы остаются на зимовку в южных областях Украины (Домашевский, 2017). Новая точка зимовки небольшой группы птиц этого вида сформировалась в западной Грузии, в Колхидской низменности, где их регулярно наблюдают, начиная с 1982 г. (Абуладзе, 2008). Несмотря на то, что исследования последних лет, проведенные при помощи телеметрии, принесли новые важные результаты (Väli et al., 2021; Мищенко и др., 2022а; Шариков и др., 2022), полная картина пространственного распределения больших подорликов, гнездящихся в европейской части России, в зимний период до сих пор недостаточно ясна. Зимовка является критическим периодом жизненного цикла, тре-

бующим особого внимания, так как в этот период для больших подорликов высоки риски гибели (Väli et al., 2021; Maciorowski et al., 2014).

Целью нашего исследования было определение районов зимовки больших подорликов, анализ их перемещений в пределах этих районов и определение особенностей биотопов, используемых в зимний период.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКА

Пять оперившихся птенцов большого подорлика, за несколько дней до вылета из гнезд, в 2019 г. были помечены GPS-GSM трекерами с солнечными панелями, оснащенными сим-картами российского оператора сотовой связи “МегаФон”. Трекеры крепились на спину птицы по типу рюкзака. Каждый трекер имеет уникальный идентификационный номер (ID), но для удобства восприятия информации при дистанционном слежении каждой помеченной птице была дана кличка, используемая в тексте ниже. Кличка птицы и дата установки трекера показаны в табл. 1. Согласно методике идентификации видовой принадлежности, предложенной Домбровским (2009), все молодые птицы были определены как большие подорлики. У родителей меченных молодых птиц также не были обнаружены признаки малых подорликов (*Clanga pomarina*) или гибридов.

На птице по кличке Проша был установлен трекер модели Aquila GPS/GSM datalogger весом 33 г, на всех остальных птицах – трекеры модели Aquila GPS/GSM datalogger 25 г (Aquila, 2023). В дневное время суток и при достаточном уровне заряда аккумулятора GPS-GSM трекер определял географические координаты местонахождения птицы через каждые 2 ч. Т.е. в среднем, при нормальной освещенности, мы получали координаты 6 точек в день. Дневное время определялось трекером как светлое время суток по уровню напряжения на солнечной панели, который зависит от ее инсоляции. В ночное время трекеры не работали, что не влияло на точность построения

маршрутов, т.к. в это время суток большие подорлики не активны. При недостаточном уровне заряда аккумулятора или неуспешной попытке определения координат следующая попытка автоматически осуществлялась через 2 ч. После того как накапливались координаты из 5 точек, трекер передавал данную информацию в смс-сообщении. При нахождении птицы в зоне отсутствия сотовой связи все зафиксированные трекером координаты сохранялись и передавались в смс-сообщениях при попадании в зону действия связи. Возникали периоды от нескольких часов до нескольких недель, в течение которых определение географических координат трекером не осуществлялась. Точную причину такой работы трекеров установить нельзя, но, в основном, это было связано с низким уровнем заряда аккумулятора. В процессе наблюдения за работой трекеров проводилась настройка (с помощью управляющих смс-сообщений) параметров их работы. В определенный период времени некоторые трекеры были настроены на регистрацию географических координат через каждый час, что давало до 12 точек в день, но при такой частоте фиксации в пасмурные дни аккумуляторы трекеров часто оказывались не дозаряженными. Сейчас все трекеры настроены на частоту определения координат один раз в два часа, этого достаточно для решения поставленных задач.

Данные с трекеров, охватывающие период с 2019 по 2022 гг., были экспортированы из портала данных телеметрии AquilaSystem (2023). Для анализа данных, отображения результатов и построения теплокарт использовалась географическая информационная система QGIS (2023). Тепловая карта — это растровая карта, показывающая плотность или объем информации, связанной с точками. В нашем случае теплокарты показывают плотность распределения точек регистраций подорликов в определенной области на географической карте. Для отображения результатов теплокарт мы использовали цветовую схему "OrRd", где темно-красный цвет соответствует более высоким значениям, а оранжевый — более низким. Шаг между градациями равный, выделенные шкалы соответствуют цифровым значениям ≤ 7.6 , $7.61-15.2$ и >15.2 точек в радиусе.

В данной работе был сделан анализ дневных перемещений всех особей. В период зимовок птицы держатся на ограниченных территориях, и их дневные перемещения становятся хаотическими, зависящими от наличия кормовых объектов, постоянные направленные перелеты отсутствуют. Если провести расчеты суммарного дневного перемещения, то оно будет сильно зависеть от количества зафиксированных в течение дня координат, которое для наших птиц может колебаться от 1 до 12. Поэтому мы использовали для анализа среднюю длину дневных перемещений и средний

радиус дневной территории. Для определения средней длины дневного перемещения вычисляли расстояния между всеми парами координат, последовательно зафиксированных трекером в течение дня, и рассчитывали среднее значение перемещений за каждый день. Далее вычисляли среднее значение за весь период зимовки. Средний радиус дневной территории также вычисляли на основе зафиксированных в течение дня координат, при этом был использован алгоритм поиска радиуса минимального покрывающего круга, который в литературе часто называют Задачей о наименьшей окружности (2021). В данной работе средний радиус дневной территории рассматривается как радиус минимального круга, покрывающего все зафиксированные в течение дня координаты нахождения птицы, на основании которого далее вычислялось среднее значение радиуса за весь период зимовки.

Имеющиеся данные и методики расчетов средней длины дневного перемещения и среднего радиуса дневной территории не позволяют получить точные значения для данных параметров. Они дают только заниженные оценки данных величин. Но полученные параметры показывают высокую корреляцию между собой и с другими данными и поэтому могут быть использованы для оценки характера перемещения птиц на территориях зимовок.

Для проведения описанных выше расчетов были написаны скрипты на языке Python (Python, Версия 3.9, 2023). В качестве основной библиотеки для обработки данных из портала телеметрии AquilaSystem использовалась библиотека Pandas (Pandas, Версия 1.4.4, 2023). Для расчета расстояний на основе зафиксированных географических координат использовался модуль Geopy (Geopy, Версия 2.3.0, 2023). В нем расстояние между двумя географическими точками рассчитывается как длина геодезической линии на эллипсоиде. Модель земли, используемая в данной библиотеке, гарантирует ошибку в расчете расстояния не более 0.5%. Для определения радиуса дневной территории использовался модуль (GPS-minCir, Версия 1.0.5, 2023).

Определение особенностей биотопов, в которых пребывали подорлики, проводили на основе анализа спутниковых снимков и крупномасштабных географических карт, находящихся в открытом доступе, а для птиц, зимующих на юге европейской части России, также по результатам автомобильных и пешеходных маршрутов, проведенных в ноябре 2021 и феврале 2022 гг. на участке Прикубанской равнины. Наблюдения проводили с помощью 10-кратного бинокля и 15–75-кратной зрительной трубы. Места встреч подорликов отмечали с помощью GPS навигатора.

Таблица 2. Основные параметры зимовок молодых подорликов: продолжительность, даты прилета и отлета с мест зимовок и площадь территорий отдельных особей

Особь	Параметры зимовки	Сезон			Районы зимовок
		2019/2020	2020/2021	2021/2022	
Одуванчик	Прилет	08.11	21.09	15.09	Северный Египет, юг европейской части России
	Отлет	29.03	21.04	9.04	
	Зимовка, дней	142	212	206	
	Площадь зимовки, км ²	2749	160	346	
Боец	Прилет	25.10	12.10	21.10	Израиль
	Отлет	22.03	28.03	—	
	Зимовка, дней	149	167	—	
	Площадь зимовки, км ²	1310	2132	—	
Клязьма	Прилет	11.11	—	—	Судан, Южный Судан
	Отлет	27.03	—	—	
	Зимовка, дней	137	—	—	
	Площадь зимовки, км ²	2147	—	—	
Задира	Прилет	21.11	—	—	Саудовская Аравия, Иран
	Отлет	—	—	—	
	Зимовка	—	—	—	
	Площадь зимовки, км ²	33963	—	—	
Проша	Прилет	25.10	16.10	17.10	Азербайджан, СЗ Иран
	Отлет	09.04	07.04	31.03	
	Зимовка, дней	167	173	165	
	Площадь зимовки, км ²	892	113	1094	

Прочерк — данные отсутствуют по причине гибели птицы.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Общие сведения о районах зимовки

В первый год жизни помеченные нами молодые подорлики мигрировали на зимовки, расположенные на Ближнем Востоке (Израиль, север Египта, Саудовская Аравия, Иран), в Судане, Южном Судане и Азербайджане (табл. 2). Во вторую зиму Боец вернулся примерно на ту же территорию в Израиле. Незначительно изменилась конфигурация используемой им территории — за период зимовки этот подорлик более активно перемещался по Израильской низменности. Пространственное распределение у Бойца также претерпело некоторые изменения. Птица вернулась в ранее используемые предпочитаемые места, но освоила новые участки в других частях низменности. В то же время Одуванчик и Проша изменили район зимовки. Одуванчик первую зиму своей жизни провел на севере Египта и частично — в Израиле, однако в следующем году он зимовал на юге европейской части России. Проша во вторую зиму не задержался в Азербайджане, а провел все зимнее время на северо-западе Ирана. На тре-

тий год жизни Боец, Одуванчик и Проша вернулись на свои прошлогодние места зимовок, но Проша расширил территорию к юго-востоку.

Районы зимовок изучаемых больших подорликов существенно различаются у разных особей, что, в свою очередь, обуславливает некоторые различия в фенологии. Сроки прилета на места зимовок у наших птиц значительно различаются — самое раннее прибытие наблюдалось 15.09 (Краснодарский край), а самое позднее — 21.11 (Саудовская Аравия), среднее арифметическое даты прилета 20.10 ± 20 дней ($n = 11$). Отлеты с мест зимовок происходили в период с 22.03 по 21.04, в среднем 3.04 ± 9 дней ($n = 9$). Длительность зимовки составляла от 137 до 212 дней, в среднем 169 ± 26 дней ($n = 9$).

В среднем (по медиане) площадь территорий, используемых большими подорликами во время зимовки, составляла 1202 км², а их протяженность с запада на восток — 81 км, с севера на юг — 103 км. У большинства подорликов зимняя территория состоит из нескольких участков (рис. 1). Среди отслеживаемых нами птиц Задира имеет самую обширную территорию — площадь в 28 раз

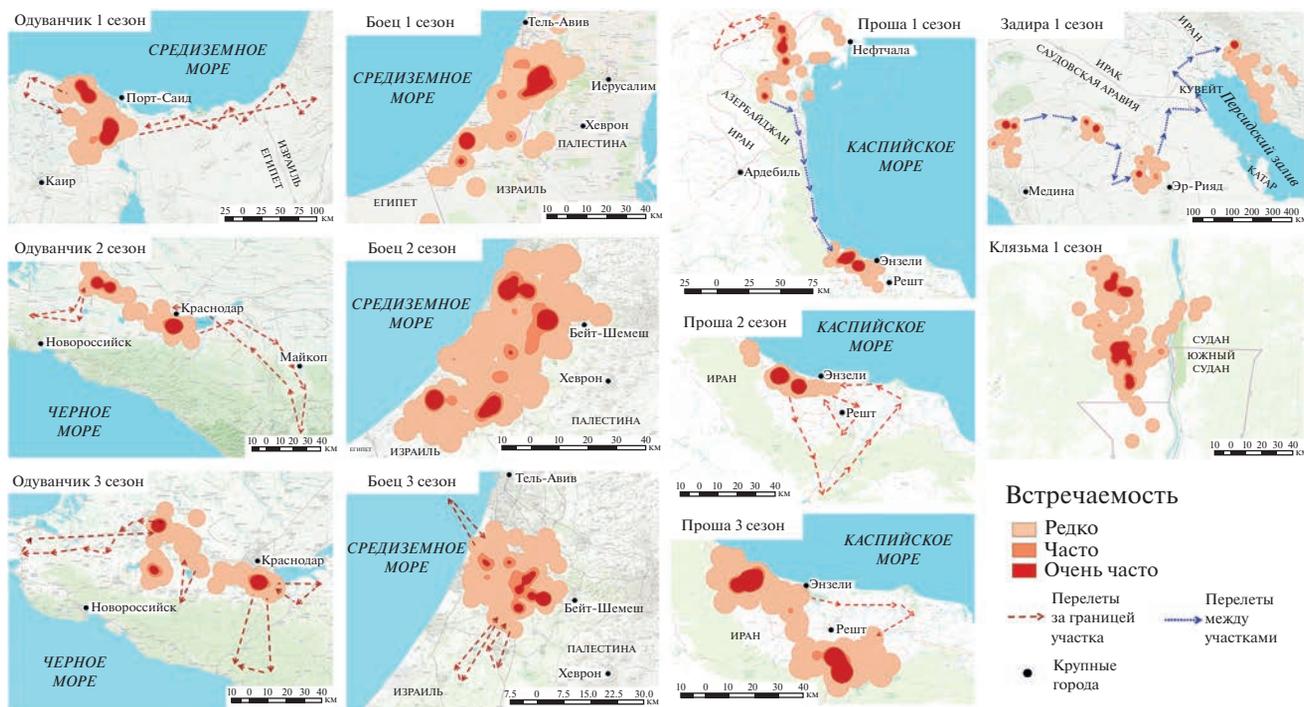


Рис. 1. Теплокарты, показывающие пространственное распределение молодых больших подорликов на протяжении зимовок в 2019/2020, 2020/2021 и 2021/2022 годах. По причине гибели Бойца 5.02.2022 карта для третьего сезона не отражает весь период зимовки и не использовалась при расчетах средней площади зимовки.

больше средней, расстояние между крайними точками более 1500 км с запада на восток и 940 км с севера на юг. При этом у Проши и Одуванчика в 2020/21 гг. были самые небольшие по площади зимние территории: соответственно, в 10.7 и 7.5 раз меньше средней.

Отслеживаемые нами подорлики сохраняли верность своей территории и практически не покидали ее на протяжении всего зимнего сезона. Кратковременные вылеты за границы зимней территории совершали лишь Одуванчик и Проша (во все три зимовки), а также Боец в 2021/2022 гг. (рис. 1). Задира на протяжении всего периода зимовки проявлял бродяжничество и перемещался практически постоянно. Значительные перемещения этого подорлика приостановились после преодоления северной, прибрежной части Месопотамской низменности и достижения им восточного побережья Персидского залива.

Анализ построенных теплокарт показывает неравномерное использование большими подорликами своих территорий на протяжении всего периода зимовки (рис. 1). На зимовочных территориях можно выделить несколько предпочитаемых участков, с которых трекеры чаще всего передавали координаты. Остальные части территории посещались птицами значительно реже, что говорит о сильной привязанности к конкретным местам.

Использование предпочитаемых участков распределено во времени, т.е. большие подорлики пребывали длительное время (от нескольких недель до месяца и более) в одном месте, затем совершали незначительный перелет и оседали на новом участке зимней территории.

К сожалению, два подорлика погибли на второй год после мечения. Задира погиб 20.03.2020 в западной части Ирана (остан Хузестан), задев провода линии электропередач. Птица по кличке Клязьма погибла 21.10.2020 на севере Ливии (область Киренаика, примерно в 100 км к СВ от г. Бенгази) при невыясненных обстоятельствах. На третий год после мечения, примерно 5.02.2022, в Израиле при невыясненных обстоятельствах погиб Боец.

Особенности районов зимовки

Зимняя территория Одуванчика в первом сезоне располагалась в Египте, в северо-восточной части дельты р. Нил, с кратковременным вылетом в южную часть Израиля. В пределах этой территории выделяются два предпочитаемых участка, где Одуванчик провел большую часть зимы: район солоноватого озера-лагуны Манзала и район к западу от Суэцкого канала (рис. 1). Оз. Манзала — крупнейшее из средиземноморских водно-болот-

ных угодий Египта (площадь около 770 км²). По всему озеру разбросано около 1 тыс. островов разного размера. Тремя основными типами наземных приозерных биотопов являются тростниковые болота, солончаковые болота и песчаные участки, окруженные сельскохозяйственными угодьями. Обширные территории на северо-западе озера были превращены в рыбоводные фермы. Оз. Манзала является самым важным водно-болотным угодьем для зимовки водоплавающих птиц в Египте, ключевой орнитологической территорией (Important Bird Area, ниже ИВА), где зимой 1989/1990 г. отмечено около 234000 водоплавающих. Это составляло около 40% всех водоплавающих птиц, учтенных в водно-болотных угодьях Египта той зимой, и включало самую большую в мире концентрацию зимующих малых чаек (*Larus minutus*) и белошеких крачек (*Chlidonias hybridus*) (Fishpool, Evans, 2001). Второй предпочитаемый участок Одуванчика в первую зиму был расположен к западу от Суэцкого канала в мухафазах (провинциях) Шаркия и Исмаилия. Почти все земли в этих мухафазах заняты сельхозугодьями. Здесь сосредоточены основные районы возделывания риса в Египте, с древних времен (Абаза, 2018). Во второй и третий сезоны зимовка находилась на территории Краснодарского края и Республики Адыгея, где расположены основные районы рисосеяния в России (Мищенко и др., 2022). На рисовых чеках (включая деревья-присады на их территории и по периферии) выполнено 336 регистраций координат Одуванчика – 54.7% всех регистраций в период зимовок 2020/2021 и 2021/2022 гг. ($n = 614$).

Зимовки Бойца располагалась в Израиле. Предпочитаемыми участками, где птица проводила большую часть зимовок, являлись ключевая область биоразнообразия (Key Biodiversity Area) под названием Иудейские предгорья (Judean foothills) и некоторые районы Израильской низменности. Иудейские предгорья представляют собой невысокие холмы и возделываемые земли на западных склонах Иудейских гор, на высоте 100–300 м над ур. м. На этой территории широко представлены небольшие водохранилища и канализационные пруды, которые привлекают зимующих водоплавающих птиц (Key Biodiversity Areas Partnership, 2023; BirdLife International, 2023). На Израильской низменности типичная средиземноморская растительность представлена мозаично, в большинстве мест культивируемые растения заменяют естественную флору и образуют синантропизированные растительные сообщества (Zohary, 1962; Danin, 1992). Лесная растительность в этом районе встречается ближе к горам, представлена главным образом низкорослыми лесами или маквисами. Маквис – это вторичное растительное сообщество с доминированием низкорослых жестколистных дубов, с сильно выраженным кустар-

никовым и травяно-кустарничковым ярусом с распространением лиан. Широко распространены культивируемые сады с апельсиновыми и другими фруктовыми деревьями (Danin, 1992).

Зимняя территория Клязьмы была расположена в бассейне р. Белый Нил. Ландшафт в основном представлен равнинами, большая часть территории находится на высоте от 200 до 400 м над ур. м. Понижения рельефа и впадины приурочены к бассейнам рек. Здесь распространены тропические и субтропические луга, саванны и кустарники, которые относятся к экологическому региону “Сахельская акациевая саванна” (Naia, Brito, 2021) Этот экорегион представляет собой переходную зону между саванными лесами и пустыней, с преобладанием лугопастбищных угодий. Из растений широко распространены акации, а в травах преобладают злаковые и осоковые. Растительные сообщества представлены в основном мозаиками деградировавшего акациевого леса среди лугов и пахотных земель (Naia, Brito, 2021).

Большая часть зимней территории Задиры располагалась на Аравийском п-ове, а меньшая охватывала северное и северо-восточное побережье Персидского залива, преимущественно на территории Ирана. На протяжении зимы этот подорлик активно перемещался на значительные расстояния. Основная часть его зимовочной территории была расположена в пустынях различного типа. Задира пересек песчаную пустыню Нефуд с низкорослыми кустарниковыми сообществами, центральное пустынное плато Неджд с плодородными долинами и пастбищами в оазисах, используемыми для выпаса овец и другого скота, а также прибрежные равнины и пустыни Персидского залива. Лишь к северо-востоку от Персидского залива в конце февраля–начале марта 2020 г. этот подорлик перемещался в пределах лесостепи гор Загрос. Лесостепь была представлена степными лесами или открытыми редколесьями из широколиственных деревьев (преимущественно дубов) с подлеском из степных кустарников и трав, раскинувшимися по скалистым склонам. Совершая большие перелеты, эта птица нигде не задерживалась надолго (рис. 1).

Зимняя территория Проши в первый сезон (2019/2020 г.) состояла из двух участков. В течение месяца, с 25.10 по 24.11.2019, эта особь находилась в Азербайджане, в основном на заболоченных участках Сальянской равнины, не используемых в сельском хозяйстве. Затем в течение двух дней Проша перелетел вдоль западного побережья Каспия примерно на 235 км к югу и 25.11.2019 осел в Иране, в провинции Гилян, расположенной на юго-западном берегу Каспийского моря, в западной части широких дельтовых равнин вокруг г. Решт. Здесь расположена ключевая орнитологическая территория (Important Bird Area) Анза-

Таблица 3. Характеристики дневных перемещений больших подорликов на территориях зимовок

Начало зимовки	Конец зимовки	Кличка птицы	Колич. дней, использованных в расчетах	Колич. фиксаций координат	Средняя длина дневных перемещений*, км	Средний радиус дневной территории**, км
09.11.2019	28.03.2020	Одуванчик	138	395	11.2	10.2
22.09.2020	20.04.2021	Одуванчик	149	273	2.1	1.5
16.09.2021	08.04.2022	Одуванчик	159	332	4.0	2.8
25.10.2019	21.03.2020	Боец	148	623	3.5	3.7
12.10.2020	27.03.2021	Боец	167	639	5.0	5.9
22.10.2021	05.02.2022	Боец	107	415	5.3	4.7
08.11.2019	26.03.2020	Клязьма	116	705	3.6	6.2
20.11.2019	20.03.2020	Задира	114	492	14.3	20.7
26.10.2019	08.04.2020	Проша	166	1487	1.7	4.2
17.10.2020	06.04.2021	Проша	156	962	0.9	1.8
18.10.2021	31.03.2022	Проша	165	1248	1.3	2.8

Примечания. *Вычислялись расстояния между зафиксированными трекером координатами и рассчитывалось среднее значение перемещений за каждый день. Далее вычислялось среднее значение за весь период зимовки (см. Методику).

** Вычислялся на основе зафиксированных в течение дня координат как радиус минимального покрывающего круга. Далее вычислялось среднее значение за весь период зимовки (см. Методику).

ли-Мордаб, представленная пресноводной лагуной. Лагуна состоит из двух частей (Анзали и Мордаб) и окружена сельхозугодьями, мелководными болотами, небольшими водоемами и заливыми лугами, с участками древесной растительности. Сильно заросшая тростником и разными видами плавающих и погруженных растений, лагуна поддерживает высокую численность зимующих водоплавающих и внесена в список водно-болотных угодий международного значения Рамсарской конвенции. Однако Проша, по данным GPS-GSM трекера, использовал для охоты лишь северную, заболоченную часть лагуны, а держался в основном на прилегающих к ней небольших водоемах и болотах и на облесенных участках, периодически посещая примыкающие к ним сельхозугодья.

В табл. 3 показаны характеристики дневных перемещений отслеживаемых нами птиц. При этом максимальные показатели средней длины дневных перемещений и среднего радиуса дневной территории зарегистрированы у Задиры, зимовавшего на Аравийском п-ове, северном и северо-восточном побережьях Персидского залива. Минимальные показатели зафиксированы у Проши и Одуванчика в течение второй и третьей зимовок, которые эти птицы провели, соответственно, в провинции Гилян на северо-западе Ирана и на юге европейской части России.

Локализация района зимовки больших подорликов на юге европейской части России

Достоверно доказанные случаи встреч большого подорлика в зимнее время на юге России единичны. 22.01.2013 птица была отмечена в Аграханском заказнике, Республика Дагестан (Джамирзоев и др., 2013). В Астраханской обл. в зимнее время одиночные большие подорлики были отмечены в дельте р. Волги 21.01.1981 и 26.02.1983 (Реуцкий, 2014). Однако говорить о зимовке данного вида на основании этих случайных встреч, до проведения наших исследований, было неправомерно.

Зимовка большого подорлика на Прикубанской равнине в Краснодарском крае была впервые доказана для птицы из эстонской гнездовой популяции (Väli et al., 2021). Эта птица – взрослая самка, для удобства отслеживания получившая кличку Пилле, а также самец, ее партнер, были отловлены и помечены GPS-GSM трекерами 7.08.2018 у гнезда в уезде Харьюмаа (Harjumaa), расположенном на севере Эстонии. Самец зимовал в Южном Судане, а Пилле три зимы (2018/2019, 2019/2020 и частично 2020/2021) провела в одном и том же районе Краснодарского края, примерно в 9 км к северо-востоку от г. Абинск (Väli et al., 2021; Мищенко и др., 2022).

Второй случай зимовки на Прикубанской равнине большого подорлика, помеченного передатчиком на севере Московской обл. (молодая птица, названная Одуванчиком), был отмечен в 2020/

2021 г., также благодаря GPS-GSM телеметрии (Мищенко и др., 2021). В 2020 г. Одуванчик, закончив выраженную миграцию в южном направлении, с 21.09 по 23.11 держался в 12–25 км к востоку от г. Славянск-на-Кубани (Краснодарский край). Затем он откочевал на 70–75 км в юго-восточном направлении, в западную часть Республики Адыгея. В данном районе подорлик остался на зимовку, совершая в основном перемещения между Шапсугским и Краснодарским водохранилищами.

17–22.11.2021 и 22–25.02.2022, с целью визуального обнаружения других особей, не помеченных GPS-GSM трекерами, мы провели рекогносцировочное обследование участка Прикубанской равнины, расположенного между Варнавинским водохранилищем на западе, Краснодарским водохранилищем на востоке, г. Славянск-на-Кубани на севере и г. Абинск на юге. При ноябрьском обследовании визуально были отмечены три птицы. Две держались вместе; одна из них, судя по светлым пятнам на крыльях, была неполовозрелой. Третий подорлик (одиночная взрослая птица) был отмечен на расстоянии 12 км от двух первых. При февральском обследовании этого участка, помимо птицы, которая, судя по сопоставлению сообщенных передатчиком координат и места встречи, с большой вероятностью была Одуванчиком, мы визуально зарегистрировали 10 особей, причем 5 из них были отмечены одновременно. Из этих 10 птиц примерный возраст удалось определить только у трех: одна взрослая и две неполовозрелые птицы (одна из них, по-видимому, первогодок) (Мищенко и др., 2022).

Подытоживая сказанное выше (с учетом трех и двух зимних периодов, в течение которых отслеживались Пилле и Одуванчик, соответственно), можно утверждать, что на территории Прикубанской равнины существует ранее неизвестный район устойчивой зимовки больших подорликов, локализовать который удалось с помощью GSM-GPS телеметрии и последующих целенаправленных полевых исследований.

ОБСУЖДЕНИЕ

В первый год жизни пять больших подорликов, помеченных GPS-GSM трекерами, мигрировали на зимовки, расположенные на Ближнем Востоке и в Северо-Восточной Африке, что отличается от миграций подорликов более западных популяций (эстонской, польской и белорусской), значительная часть которых зимует на юге Европы (Домбровский и др., 2018; Väli et al., 2021). По сравнению с более западными популяциями, отслеживаемые большие подорлики из центральной части европейской России и Среднего Поволжья позднее покидали места зимовок. Отлет с мест зимовок у наших птиц происходил в среднем

3.04, у больших подорликов из эстонской популяции – 22.03, белорусской – 12.03, польской – 09.03 (Väli et al., 2021). Причина этой разницы в том, что все 29 птиц, помеченных в Прибалтике, Польше и Белоруссии, были взрослыми, и сроки их пребывания в местах зимовок лимитировались сроками начала гнездового сезона, тогда как все 5 птиц, отслеживаемых нами, были неполовозрелые.

Возрастные различия и, соответственно, приобретенный опыт в значительной степени обуславливают привязанность к территориям зимовки. Из 29 взрослых птиц из эстонской, польской и белорусской популяций, отслеживаемых в течение 1–9 лет, лишь 2 особи (7%) один раз изменили районы зимовок (Väli et al., 2021), тогда как из 5 особей, изучаемых нами, 2 особи (40%), Одуванчик и Проша, изменили районы зимовок на втором году жизни.

Результаты, продемонстрированные с помощью теплокарт, показывают неравномерное распределение больших подорликов на зимних территориях. На предпочитаемых участках (темно-красного и оранжевого цвета на рис. 1) птицу можно было наблюдать чаще (учитывались точки, где птица сидела и где птица перемещалась). В этих местах подорлик держался большее количество дней, чем на других участках зимовочного ареала. В остальных районах зимовки птица оставалась ненадолго. За период зимовок таких предпочитаемых участков у каждой особи накапливалось несколько (до трех и более). На протяжении зимовки большие подорлики несколько раз меняли свою основную дислокацию и использовали разные районы своего зимнего участка. Мы не знаем причин кратковременных вылетов за границы зимней территории, обозначенных на карте (рис. 2), за исключением одного случая. Вылет Одуванчика в южном направлении, до Главного Кавказского Хребта с 19.01 по 23.01.2021, был связан с резким похолоданием и сильным снегопадом в районе зимовки (Мищенко и др., 2021).

Размеры и конфигурация зимних территорий больших подорликов зависят от наличия пригодных для них кормовых биотопов. Для этого хищника очень важную роль играют водно-болотные угодья, которые являются одними из наиболее уязвимых экосистем (Väli et al., 2021; Maciorowski et al., 2014). В Южной Европе известные места зимовок больших подорликов очень малы по площади, что связывают с деградацией и утратой многих водно-болотных угодий региона (Väli et al., 2021). Большие подорлики могут использовать искусственно созданные влажные биотопы, что продемонстрировали и птицы, отслеживаемые нами. Например, у подорлика по кличке Боец одними из излюбленных мест были комплексы во-

доочистных сооружений и берега искусственных водохранилищ. Очевидно, что распределение больших подорликов на зимовках ограничено распространением влажных биотопов и кормовой базой, что может объяснить сильную привязанность птиц к конкретным участкам.

Экологические особенности зимних территорий обуславливают разницу в площади зимовки и характере дневных перемещений разных особей. Общая площадь зимней территории Задиры, зимовавшего в условиях крайне бедной кормовой базы аридных ландшафтов Аравийского п-ова и прибрежных равнин Персидского залива, с преобладанием пустынь и отсутствием водно-болотных угодий, была максимальной. Эта особь была вынуждена совершать наибольшие дневные перемещения в поисках пищи. В то же время, Проша и Одуванчик во вторую зимовку в дельтовых прикаспийских равнинах в Иране и на Прикубанской равнине нашли участки с богатой и доступной кормовой базой (см. ниже), которые обусловили минимальные площади зимовки, а также наименьшие средние дневные перемещения и радиусы дневной территории.

Одуванчик во время первой миграции в Египет осенью 2019 совершил 18-дневную остановку (с 04.10 по 22.10) на Прикубанской равнине, в районе г. Славянск-на-Кубани в Краснодарском крае (Мищенко и др., 2022а). В последующие две зимы он остался на зимовку в пределах Краснодарского края и Республики Адыгея, используя в том числе территорию прошлогодней миграционной остановки. Биотопы на Прикубанской равнине, которые постоянно посещали Одуванчик во время миграционной остановки и двух последующих зимовок, а также эстонский подорлик Пилле во время трех зимовок и где были отмечены все остальные большие подорлики, указанные в предыдущей главе, представлены главным образом системами рисовых полей (чеков) с сетью каналов.

Для большого подорлика характерен широкий спектр кормовых объектов: как по видовому составу, так и по размеру — от крупных насекомых, грызунов и земноводных до птиц размером с тетерева (*Lyrurus tetrrix*) включительно (Дементьев, 1951; Snow, Perrins, 1998). Решающее значение играют характер кормового биотопа, численность и доступность добычи. На суходольных сенокосных лугах в питании преобладают полевки рода *Microtus* (Väli et al., 2005; Maciorowski et al., 2014); в поймах рек важную роль играет водяная полевка (*Arvicola amphibius*) (Snow, Perrins, 1998; Dom-browski, 2010). В питании больших подорликов, охотящихся на заливных пойменных лугах, могут преобладать птицы — от мелких воробьеобразных до кряквы (*Anas platyrhynchos*) (Maciorowski et al., 2014). Иногда в питании подорлика присутству-

ет рыба, добываемая на пойменных водоемах. В частности, щуки размером до 50 см выявлены в 2013 г. в добыче, приносимой птенцам в Татарстане, в гнезде, в котором в 2019 г. родился Проша (Бекмансуров и др., 2013). Не исключено, что присутствие рыбы в составе корма, приносимого птенцам, было характерно для этой гнездовой пары и в последующие годы, что могло в дальнейшем повлиять на специфику питания Проши в местах его зимовок. На зимовках в водно-болотных угодьях Греции основными кормовыми объектами являлись различные виды уток, камышница (*Gallinula chloropus*), лысуха (*Fulica atra*) и некрупные чайки (Alivizatos et al., 2004). Вероятно, околородные и водоплавающие птицы входили в число основных кормовых объектов Одуванчика в первый год его зимовки в районе оз. Манзала в Египте и Проши в водно-болотных угодьях северо-западного Ирана. Возможно, птицы этих экологических групп играли существенную роль в питании Бойца на искусственных водоемах в Иудейских предгорьях в Израиле.

Освоение кубанских плавней и создание на их месте системы рисосеяния привело к коренному изменению всего ландшафта Кубани и, как следствие, к изменению условий существования серой крысы (*Rattus norvegicus*), устраивавшей свои норы в немногочисленных лиманных грядах. В процессе освоения плавней эти гряды были заменены частой сетью ирригационных каналов с земляными валами вдоль них, составляющих основу рисовой системы. Равномерное чередование земляных валов, удобных для норения и передвижений серых крыс, рисовых чеков, а также каналов, на которых даже зимой эти грызуны находят пищу (преимущественно зерна риса посевного (*Oryza sativa*), потерянного при уборке урожая, и куриного проса (*Echinochloa crus-galli*), в меньшей степени животные корма, преобладающие в питании в теплое время года), — все это способствует круглогодичному обитанию этого грызуна вне построек человека и высокой плотности его поселений на рисовых полях (Рыльников, Карасева, 1985). Численность крыс на рисовых полях многократно выше, чем в природных биотопах. Так, по берегам кубанских лиманов число крыс на 100 погонных метров составляло всего 0.1–0.2 особи, тогда как по валам рисовых чеков оно было в 50–100 раз выше: до 10 и более особей (Карасева и др., 1986).

В начале сентября производится полный предуборочный сброс воды с рисовых чеков, остающихся сухими до весенней пахоты будущего года. С середины и до конца сентября, после вспашки, серые крысы обитают уже не только на земляных валах, но делают норы и под большими пластами перевернутой земли на чеках, передвигаясь под ними. Позднее, в ноябре–декабре, пространственное распределение популяций серых крыс на ри-

совых полях приобретает выраженный мозаичный характер, возникает тенденция к сучиванию, в соответствии с распределением мест, удобных для перезимовывания. В этот период зверьки концентрируются на отдельных участках рисовых полей (площадью 200–300 га), где кормовые условия наиболее благоприятны. Обычно это места, где осталось много недообмолоченной соломы на чеках, которые осенью оказались нераспаханными. Общая доля таких мозаично расположенных мест концентрации от общей площади угодий не известна и меняется по годам. По-видимому, она исчисляется несколькими тысячами гектаров. Такое пространственное распределение сохраняется до начала весенних полевых работ в апреле (Рыльников, Карасева, 1985; Серая крыса ..., 1990). Крысы хорошо себя чувствуют на рисовых чеках даже в относительно суровые зимы, с понижением температуры до -5° и формированием устойчивого снегового покрова высотой до 10 см. Зверьки в это время открыто передвигаются по поверхности снега, а в понижениях рельефа с более глубоким снегом они проделывают ходы в его толще (Карасева и др., 1986). Довольно обычная на рисовых системах ондатра (*Ondatra zibethicus*) после спуска воды в осеннее время откочевывает на лиманы и близлежащие водохранилища. Водяная полевка на рисовых системах Прикубанской равнины не встречается (Карасева и др., 1986). В зимнее время на рисовых чеках кормятся кряква (*Anas platyrhynchos*), грач (*Corvus frugilegus*) и вяхирь (*Columba palumbus*) (Мищенко и др., 2021; Ю.В. Лохман, личное сообщение). Однако стаи этих птиц присутствуют здесь нерегулярно и не могут являться стабильным источником корма для больших подорликов.

Цитируемые выше исследования были проведены на рисовых системах Краснодарского края около 40 лет назад и не проводились позднее. Однако мы полагаем, что значительных изменений численности и распространения серой крысы за прошедшие десятилетия не произошло, т.к. характер агротехнических мероприятий почти не изменился. Дератизация на рисовых полях не проводится из-за незначительного ущерба, причиняемого крысой рисоводству, что связано с описанными выше особенностями ее питания в этих угодьях. Мы предполагаем, что высокие показатели численности, концентрации и постоянной доступности крупных грызунов – серых крыс – в течение всего осенне-зимнего периода являются одной из главных причин формирования устойчивого зимовочного очага больших подорликов на рисовых системах Прикубанской равнины. По тем же причинам площадь зимней территории и средний радиус дневной территории у Одуванчика заметно меньше, чем у по с подорликов, зимующих в менее благоприятных условиях (Аравийский п-ов, Израиль). Наименьшее рас-

стояние от мест летнего пребывания и изобилие легкодоступной добычи, обуславливающее привлекательность для зимовки, служат причинами наиболее раннего прилета Одуванчика на места зимовки по сравнению с другими отслеживаемыми нами подорликами. Кроме того, наличие обильной легкодоступной добычи, по-видимому, является причиной наиболее позднего отлета весной, и, соответственно, наибольшей продолжительности зимовок (табл. 2). В марте 2021 и 2022 гг. предпочитаемый участок зимовки Одуванчика расширился за счет кормежек на болотистом южном берегу Октябрьского водохранилища в Республике Адыгея. Вероятно, этот подорлик добывал здесь ондатр, покидающих рисовые чеки на зиму (Карасева и др., 1986), и водоплавающих птиц (Мищенко и др., 2021).

Возможно, серая крыса (вид-космополит) играла важную роль в питании Одуванчика и во время его первой зимовки в районе рисосеяния в Египте. Однако из-за отсутствия данных о фауне грызунов на этих территориях и об их численности мы можем лишь предполагать это. Литературные данные свидетельствуют о том, что даже на некоторых из Филиппинских о-вов, расположенных значительно южнее, в тропическом климатическом поясе, серая крыса является одним из основных видов грызунов на рисовых системах, хотя в целом на Филиппинах в этом типе биотопов доминирует азиатская крыса (*Rattus tanezumi*) (Singleton, 2003).

Следует отметить, что при наличии водно-болотных угодий, богатых водоплавающими и околоводными птицами, а также рыбой, соседствующими с ними рисовые системы играют небольшую роль в качестве кормового биотопа. Провинция Гилян, где зимовал Проша, – одна из двух провинций в Иране, где в настоящее время выращивается рис, занимающий здесь свыше 60% площади пашни (Гилян, 2023). Однако на основании анализа типов основных биотопов на предпочитаемых участках зимовочной территории Проши в 2019/2020, 2020/2021 и 2021/2022 гг. мы выяснили, что рисовые поля и другие сельхозугодья посещались этим подорликом довольно редко. Мы не исключаем, что биотопические особенности рисовых систем в Иране и характер агротехнических мероприятий не обеспечивают высокую численность серой крысы и других грызунов и их легкую доступность для больших подорликов. В то же время благоприятное сочетание водоемов, болот, лесных участков и сельхозугодий обусловили наименьшую среднюю длину дневных перемещений у Проши среди всех отслеживаемых нами подорликов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Данные, полученные в результате слежения за молодыми большими подорликами, позволили выявить расположение зимних территорий и особенности присутствующих там биотопов. Мы установили, что особи этого вида могут зимовать не только близ водно-болотных угодий, но и на аридных территориях с отсутствием таких угодий. Однако в этом случае птицы вынуждены постоянно перемещаться на значительные расстояния в поисках корма.

Полученные данные о связях между местами размножения и зимними территориями больших подорликов являются важной основой для разработки стратегии охраны этого редкого уязвимого вида в масштабах всего ареала. Сохранение наиболее важных мест зимовки, выявленных с помощью телеметрии и визуальных наблюдений, должно быть одной из приоритетных задач при планировании мероприятий по сохранению вида. Одной из таких задач является выявление лимитирующих факторов и потенциальных угроз для подорликов, зимующих на Кубани.

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаем благодарность М.В. Корепову за обучение методике мечения птиц трекерами и непосредственную помощь в мечении, а также Махмуду Гасемпури (Mahmoud Ghasempour) за предоставленные сведения о биотопах, используемых подорликом в Иране. Мы признательны Кордиану Бартошуку (Kordian Bartoszuk) за техническое и программное обеспечение слежения за птицами и ряд ценных советов, М.Н. Иванову, Ю.В. Лохману, Н.В. Бекмансуровой, Е.А. Ахатову, а также студентам и аспирантам МПГУ за активное участие в работе.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Авторы благодарны Международному фонду для природы NABU International – Foundation for Nature за поддержку работ Русского общества сохранения и изучения птиц имени М.А. Мензбира в Центральной России и благотворительному фонду “Татнефть” за грант по мечению подорлика в Татарстане, исследование которого осуществлялось в рамках проектов Российской сети изучения и охраны пернатых хищников.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абаза Д., 2018. Пусть едят киноа: египетские фермеры раздавлены ограничениями на рис [Электронный ресурс]. Режим доступа: https://translated.turbopages.org/proxy_u/en-ru.ru.ef038882-64143309-63922ffb-74722d776562/https/acquiastage.middleeasteye.net/features/let-them-eat-quinoa-egypt-farmers-crushed-rice-restrictions. Дата обновления: 11.06.2018.

Абуладзе А.В., 2008. О зимних встречах большого подорлика в Грузии // Изучение и охрана большого и малого подорликов в Северной Евразии: Материалы к V международной конференции по хищным птицам Северной Евразии. Иваново. С. 5–8.

Бекмансуров Р.Х., Карякин И.В., Аюпов А.С., Костин Е.С., Рахматуллин Р.Ф., Кутушев Р.А., 2013. Результаты мониторинга крупных хищных птиц в Республике Татарстан в 2011–2013 гг., Россия // Пернатые хищники и их охрана. № 27. С. 122–145.

Гилян [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://ru.wikipedia.org/wiki/%D0%93%D0%B8%D0%BB%D1%8F%D0%BD>. Дата обновления: 21.03.2023.

Дементьев Г.П., 1951. Отряд хищные птицы // Птицы Советского Союза. Т. 1. М.: Советская наука. С. 70341.

Джамирзоев Г.С., Букреев С.А., Бархалов Р.М., Мазанова Л.Ф., Яровенко Ю.А., Куниев К.М., Плакса С.А., Перезовоз А.Г., Газарян С.В., Аскендеров А.Д., Насруллаев Н.И., Бабаев Э.А., Яровенко А.Ю., 2013. Редкие позвоночные животные заповедника “Дагестанский” // Труды заповедника “Дагестанский”. Вып. 6. 372 с.

Домашевский С.В., 2017. Современное состояние популяции большого подорлика (*Aquila clanga*) в Украине // Беркут. Т. 26. № 1. С. 49–59.

Домбровский В.Ч., 2009. О видовой идентификации малого, большого подорликов и их гибридов в полевых условиях // Пернатые хищники и их охрана. № 15. С. 97–110.

Домбровский В.Ч., Вяли Ю., Селлис У., Фенчук В.А., 2018. Миграция и зимовка белорусских больших подорликов в 2017–2018 гг.: первые результаты GPS-GSM слежения // Актуальные проблемы охраны животного мира в Беларуси и сопредельных регионах. Материалы 1-й Междунар. Науч.-практ. конф. Минск: ГНПО “НПЦ НАН Беларуси по биоресурсам”. С. 143–148.

Задача о наименьшей окружности [Электронный ресурс]. Режим доступа: https://ru.wikipedia.org/wiki/%D0%97%D0%B0%D0%B4%D0%B0%D1%87%D0%B0_%D0%BE_%D0%BD%D0%B0%D0%B8%D0%BC%D0%B5%D0%BD%D1%8C%D1%88%D0%B5%D0%B9_%D0%BE%D0%BA%D1%80%D1%83%D0%B6%D0%BD%D0%BE%D1%81%D1%82%D0%B8. Дата обновления: 10.10.2021.

Карасева Е.В., Рыльников В.А., Дубинина Н.В., Анянина Ю.В., Мажникова Г.И., 1986. Влияние рисосеяния на природные очаги лептоспироза на Кубани // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. Т. 91. Вып. 5. С. 29–39.

Красная книга Российской Федерации. Т. “Животные”. 2-е издание. 2021. М.: ФГБУ “ВНИИ Экология”. 1128 с.

Мищенко А.Л., Лохман Ю.В., Суханова О.В., 2021. Зимовка большого подорлика *Aquila clanga* в Республике Адыгея и Краснодарском крае // Русский орнитологический журнал. Т. 30. № 2062. С. 1942–1948.

- Мищенко А.Л., Суханова О.В., Лохман Ю.В., Вяли Ю., Селлис У., 2022. Локализация ранее неизвестного района зимовки больших подорликов *Clanga clanga* на Кубани // Русский орнитологический журнал. Т. 31. № 2171. С. 1203–1210.
- Мищенко А.Л., Шариков А.В., Карвовский Д.А., Гринченко О.С., Мельников В.Н., Бекмансуров Р.Х., Теннхардт Т., 2022а. Определение миграционных маршрутов и районов летних кочевок больших подорликов (*Clanga clanga*, Accipitriformes, Accipitridae) в первый год их жизни методом GPS-GSM телеметрии // Зоологический журнал. Т. 101. № 1. С. 67–78.
- Реуцкий Н.Д., 2014. Большой подорлик – *Aquila clanga* (Pallas, 1811) // Красная книга Астраханской области. Второе издание. Астрахань: Издательский дом “Астраханский университет”. С. 311.
- Рыльников В.А., Карасева Е.В., 1985. Особенности экологии серых крыс на рисовых полях Кубани и меры ограничения их численности // Распространение и экология серой крысы и методы ограничения ее численности. М.: Наука. С. 71–112.
- Серая крыса: Систематика, экология, регуляция численности, 1990. М.: Наука. 456 с.
- Шариков А.В., Педенко А.С., Зотов Д.А., Тоболева Е.И., Мищенко А.Л., Мельников В.Н., Гринченко О.С., 2022. Зимнее распределение молодых больших подорликов (*Clanga clanga*), помеченных GPS-GSM трекерами в европейской части России // Аридные экосистемы. Т. 28. № 3(92). С. 84–90.
- Alivizatos H., Papandropoulos D., Zogaris S., 2004. Winter diet of the Greater Spotted Eagle (*Aquila clanga*) in the Amvrakikos wetlands, Greece // Journal of Raptor Research. V. 38. P. 371–374.
- Aquila: официальный веб сайт проекта GPS-GSM телеметрии [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://www.aquila-it.pl/en/gps-gsm-dataloggers>. Дата обновления: 14.05.2023.
- AquilaSystem: портал данных телеметрии [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://gps.aquila-it.pl/ru/>. Дата обновления: 28.03.2023.
- BirdLife International, 2021. *Clanga clanga*. The IUCN Red List of Threatened Species 2021 [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://dx.doi.org/>. Дата обновления: 29.03.2023. <https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2021-3.RLTS.T22696027A203868747.en>
- BirdLife International, 2023. Important Bird Areas fact-sheet: Judean foothills. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://datazone.birdlife.org/site/factsheet/judean-foothills-iba-israel>. Дата обновления: 26.03.2023.
- Cramp S., Simmons K.E.L., 1979. Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa. V. 2. Oxford: Oxford Univ. Press. 696 p.
- Danin A., 1992. Flora and vegetation of Israel and adjacent areas // Восточная. № 3. P. 19–41.
- Dombrovski V., 2010. The diet of the greater spotted eagle (*Aquila clanga*) in Belarusian Polesie // Slovak Raptor Journal. V. 4. P. 23–36
- Fergusson-Lees J., Christie D.A., 2001. Raptors of the World. London: Christopher Helm. 992 p.
- Fishpool L.D.C., Evans M.I., eds, 2001. Important Bird Areas in Africa and associated islands: Priority sites for conservation. Newbury and Cambridge: Pisces Publications and BirdLife International. 1144 p.
- Geopy, Версия 2.3.0. Geopy is a Python client for several popular geocoding web services [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://geopy.readthedocs.io/en/stable/>. Дата обновления: 2.04.2023.
- GPSminCir, Версия 1.0.5. A tool to calculate the position and radius of the smallest circle that covers the given GPS track [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://pypi.org/project/GPSminCir/>. Дата обновления: 2.04.2023.
- Key Biodiversity Areas Partnership, 2023. Key Biodiversity Areas factsheet: Judean foothills. Extracted from the World Database of Key Biodiversity Areas. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://www.keybiodiversityareas.org/site/factsheet/8179>. Дата обновления: 29.03.2023.
- Maciorowski G., Lontkowski J., Mizera T., 2014. The Spotted Eagle – vanishing bird of the marshes. Poznań: UNIGRAF Jozef Kloska. 303 p.
- Maciorowski G., Galanaki A., Kominos T., Dretakis M., Mirski P., 2019. The importance of wetlands for the Greater Spotted Eagle *Clanga clanga* wintering in the Mediterranean Basin // Bird Conservation International. V. 29. № 1. P. 115–123.
- Marra P.P., Cohen E., Harrison A.-L., Studds C.E., Webster M., 2019. Migratory connectivity // Encyclopedia of animal behaviour. 2nd edition. London: Academic Press. P. 643–654.
- Meyburg B.U., Kirwan G.M., Garcia E.F.J., 2016. Greater Spotted Eagle (*Clanga clanga*) // Handbook of the Birds of the World Alive. del Hoyo J., Elliott A., Sargatal J., Christie D.A. & de Juana E. (eds) [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://www.hbw.com/node/53155>. Дата обновления: 21.08.2016.
- Naia M., Brito J.C., 2021. Ecoregions of the Sahara-Sahel: characteristics and Conservation Status. CIBIO/InBIO. BIODIVERSITY REPORT EN-03. 154 p.
- QGIS. Свободная географическая информационная система с открытым кодом [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://qgis.org/ru/site>. Дата обновления: 23.03.2023.
- Pandas, Версия 1.4.4. Pandas is a fast, powerful, flexible and easy to use open source data analysis and manipulation tool, built on top of the Python programming language [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://pandas.pydata.org/>. Дата обновления: 2.04.2023.
- Python, Версия 3.9. Python programming language [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://www.python.org/>. Дата обновления: 2.04.2023.
- Sanderson F.J., Donald P.F., Pain D.J., Burfield I.J., Van Bommel F.P., 2006. Long-term population declines in Afro-Palaearctic migrant birds // Biology Conservation. V. 131. P. 93–105.
- Singleton G., 2003. Impacts of Rodents on Rice Production in Asia. IRRD Discussion Papers 287607. International Rice Research Institute (IRRI). [Электронный ресурс]. Режим доступа: http://books.irri.org/971220183X_content.pdf. Дата обновления: 22.03.2023.

- Snow D.W., Perrins C.M. 1998. The Birds of the Western Palearctic. V. 1. Non-Passerines. Oxford – New York: Oxford University Press. 1008 p.
- Väli Ü., Lohmus A., Sellis U., 2005. Orlik grubodzioby *Aquila clanga* w Estonii – liczebność, rozmieszczenie, sukces lęgowy, pokarm oraz ochrona. w: Mizera t., Meyburg B.u. (red.). Badania i problem ochrony orlika grubodziobego *Aquila clanga* i orlika krzykliwego *Aquila pomarina*. Materiały międzynarodowej konferencji. Osowiec–Poznań–Berlin. S. 53–60.
- Väli Ü., Dombrowski V., Maciorowski G., Sellis U., Ashton-Butt A., 2021. Spatial and temporal differences in migration strategies among endangered European Greater Spotted Eagles *Clanga clanga* // Bird Conservation International [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://www.cambridge.org/core/journals/bird-conservation-international/article/spatial-and-temporal-differences-in-migration-strategies-among-endangered-european-greater-spotted-eagles-clanga-clanga/872CC60E0B6220284D937B773EAABB6B>. Дата обновления: 18.03.2023.
- Zohary M., 1962. Plant life of Palestine: Israel and Jordan. New York: The Ronald Press Company. 262 p.

SPATIAL DISTRIBUTION OF GREATER SPOTTED EAGLES (*CLANGA CLANGA*, ACCIPITRIDAE, ACCIPITRIFORMES) DURING THE WINTERING PERIOD AND FEATURES OF THEIR HABITATS DETERMINED USING GPS-GSM TELEMETRY

A. L. Mischenko^{1, *}, A. S. Pedenko^{1, **}, A. V. Sharikov^{2, ***}, D. A. Karvovsky^{3, ****},
V. N. Melnikov^{4, *****}, O. V. Sukhanova^{5, *****},
R. H. Bekmansurov^{6, *****}, O. S. Grinchenko^{7, *****}

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

²Moscow Pedagogical State University, Moscow, 129164 Russia

³“Moscow Power Engineering Institute” National Research University, Moscow, 111250 Russia

⁴Ivanovo State University, Ivanovo, 153025 Russia

⁵Russian Society for Bird Conservation and Study, Moscow, 125009 Russia

⁶Kazan Federal University, Elabuga Institute, Elabuga, 423600 Russia

⁷Water Problems Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119333 Russia

*e-mail: almovs@mail.ru

**e-mail: stasya_pedenko@mail.ru

***e-mail: avsharikov@ya.ru

****e-mail: kadim@ymail.com

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

*****e-mail: olga.redro@gmail.com

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

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

Using GPS-GSM trackers, data on the spatial distribution and habitat features during the wintering period were obtained for five young greater spotted eagles (*Clanga clanga*) tagged in the center of European Russia or the Middle Volga region. The wintering areas of the studied birds, with the exception of one individual in the second and third winters, were located in the Middle East (Israel, northern Egypt, Saudi Arabia, Iran), in South Africa (Sudan and South Sudan), and in Azerbaijan. An uneven distribution of greater spotted eagles in winter territories was revealed, within which the birds spent most of their time in preferred areas where they stayed for long periods. The size and configuration of winter territories depended on the availability of forage lands. Ecological features of the territories caused a difference in the square of wintering grounds and the character of daytime movements of different individuals. The bird wintering in the arid landscapes of the Arabian Peninsula with extremely poor forage conditions was forced to make maximal daily movements in search of prey. At the same time, individuals wintering in the deltaic Caspian plains in Iran and in the Prikubanskaya Plain in southern Russia found areas with a rich and affordable food which caused minimal daily movements and a minimum radius of the daytime territory. Based on telemetry and visual observations, a previously unknown area of sustainable wintering of greater spotted eagles in the south of European Russia has been localized. The paddy rice fields in the Prikubanskaya Plain as the most important forage habitat and the probable significance of the numerous and available brown rat (*Rattus norvegicus*) as the main prey species in winter are discussed. The data obtained form an important basis for the development of a strategy for the protection of this rare vulnerable species across the entire distribution range.

Keywords: remote tracking, wintering areas, forage habitats, daytime movements, paddy rice fields

УДК 599.32,59.089

ВАЛИДАЦИЯ МЕТОДА ОПРЕДЕЛЕНИЯ МЕТАБОЛИТОВ ГЛЮКОКОРТИКОИДОВ В ЭКСКРЕМЕНТАХ ПОЛУДЕННОЙ ПЕСЧАНКИ (*MERIONES MERIDIANUS* PALLAS 1773, MURIDAE, RODENTIA): БИОЛОГИЧЕСКИЙ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ ПОДХОДЫ

© 2023 г. Е. Н. Суркова^а, *, Л. Е. Савинецкая^а, А. В. Чабовский^а

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

*e-mail: immaly@yandex.ru

Поступила в редакцию 27.05.2023 г.

После доработки 30.06.2023 г.

Принята к публикации 10.07.2023 г.

Оценка уровня стресса в природных популяциях открывает возможности для изучения многих популяционных процессов, в т.ч. регуляции численности и расселения. В последние десятилетия активно развиваются неинвазивные методы определения уровня глюкокортикоидов, которые наиболее пригодны для оценки долговременного стресса, однако перед их использованием необходима валидация. Мы провели биологическую и физиологическую (АКТГ-тест) валидацию неинвазивного метода определения метаболитов глюкокортикоидов (МГК) в экскрементах полуденной песчанки (*Meriones meridianus*). Согласно данным, полученным с помощью обоих методов, спустя одинаковое время после воздействия (4–5 часов после стрессирующих процедур или введения АКТГ) происходил значительный подъем концентрации МГК, а пиковые значения в два раза превышали базовый уровень. Инъекция физраствора песчанкам (контрольная группа) не вызвала значимого отклика в концентрации МГК. Отсутствие реакции у контрольных животных согласуется с мнением о том, что сглаженный уровень МГК в фекалиях лучше отражает долговременный стресс, чем чувствительный к острым краткосрочным воздействиям уровень глюкокортикоидов в крови. По эффективности биологическая валидация оказалась не хуже физиологического метода, который большинство исследователей считают более надежным. Высокая эффективность в сочетании с низкой инвазивностью расширяют возможности применения биологического подхода.

Ключевые слова: стресс, метаболиты глюкокортикоидов, валидация, неинвазивный метод, полуденная песчанка

DOI: 10.31857/S004451342309012X, EDN: QNWWRN

В современном мире природные популяции подвергаются множеству внешних воздействий, в основном, антропогенного характера. Изучение реакции организмов на внешние стрессоры может дать представление о чувствительности популяций к изменению внешней среды. Например, показано, что антропогенное нарушение местообитаний может приводить к повышению уровня стресса (Kuznetsov et al., 2004; Jossierand et al., 2017). Стресс считают одним из важных факторов регуляции численности, отмечая положительную связь между уровнем стресс-гормонов и плотностью (Christian, 1950; Шилов, 1984; Boonstra, Boag, 1992; Novikov, Moshkin, 1998; Shang et al., 2022), хотя данные на этот счет противоречивы (Creel et al., 2013). Наконец, стресс-реактивность может определять проактивную или реактивную жизненную стратегию особей и, соответственно,

склонность к расселению (Koolhaas et al., 1999; Cote et al., 2010), влияя тем самым на процессы колонизации новых территорий, расширение ареалов и инвазии (Clobert et al., 2009; Chuang, Petteerson, 2016).

Внешние факторы (стрессоры) активируют комплекс физиологических реакций, повышающих адаптацию, и, в конечном счете, выживание особей в новых условиях (Селье, 1960). Центральное место в регуляции физиологических процессов животных в ответ на стресс занимает гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковая система (ГГНС). Глюкокортикоиды (ГК) – одни из основных гормонов, продуцируемые этой системой в ответ на стресс, поэтому уровень ГК (в основном, кортизол или кортикостерон, в зависимости от вида животного) в крови часто используют для оценки стрессированности организмов (Möstl, Palme,

2002). Однако в последние два десятилетия все больше получают распространение неинвазивные методы определения уровня ГК (Palme et al., 2005; Palme, 2019). ГК в крови циркулируют в неизменном виде, тогда как в продуктах выделения встречаются в основном их метаболиты (МГК), и по концентрации этих метаболитов можно определить уровень стресса. Для этого чаще всего производят сбор проб фекалий, который, по сравнению с взятием образцов крови, имеет ряд преимуществ при исследовании природных популяций. В отличие от взятия крови, сбор фекалий совсем не стрессует или мало стрессует животное, эта процедура не требует вмешательства в организм, что само по себе является сильным стрессовым фактором, также чаще всего не требуется иммобилизация или даже отлов животного. Пробы фекалий можно собирать неограниченное число раз в любой промежуток времени и при любом физиологическом состоянии животного, тогда как забор крови не может осуществляться слишком часто у животных небольшого размера. Кроме того, в фекалиях представлен сглаженный уровень МГК за предшествующий взятию пробы определенный промежуток времени — этот уровень меньше зависит от краткосрочных стрессовых событий и лучше подходит для оценки долгосрочных эффектов (Touma, Palme, 2005).

Для измерения концентрации ГК в сыворотке и плазме крови разработано множество готовых, относительно недорогих и простых в использовании наборов для проведения иммуноферментного анализа (ИФА), однако их нельзя применять для определения концентрации МГК как показателя стресса без проведения процедуры валидации (Герлинская и др., 1993; Möstl, Palme, 2002; Touma, Palme, 2005; Palme, 2019), поскольку в фекалиях почти не представлены сами гормоны в нативном виде, а только их метаболиты (Stead et al., 2000; Chen et al., 2017; Palme, 2019). Перекрестная реактивность наборов для ИФА нативных ГК в крови к их метаболитам была многократно отмечена, но при этом каждый набор требует валидации для каждого нового вида (Abelson et al., 2016).

Главенствующая роль в принятии решения о возможности использовать тот или иной набор реагентов для ИФА для неинвазивной оценки уровня стресса по концентрации МГК принадлежит биологической и физиологической валидации (Palme, 2019). Аналитическая валидация (включая “тест на параллелизм”) (Колосова и др., 2008) используется дополнительно для оценки точности, чувствительности и специфичности анализа. Известно множество случаев, когда аналитическая валидация была пройдена, а биологическая или физиологическая валидация не показывали отклика на стресс (например, Fanson et al., 2017).

Для валидации неинвазивной оценки стресса, как правило, используют физиологический и реже — биологический подходы (Touma, Palme, 2005; Palme et al., 2005; Palme, 2019), каждый из которых имеет свои преимущества и недостатки. Биологический подход нацелен на исследование динамики МГК после стрессирующих воздействий на животное, часто связанных с отловом, иммобилизацией, транспортировкой и другими манипуляциями, которые приводят к изменению активности ГГНС (Goymann et al., 1999; Touma, Palme, 2005; Palme, 2019). Например, у дальневосточного леопарда транспортировка вызывала подъем МГК, что указывало на валидность неинвазивной оценки уровня стресса (Иванов и др., 2014). Биологический способ валидации относительно прост (образцы для последующего анализа можно собирать в поле) и мало инвазивен. При этом успешная биологическая валидация показывает, что неинвазивный метод определения уровня стресса позволяет обнаружить биологически значимые изменения в активности ГГНС (Palme, 2019). Однако биологический метод нельзя стандартизировать, поскольку трудно, если вообще возможно, стандартизировать уровень стрессирующего воздействия.

Физиологический подход к валидации считается более надежным, но более сложным (Touma, Palme, 2005). В отличие от биологического, физиологический подход предусматривает создание стандартных лабораторных условий и обязательное вмешательство в организм животного. Один из самых точных и распространенных физиологических методов — введение тестируемому животному адренокортикотропного гормона (АКТГ) — гормона гипофиза (Goymann et al., 1999; Touma, Palme, 2005; Павлова, Найдено, 2008; Palme, 2019). АКТГ по кровяному руслу направляется в кору надпочечников, где стимулирует выработку ГК, которые затем метаболизируются и в виде метаболитов попадают в фекалии. Если после инъекции проверяемый набор для ИФА обнаруживает подъем уровня МГК в образцах фекалий, то можно считать валидацию успешной и применять набор для неинвазивной оценки стресса у конкретного вида. Таким образом, для валидации неинвазивного метода определения уровня стресса важны оба подхода (Palme, 2019), а сравнительный анализ их результатов представляет собой самостоятельную научную задачу, позволяя оценить их эффективность и применимость на практике (см., например, Иванов и др., 2014).

Полуденная песчанка — фоновый вид грызунов в пастбищных экосистемах юга Калмыкии. Использование этого вида в качестве модельного объекта в природных популяциях позволяет определить степень воздействия внешних факторов, в т.ч. антропогенной трансформации местообитаний, на популяцию и на экосистему в целом

(Kuznetsov et al., 2004; Surkova et al., 2019; Tchabovsky et al., 2016, 2019). Популяция полуденной песчанки в Калмыкии в настоящее время, в связи с ростом пастбищной нагрузки и начавшимся новым циклом опустынивания, расширяет свой ареал, открывая возможности для исследования синдрома расселения (Суркова и др., 2022; Чабовский и др., 2023) и, в частности, уровня стресса у колонистов. Валидация неинвазивного метода определения уровня стресса по МГК откроет возможность для изучения этого вопроса. Цель нашей работы – валидировать метод неинвазивной оценки уровня стресса у полуденной песчанки (*Meriones meridianus*) и сравнить эффективность биологического и физиологического подходов.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Биологическая валидация. Биологическую валидацию осуществляли в полевых условиях в Калмыкии (с 29 апреля по 3 мая). Отлов проводили по стандартной процедуре с помощью сетчатых живоловок конструкции Щипанова (1987), в качестве приманки использовали семена подсолнечника (подробности см., например, в Tchabovsky et al., 2016). Ловушки выставляли непосредственно у выхода из норы в начале активности, около 20:00 часов, и проверяли не реже чем один раз в течение часа (для того, чтобы потенциально стрессовая процедура отлова не успела отразиться на концентрации МГК в собранных пробах). Под сетчатое дно ловушки подстилали гигроскопичную белую синтетическую ткань, которая впитывала мочу и защищала фекалии от попадания песка. Полуденные песчанки – семено-ядные пустынные грызуны и выделяют мало мочи, поэтому вероятность контаминации фекалий мочой была крайне мала; тем не менее, в редких сомнительных случаях фекалии отбраковывались.

В опытах мы использовали четырех взрослых зверьков (2 самки и 2 самца). Первую пробу фекалий мы собирали после того, как зверек попадал в ловушку (в среднем около 22:00), и считали концентрацию МГК в этой пробе базовой, отражающей уровень стресса до отлова и начала стрессирующих манипуляций. Следующую пробу брали в 3:00, спустя 5 часов после отлова, в течение которых зверек подвергался стрессирующим воздействиям, включающим сам отлов, стандартные манипуляции с животным (определение пола, возраста, массы тела, мечения и пр.), проведение поведенческих тестов, взятие пробы ДНК и транспортировку до полевой лаборатории. Далее пробы собирали каждые 4 часа (7:00, 11:00, 15:00, 19:00, 23:00, 3:00) в течение трех суток для того, чтобы оценить не только реакцию на стрессовый фактор, но и суточные колебания концентрации МГК. Зверьков держали поодиночке в сетчатых

клетках (30 × 15 × 15 см), каждая клетка стояла на фильтровальной бумаге в отдельной вентилируемой картонной коробке под навесом, который обеспечивал защиту от солнца, ветра и холода. Корм (семена подсолнечника, овес, морковь и яблоки) добавляли после каждого сбора проб, а также одновременно меняли бумагу под клеткой, чтобы избежать смешивания фекалий и мочи. Фекалии собирали все (без исключения) в бумажные пакеты, которые хранили в одинаковых условиях в сухом вентилируемом месте, чтобы предотвратить их заплесневение, при температуре 15–25°C до конца полевого сезона в течение 10–14 дней. Для территории Калмыкии характерен засушливый климат, поэтому пробы не требовали дополнительной сушки. По окончании биологической валидации зверьков сразу же выпускали в их норы. После транспортировки проб из поля в лабораторию их высушивали до постоянной массы при температуре 60°C в течение 12–16 часов и хранили в плотно закрытых пробирках при –20°C до проведения экстракции (в том случае, если экстракцию не проводили сразу после сушки).

Физиологическая валидация. Физиологическую валидацию проводили в лабораторных условиях. Для эксперимента использовали 9 зверьков (5 самцов и 4 самки), отловленных в мае в Калмыкии. Перед началом эксперимента зверьки акклиматизировались два месяца в условиях вивария. Песчанки жили одиночно в пластиковых клетках с сетчатой крышкой (50 × 30 × 20 см), внутри каждой клетки был домик для укрытия и предметы, которые песчанка могла грызть (ветки яблони, шишки без следов смолы). Зерновой корм (смесь проса и овса) находился в клетке в постоянном доступе, семена подсолнечника и сочные корма (морковь, яблоки, кабачки) давали два раза в неделю. Воду песчанкам не давали, поскольку в природе песчанки не пьют и получают влагу с кормом.

Процедуру валидации начинали в 15:00, рассаживая песчанок в новые клетки из металлической сетки с ячейками 1 см (30 × 15 × 15 см), под клетку подкладывали фильтровальную бумагу. Сетчатая структура клеток упрощала сбор проб и процедуру кормления без лишнего беспокойства зверьков. Также, поскольку полуденные песчанки – ночные зверьки, мы накрывали клетки тканью, чтобы свет не провоцировал стресс. Первую пробу фекалий собирали через 4 часа (в 19:00) и считали уровень МГК в этой пробе базовым. Далее пробы собирали каждые 4 часа в течение суток (23:00, 3:00, 7:00, 11:00, 15:00, 19:00). Через сутки, после сбора пробы в 15:00, всем песчанкам делали инъекцию синтетического АКТГ (Synacthen, Германия) в дозировке 40 мкг на 100 г веса (средняя дозировка для АКТГ-теста, Palme, 2019). Так как сама процедура инъекции могла быть стрессовым

фактором, для трех песчанок мы повторили процедуру, описанную выше, за исключением того, что вместо АКТГ вводили физраствор (контроль). После инъекции пробы собирали еще в течение двух суток с теми же временными интервалами (23:00, 3:00, 7:00, 11:00, 15:00, 19:00). Пробы сразу же высушивали до постоянной массы при температуре 60°C в течение 12–16 часов и хранили в плотно закрытых пробирках при –20°C до проведения экстракции (в том случае, если экстракцию не проводили сразу после сушки).

Экстракция метаболитов. Экстракцию метаболитов ГК из фекалий проводили по стандартной процедуре (Kretzschmar et al., 2004) с небольшими изменениями: фекалии измельчали с помощью фарфоровой ступки и пестика, отмеряли при помощи весов аликвоты измельченных фекалий массой 0.05 г с точностью до 0.001 г на весах Ohaus (Scout SPX 123) и переносили в микроцентрифужную пробирку 1.5 мл для дальнейшей экстракции. Далее в каждую пробирку добавляли 0.9 мл 80% метанола (наиболее пригодная концентрация для экстракции метаболитов ГК у млекопитающих, Palme et al., 2013) и экстрагировали в течение 30 мин в ротационном шейкере (BioSan Bio RS-24). Затем экстракты центрифугировали 10 мин при скорости 4000 оборотах в мин (Erpen-dorf, Centrifuge 5424), и 400 мкл полученного супернатанта переносили в чистые пробирки. К полученному экстракту добавляли 400 мкл дистиллированной воды и хранили при –20°C до проведения ИФА.

Иммуноферментный анализ проводили в Центре коллективного пользования “Живая коллекция диких видов млекопитающих” ИПЭЭ РАН с применением спектрофотометра Thermo Scientific Multiskan FC. Мы использовали готовые коммерческие наборы для определения кортизола в сыворотке крови ХЕМА (г. Ростов-на-Дону) в соответствии с инструкцией. Поскольку мы работали не с сывороткой крови, а с экстрактами фекалий на основе метанола, мы разводили им калибровочные пробы из набора. Каждое измерение концентрации МГК в каждой пробе проводили дважды для определения коэффициента вариации, а для дальнейшего анализа принимали среднее значение. Если коэффициент вариации превышал 10% для конкретной пробы, анализ переносили до достижения значения меньше 10%. В подавляющем большинстве случаев этот показатель был меньше 5% (132 из 150, 88%), составляя в среднем 2.1% (медиана = 1.9) и варьируя от 0.1 до 9.8%.

Обработка данных и статистический анализ. Выборки, полученные в биологическом тесте, соответствовали критериям нормальности (Shapiro-Wilk, $p > 0.05$), однако данные физиологической валидации только приближались к нормальному

распределению и сильно варьировали, поэтому мы их логарифмировали, чтобы достичь нормального распределения.

Не все песчанки в ходе АКТГ-теста выделяли экскременты за четырехчасовой интервал, особенно в дневные часы (песчанки – ночные грызуны). Поэтому для статистического анализа данных физиологической валидации мы использовали пробы за восьмичасовые интервалы. Для того чтобы оценить изменение концентрации МГК в фекалиях после инъекции АКТГ, мы выбрали для сравнения четыре последовательных измерения (интервала): в 07:00–15:00 (период непосредственно до инъекции), 15:00–23:00 (после введения АКТГ), 23:00–07:00 и 15:00–23:00 (на следующие сутки после введения АКТГ). Интервал 07:00–15:00 на следующий день после инъекции был исключен, поскольку не все песчанки выделяли экскременты за этот период. Сравнение концентраций МГК за эти четыре последовательных измерения проводили с помощью дисперсионного анализа (АНОВА) для связанных измерений (Repeated Measures ANOVA).

Для того чтобы проконтролировать возможный эффект суточных колебаний ГК (Palme, 2019), мы сравнили концентрации МГК в фекалиях в одинаковое время суток (15:00–23:00) за день до инъекции, в день после инъекции и через сутки после инъекции АКТГ (АНОВА для связанных данных). Сравнение уровней МГК у песчанок, получивших АКТГ, и контрольных, получивших инъекцию физраствора, проводили с помощью *t*-теста (критерий Стьюдента).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Биологическая валидация. Стрессовое воздействие на песчанок в результате отлова, последующих манипуляций в поле и перевозки в полевую лабораторию (период с 22:00 до 03:00) вызвало значительное повышение уровня МГК в пробах, взятых через 5 часов после начала манипуляций, и повышение до пиковых значений – в пробах, взятых через 9 часов. За пиком последовали спад и выход на базовые значения (около 350 нг/г) через сутки после начала теста (рис. 1). Уровень МГК значительно варьировал в течение первых суток опыта (начиная с контрольных проб, взятых около 22:00 до начала манипуляций, и до 23:00 следующего дня; ANOVA для связанных данных: $F_{3,15} = 9.1$, $p = 0.0004$), а его значения в пробах, взятых через 5 и 9 часов после стрессового воздействия, достоверно превышали базовый уровень (в 1.6 и 1.8 раза, соответственно; рис. 1).

Физиологическая валидация (АКТГ-тест). Концентрация МГК заметно менялась на протяжении трех суток опыта (рис. 2a). В первые сутки (до инъекции АКТГ) концентрация МГК варьирова-

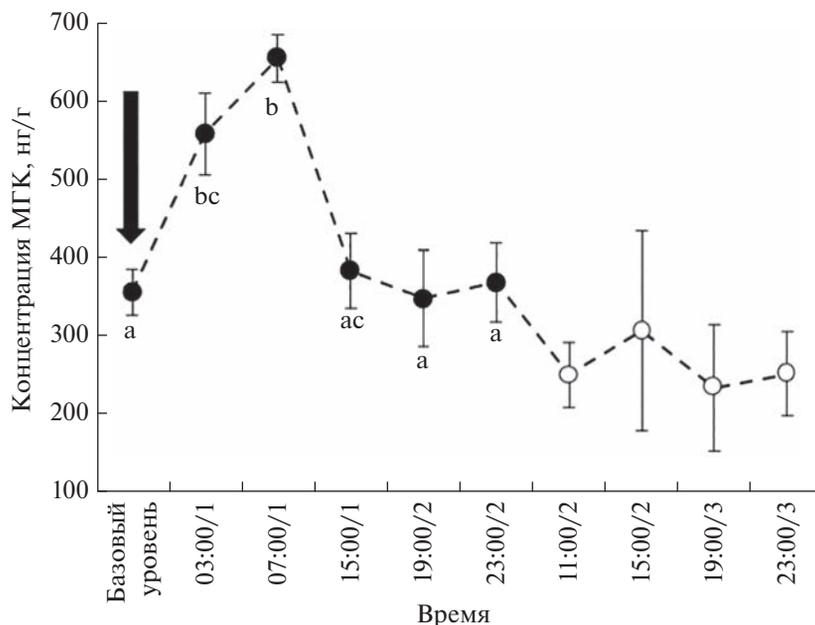


Рис. 1. Динамика уровня МКГ (среднее \pm ошибка среднего) после стрессового воздействия на песчанок в полевых условиях. Черными кружками обозначены пробы за первые сутки после стрессового воздействия (стрелка вниз), использованные в дисперсионном анализе (АНОВА для связанных данных). Одинаковые латинские буквы показывают отсутствие значимых различий ($p > 0.05$, тест Тьюки). Базовый уровень – пробы, взятые около 22:00 до начала манипуляций с песчанками. Цифры после временных интервалов показывают порядковый номер суток опыта.

ла незначительно, оставаясь примерно на одном уровне – около 400 нг/г. После инъекции АКТГ произошел резкий подъем концентрации (примерно в два раза) с двумя пиками – в пробах, взятых через 4 часа (в 19:00) и 16 часов (в 07:00 следующего дня), – и небольшим спадом между ними. К базовому уровню концентрация МКГ вернулась лишь через сутки после инъекции.

Дисперсионный анализ для связанных измерений (АНОВА) для восьмичасовых интервалов показал, что концентрация МКГ значимо варьировала на протяжении суток после инъекции (между первым интервалом – 07:00–15:00, до введения АКТГ, и последним – 15:00–23:00, через сутки после инъекции; $F_{3,24} = 5.1$, $p = 0.007$, рис. 2б). При этом концентрации МКГ в интервалах 15:00–23:00 и 23:00–07:00 после инъекции (через 4–8 и 12–16 часов, соответственно) были выше, чем концентрация МКГ до инъекции (07:00–15:00, тест Тьюки, различия близки к значимым: $p = 0.06$ в обоих случаях, рис. 2б) и через сутки после инъекции (15:00–23:00 на следующий день, различия значимы: $p = 0.04$ в обоих случаях), но не различались между собой ($p = 1.0$, рис. 2б).

Сравнение концентраций в одинаковое время суток (15:00–23:00) за день до инъекции АКТГ, в день инъекции и через сутки после инъекции показало значимые различия (АНОВА для связанных данных: $F_{2,16} = 5.4$, $p = 0.02$). Концентрация МКГ после введения АКТГ была значимо вы-

ше, чем в то же время суток за день до инъекции и на следующий день после инъекции (тест Тьюки: $p = 0.04$ и 0.02 , соответственно). Различий в концентрациях за день до инъекции и через сутки после инъекции не обнаружено (тест Тьюки: $p = 0.9$). Таким образом, подъем концентрации МКГ после инъекции АКТГ (рис. 2) очевидно не связан с суточными колебаниями уровня гормонов.

У контрольных песчанок, получивших вместо АКТГ инъекцию физраствора, заметных колебаний уровня МКГ на протяжении трех суток не обнаружено. Концентрация МКГ у песчанок, получивших инъекцию АКТГ, была значимо выше в интервале с 15:00 до 23:00 после инъекции, чем у контрольных (тест Стьюдента: $t = 2.8$, $p = 0.03$, рис. 3). Судя по нетрансформированным данным, уровень МКГ у песчанок из контрольной группы был ниже более чем в два раза по сравнению с аналогичным показателем у песчанок из опытной группы (329.6 и 810.7 нг/г, соответственно). Таким образом, подъем концентрации МКГ после инъекции АКТГ не связан с возможным стрессом в результате манипуляций со зверьком. В целом, можно заключить, что подъем уровня МКГ адекватно отражает повышение ГК в крови песчанок в ответ на действие АКТГ, т.е. служит надежным индикатором стресса.

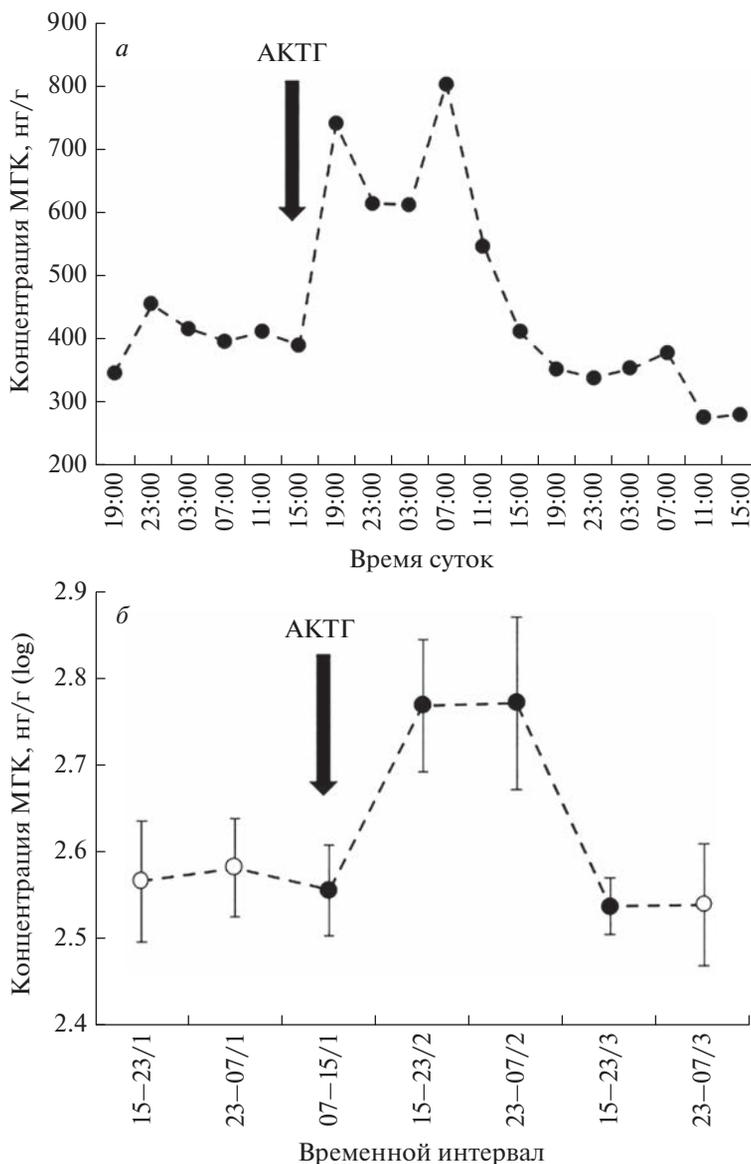


Рис. 2. Динамика концентрации МКГ в фекалиях песчанок в АКТГ-тесте: *a* – исходные, не трансформированные средние значения за каждый четырехчасовой интервал за трое суток; *b* – логарифмированные средние значения (\pm ошибка среднего) для восьмичасовых интервалов (исключены периоды, в которых не для всех животных получены пробы за восьмичасовой интервал: с 11:00 до 19:00 во вторые и третьи сутки опыта). Черные кружки обозначают интервалы, использованные в дисперсионном анализе (АНОВА) для сравнения концентраций МКГ до и после инъекции АКТГ. Цифры после временных интервалов показывают порядковый номер суток опыта.

ОБСУЖДЕНИЕ

Несмотря на то, что аналитическая характеристика пула метаболитов глюкокортикоидов в фекалиях полуденной песчанки не проводилась (Palme, 2019), биологический и физиологический методы валидации показали пригодность коммерческих наборов для определения кортизола в сыворотке для измерения уровня МКГ и позволили получить биологически значимую информацию, касающуюся активности ГГНС полуденных песчанок. Оба метода показали схожие

результаты, а эффективность биологической валидации оказалась не хуже физиологического метода, который считают, как правило, более надежным. Учитывая низкую инвазивность биологического метода, это расширяет возможности его применения.

Уровень МКГ в течение суток, предшествующих инъекции АКТГ (около 400 нг/г, рис. 2*a*), был относительно стабильным и сравним с концентрацией МКГ в природной популяции (около 350 нг/г, рис. 1). Это говорит о том, что концентрация МКГ до инъекции хорошо отражает базо-

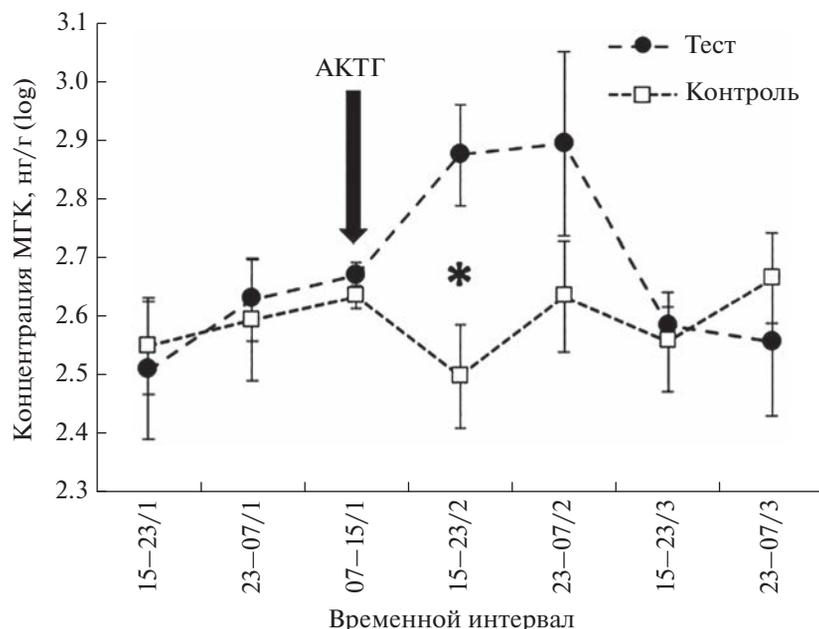


Рис. 3. Динамика концентрации МГК (среднее \pm ошибка среднего, логарифмированные данные) у контрольных песчанок (инъекция физраствора) и опытных (инъекция АКТГ). Звездочкой показаны значимые различия (тест Стьюдента). Цифры после временных интервалов показывают порядковый номер суток опыта.

вый уровень стресса, а манипуляции с песчанками, предшествующие АКТГ-тесту, не оказывали существенного стрессорного воздействия. Более того, мы не обнаружили эффекта инъекции физраствора на уровень МГК в фекалиях. Сама по себе инъекция может быть стрессовым фактором, повышая уровень МГК, что затрудняет интерпретацию результатов физиологической валидации неинвазивной оценки уровня стресса (Palme, 2019; Navarro-Castilla et al., 2021). Отсутствие ответа на инъекцию как таковую в наших экспериментах подтверждает тот факт, что краткосрочный стресс не вносит существенных изменений в уровень МГК, который, таким образом, отражает сглаженный, базовый уровень ГК, т.е. стресса (Touma, Palme, 2005). Это повышает валидность результатов проведенного нами АКТГ-теста для полуденной песчанки, позволяя тем самым оценивать долговременный уровень стресса в природных популяциях, что очень важно для такого рода исследований (Touma, Palme, 2005; Palme, 2019).

Скачок концентрации МГК в обоих тестах произошел (с учетом разрешающей способности экспериментов) примерно через одинаковое время: через 5 часов в биологическом и через 4 часа в физиологическом. Это указывает на то, что концентрация МГК в фекалиях сходно отражает скорость ответа ГГНС, как на стрессорные манипуляции, так и на введение АКТГ, непосредственно стимулирующее выброс ГК в кровь.

Пиковые значения превышали изначальные примерно в два раза в обоих тестах, что соответствует подъему концентрации МГК в 2–3.5 раза, признанному валидным для АКТГ-теста у других видов песчанок (St. Juliana et al., 2014, 2019; Navarro-Castilla et al., 2021). Различия в динамике концентраций МГК между биологическим и физиологическим тестами проявляются во временных параметрах пиковых значений: после манипуляций с песчанками в поле пик наступал позже (через 9 часов) и был один, тогда как АКТГ-тест вызывал два пика: через 4 и 16 часов. Два пика в АКТГ-тесте отражают межиндивидуальную изменчивость в скорости ответа: у других песчанок достижение пика варьировало в пределах одного вида от 6 до 24 часов (*Gerbillus gerbillus*) (Navarro-Castilla et al., 2021), а у *G. andersoni* от 6 до 9 часов (St. Juliana et al., 2014, 2019). Возвращение на базовый уровень у полуденных песчанок происходило уже через сутки в обоих тестах, тогда как у песчанок рода *Gerbillus* — только через трое суток. Таким образом, полуденные песчанки, по сравнению с песчанками рода *Gerbillus*, демонстрируют сходную по силе, но более быструю динамику как скорости ответа на стрессор, так и скорости возвращения на исходный уровень. Можно предположить, что такая стресс-реактивность — это видовая особенность полуденных песчанок, которая согласуется с их высокой поведенческой реактивностью (Гольцман и др., 1994).

БЛАГОДАРНОСТИ

Благодарим Р. Палме, С.В. Найдено, К.А. Роговина и Е. Кузнецову за консультации, А. Богатчук и П. Ключникову за помощь в подготовке образцов и проведении иммуноферментного анализа, а также всех коллег, принимавших участие в сборе материала.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФ (грант № 22-14-00223, <https://rscf.ru/project/22-14-00223/>).

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы использования животных в экспериментах и условия ухода за ними были соблюдены. Все экспериментальные процедуры с животными были одобрены Комиссией по биоэтике ИПЭЭ РАН (протокол № 58).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что какой-либо конфликт интересов отсутствует.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Герлинская Л.А., Мошкин М.П., Евсиков В.И., 1993. Методические подходы к оценке стрессированности диких млекопитающих // Экология. № 1. С. 97–100.
- Гольцман М.Е., Попов С.В., Чабовский А.В., Борисова Н.Г., 1994. Синдром социальности. Сравнительное исследование поведения песчанок // Журнал общей биологии. Т. 55. № 1. С. 49–69.
- Иванов Е.А., Сидорчук Н.В., Рожнов В.В., Найдено С.В., 2014. Неинвазивная оценка активности гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой системы у дальневосточного леопарда // Доклады Академии наук. Т. 456. № 5. С. 622–622.
- Колосова И.Е., Роговин К.А., Мошкин М.П., 2008. Возможность и ограничения неинвазивной оценки уровня стресса на основе определения глюкокортикоидов в фекалиях большой песчанки (*Rhombomys opimus*) // Зоологический журнал. Т. 87. № 1. С. 104–113.
- Павлова Е.В., Найдено С.В., 2008. Неинвазивный мониторинг глюкокортикоидов в экскрементах дальневосточного лесного кота (*Prionailurus bengalensis euptilurus*) // Зоологический журнал. Т. 87. № 11. С. 1375–1381.
- Селье Г., 1960. Очерки об адаптационном синдроме. М.: Медгиз. 254 с.
- Суркова Е.Н., Кулик А.А., Кузнецова Е.В., Базыкина С.Г., Савинецкая Л.Е., Чабовский А.В., 2022. Черные земли Калмыкии: пустыня возвращается? // Природа. № 8. С. 13–20.
- Чабовский А.В., Суркова Е.Н., Савинецкая Л.Е., Кулик А.А., 2023. Расширение ареала и особенности популяции на волне расселения: пример полуденной песчанки (*Meriones meridianus* Pallas 1773, Muridae, Rodentia) в Калмыкии // Зоологический журнал. Т. 103. № 4. С. 443–452.
- Шилов И.А., 1984. Стресс как экологическое явление // Зоологический журнал. Т. 63. № 6. С. 805–812.
- Щупанов Н.А., 1987. Универсальная живоловка для мелких млекопитающих // Зоологический журнал. Т. 66. № 5. С. 759–761.
- Abelson K.S., Kalliokoski O., Teilmann A.C., Hau J., 2016. Applicability of commercially available ELISA kits for the quantification of faecal immunoreactive corticosterone metabolites in mice // In Vivo. V. 30. № 6. P. 739–744.
- Boonstra R., Boag P.T., 1992. Spring declines in *Microtus pennsylvanicus* and the role of steroid hormones // Journal of Animal Ecology. № 61. P. 339–352.
- Chen H., Yao H., Yang W., Fan P., Xiang Z., 2017. Assessing the utility of urinary and fecal cortisol as an indicator of stress in golden snub-nosed monkeys (*Rhinopithecus roxellana*) // PeerJ. V. 5. P. e3648.
- Christian J.J., 1950. The adreno-pituitary system and population cycles in mammals // Journal of Mammalogy. № 31. P. 247–259.
- Chuang A., Peterson C.R., 2016. Expanding population edges: theories, traits, and trade-offs // Global change biology. V. 22. № 2. P. 494–512.
- Clobert J., Le Galliard J.F., Cote J., Meylan S., Massot M., 2009. Informed dispersal, heterogeneity in animal dispersal syndromes and the dynamics of spatially structured populations // Ecology letters. V. 12. № 3. P. 197–209.
- Cote J., Clobert J., Brodin T., Fogarty S., Sih A., 2010. Personality-dependent dispersal: characterization, ontogeny and consequences for spatially structured populations // Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences. V. 365. № 1560. P. 4065–4076.
- Creel S., Dantzer B., Goymann W., Rubenstein D.R., 2013. The ecology of stress: effects of the social environment // Functional ecology. V. 27. № 1. P. 66–80.
- Fanson K.V., Best E.C., Bunce A. et al., 2017. One size does not fit all: monitoring faecal glucocorticoid metabolites in marsupials // General and Comparative Endocrinology. V. 244. P. 146–156.
- Goymann W., Mostl E., Van't Hof T., East M.L., Hofer H., 1999. Noninvasive fecal monitoring of glucocorticoids in spotted hyenas, *Crocuta crocuta* // General and comparative endocrinology. V. 114. № 3. P. 340–348.
- Josserand R., Dupoué A., Agostini S., Haussy C., Le Galliard J.F., Meylan S., 2017. Habitat degradation increases stress-hormone levels during the breeding season, and decreases survival and reproduction in adult common lizards // Oecologia. № 18. P. 75–86.
- Koolhaas J.M. et al., 1999. Coping styles in animals: current status in behavior and stress-physiology // Neuroscience & Biobehavioral Reviews. T. 23. № 7. P. 925–935.
- Kretzschmar P., Gansloßer U., Dehnhard M., 2004. The development of a non-invasive method to analyse the effect of season, mating behavior and fighting on gonadal activity of male white rhinoceros (*Ceratotherium simum simum*) in South Africa // Hormones and Behavior. № 45. P. 1–9.
- Kuznetsov V.A., Tchabovsky A.V., Kolosova I.E., Moshkin M.P., 2004. Effect of habitat type and population density on the stress level of midday gerbils (*Meriones meridianus* Pall.) in free-living populations // Biology Bulletin. V. 31. № 6. P. 749–754.

- Möstl E., Palme R., 2002. Hormones as indicators of stress // Domestic animals endocrinology. V. 23. № 1. P. 67–74.
- Navarro-Castilla Á., Garrido M., Hawlena H., Barja J., 2021. Non-invasive monitoring of adrenocortical activity in three sympatric desert gerbil species // Animals. V. 11. № 1. P. 75.
- Novikov E., Moshkin M., 1998. Sexual maturation, adrenocortical function and population density of red-backed vole, *Clethrionomys rutilus* (Pall.) // Mammalia. № 62. P. 529–540.
- Palme R., 2019. Non-invasive measurement of glucocorticoids: Advances and problems // Physiology & behavior. № 199. P. 229–243.
- Palme R., Rettenbacher S., Touma C., El-Bahr S.M., Mostl E., 2005. Stress hormones in mammals and birds. Comparative aspect regarding metabolism, excretion, and non-invasive measurement in fecal samples // Annals of the New York Academy of Sciences journal. V. 1040. № 1. P. 162–171.
- Palme R., Touma C., Arias N., Dominchin M.F., Lepschy M., 2013. Steroid extraction: get the best out of faecal samples // Wiener Tierärztliche Monatsschrift. № 100. P. 238–246.
- Shang G., Du S., Yang Y., Wu Y., Cao Y., Bian J., 2022. Is negative density-dependent reproduction regulated by density-induced stress in root voles? Two field experiments // Ecology and Evolution. V. 12. № 5. P. e8927.
- St. Juliana J.R., Khokhlova I.S., Wielebnowski N., Kotler B.P., Krasnov B.R., 2014. Ectoparasitism and stress hormones: Strategy of host exploitation, common host–parasite history and energetics matter // Journal of Animal Ecology. № 83. P. 1113–1123.
- St. Juliana J.R., Bryant J.L., Wielebnowski N., Kotler B.P., 2019. Physiological validation of a non-invasive method to evaluate adrenocortical activity and the time course for the excretion of stress hormones in the feces of three species of desert gerbils // Israel Journal of Ecology and Evolution. № 65. P. 21–27.
- Stead S.K., Meltzer D.G.A., Palme R., 2000. The measurement of glucocorticoid concentrations in the serum and faeces of captive African elephants (*Loxodonta africana*) after ACTH stimulation: research communication // Journal of the South African Veterinary Association. V. 71. № 3. P. 192–196.
- Surkova E., Popov S., Tchabovsky A., 2019. Rodent burrow network dynamics under human-induced landscape transformation from desert to steppe in Kalmykian rangelands // Integrative Zoology. V. 14. № 4. P. 410–420.
- Tchabovsky A.V., Savinetskaya L.E., Surkova E.N., Ovchinnikova N.L., Kshnyasev I.A., 2016. Delayed threshold response of a rodent population to human-induced landscape change // Oecologia. № 182. P. 1075–1082.
- Tchabovsky A., Savinetskaya L., Surkova E., 2019. Breeding versus survival: proximate causes of abrupt population decline under environmental change in a desert rodent, the midday gerbil (*Meriones meridianus*) // Integrative Zoology. V. 14. № 4. P. 366–375.
- Touma C., Palme R., 2005. Measuring fecal glucocorticoid metabolites in mammals and birds: the importance of validation // Annals of the New York Academy of Sciences. V. 1046. № 1. P. 54–74.

VALIDATION OF A METHOD FOR MEASURING THE FECAL GLUCOCORTICOID METABOLITES IN THE MIDDAY GERBIL (*MERIONES MERIDIANUS* PALLAS 1773, MURIDAE, RODENTIA): BIOLOGICAL AND PHYSIOLOGICAL APPROACHES

E. N. Surkova¹, *, L. E. Savinetskaya¹, A. V. Tchabovsky¹

¹A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia

*e-mail: immaly@yandex.ru

Estimating the level of stress in natural populations opens the opportunities for studying various populational processes, including population dynamics, range expansions, and colonization. Over two last decades, methods for a non-invasive assay of the glucocorticoid levels have been actively developed and widely implemented in various biological fields. They are most suitable for assessing long-term stress, but require a validation procedure for each new animal species studied. We have conducted a biological and physiological validation of a non-invasive method for the determination of fecal glucocorticoid metabolites (FGM) in the Midday gerbil, *Meriones meridianus*. Both methods showed a significant increase in the concentration of FGM after a similar time after manipulations (4–5 h after the stressful procedures or the administration of ACTH), and peak values were twice the baseline. Saline injection (control group) did not cause a significant increase in FGM concentration, this confirming that the non-invasive measuring a smoothed level of FGM is more suitable for assessing a long-term stress, in contrast to the assay of glucocorticoids in the blood. The biological validation was as effective as ACTG-test, which is commonly considered more reliable. Given the low invasiveness of the biological method, this expands the possibilities for its application.

This research was supported by the Russian Science Foundation (project number 22-14-00223, <https://rscf.ru/project/22-14-00223/>).

Keywords: rodent, physiology, stress, non-invasive study