### СОДЕРЖАНИЕ

### Том 100, номер 2, 2021

Возрастная динамика гельминтофауны серебристых чаек (Larus argentatus) Кольского залива Баренцева моря	
В. В. Куклин, М. М. Куклина	123
Кальцеолы — антеннальные сенсорные органы амфипод (Crustacea, Amphipoda, Gammaridea) озера Байкал	
И. В. Механикова	134
Особенности изменений структуры планктона пелагиали горного озера при увеличении плотности рыб летом и осенью	
А.В.Крылов, А.О.Айрапетян, Д.Б.Косолапов, Е.Г.Сахарова, Н.Г.Косолапова, Р.З.Сабитова, М.И.Малин, И.П.Малина, Ю.В.Герасимов, А.А.Овсепян, Л.Р.Гамбарян, А.С.Мамян, С.Э.Болотов, А.И.Цветков, С.А.Акопян, С.А.Поддубный, Б.К.Габриелян	147
Roncus ladestani sp. n. and Roncus pecmliniensis sp. n., two new Pseudoscorpions (Pseudoscorpiones, Neobisiidae) from Croatia and Bosnia and Herzegovina, respectively	
B. P. M. Ćurčić, T. Rađa, R. N. Dimitrijević, N. B. Ćurčić, and S. B. Ćurčić	159
Two new species of oribatid mites (Acari, Oribatida) from Malaysia	
S. G. Ermilov, S. Kalúz	170
Новый род и новые виды семейства Kinnaridae (Cicadina) из Индии и Ирана	
А. Ф. Емельянов	186
Влияние рыб на эффективность передачи углерода, полиненасыщенных жирных кислот и биогенных элементов от фитопланктона к зоопланктону в эвтрофных условиях	
И. Ю. Фенева, Е. Г. Сахарова, М. И. Гладышев, Н. Н. Сущик, З. И. Горелышева, М. Карпович	194
Биология и экология чечетки ( <i>Acanthis flammea</i> sensu lato, Passeriformes, Fringillidae) на Ямале и в Приобской лесотундре	
В. Н. Рыжановский, В. К. Рябицев	209
Маркировочная деятельность лося (Alces alces) в Центральной Якутии	
А. В. Аргунов	220
Потопуличи	
Потери науки	
К столетию со дня рождения Н.Н. Карташева	
К. В. Авилова	227
Памяти профессора Людвика Томялойца (1939—2020)	
Н. С. Морозов	234

### **Contents**

### Volume 100, No 2, 2021

Age Dynamics of the Helminth Fauna of the Herring Gull ( <i>Larus argentatus</i> ) in the Kola Bay, Barents Sea V. V. Kuklin, M. M. Kuklina	123
Calceoli, the Antennal Sensory Organs of Amphipods (Crustacea, Amphipoda, Gammaridea) from Lake Baikal  I. V. Mekhanikova	134
Features of Structural Changes in the Plankton Community of an Alpine Lake with Increasing Fish Density in Summer And Autumn  A. V. Krylov, A. O. Hayrapetyan, D. B. Kosolapov, E. G. Sakharova, N. G. Kosolapova, R. Z. Sabitova, M. I. Malin, I. P. Malina, Yu. V. Gerasimov, A. A. Hovsepyan, L. R. Gambaryan, A. S. Mamyan, S. E. Bolotov, A. I. Tsvetkov, S. A. Hakobyan, S. A. Poddudny, B. K. Gabrielyan	147
Roncus ladestani sp. n. and Roncus pecmliniensis sp. n., two new Pseudoscorpions (Pseudoscorpiones, Neobisiidae) from Croatia and Bosnia and Herzegovina, respectively B. P. M. Ćurčić, T. Rađa, R. N. Dimitrijević, N. B. Ćurčić, and S. B. Ćurčić	159
Two new species of oribatid mites (Acari, Oribatida) from Malaysia S. G. Ermilov, S. Kalúz	170
A New Genus and Two New Species of the Family Kinnaridae (Cicadina) from Iran or India  A. F. Emeljanov	186
Effects of Fish on the Transfer Efficiency of Carbon, Pufa and Nutrients from Phytoplankton to Zooplankton under Eutrophic Conditions  I. Yu. Feniova, E. G. Sakharova, M. I. Gladyshev, N. N. Sushchik,	
Z. I. Gorelysheva, M. Karpowicz  Biology and Ecology of the Redpoll (Acanthis flammea sensu lato, Passeriformes,	194
Fringillidae) on the Yamal Peninsula and in the Near-ob Forested Tundra V. N. Ryzhanovskiy, V. K. Ryabitsev	209
Moose (Alces alces) Marking Activities in Central Yakutia  A. V. Argunov	220
Obituary	
On the occasion of the centenary of the birth of N.N. Kartashov <i>K. V. Avilova</i>	227
In memory of Professor Ludwik Tomiałojć (1939–2020)  N. S. Morozov	234

УЛК 576.895.1:598.2

## ВОЗРАСТНАЯ ДИНАМИКА ГЕЛЬМИНТОФАУНЫ СЕРЕБРИСТЫХ ЧАЕК (LARUS ARGENTATUS) КОЛЬСКОГО ЗАЛИВА БАРЕНЦЕВА МОРЯ

© 2021 г. В. В. Куклин<sup>а, \*</sup>, М. М. Куклина<sup>а</sup>

<sup>a</sup> Мурманский морской биологический институт РАН, Мурманск, 183010 Россия
\*e-mail: VV\_Kuklin@mail.ru
Поступила в редакцию 25.11.2019 г.
После доработки 19.12.2019 г.
Принята к публикации 05.01.2020 г.

Представлены результаты исследования возрастных изменений гельминтофауны серебристых чаек (Larus argentatus) в Кольском заливе Баренцева моря. Изучена фауна паразитических червей у нелетающих птенцов (15 видов) и взрослых птиц (20 видов) в июне, а также у слетков (22 вида) и взрослых птиц (13 видов) в сентябре. 9 видов гельминтов отмечены у всех групп птиц. У птенцов отсутствуют паразиты, циркулирующие в пресноводных экосистемах, а также виды, жизненные циклы которых реализуются в морских прибрежных экосистемах при участии в качестве промежуточных хозяев беспозвоночных с твердыми покровами. При этом для птенцов характерна инвазия некоторыми неспецифичными гельминтами, которые обычно паразитируют у других птиц, но не встречаются у взрослых чаек. У слетков, перешедших к самостоятельному питанию, отмечено наибольшее разнообразие гельминтофауны - в ее состав входят практически все виды, найденные у взрослых птиц, а также некоторые "детские" паразиты. В качестве наиболее вероятных причин обнаруженных различий выделены раздельный сбор кормов чайками-родителями для себя и для птенцов, низкая резистентность молодых птиц к инвазии неспецифичными гельминтами, различная эффективность добычи кормов слетками и взрослыми птицами и различная сезонная доступность некоторых пищевых объектов. Установлено, что на состав и динамику гельминтофауны чаек разного возраста определенное влияние может оказывать использование птицами пищевых отбросов.

*Ключевые слова:* гельминты, серебристая чайка, Кольский залив, питание, жизненные циклы **DOI:** 10.31857/S0044513421020239

Возрастная динамика гельминтофауны — один из важнейших аспектов экологической паразитологии, изучению которого уделяется пристальное внимание. Результаты исследований, охватывающих разные группы животных, неоднократно подтверждали, что их гельминтофауна с увеличением возраста претерпевает ряд закономерных изменений, обусловленных влиянием многих факторов — экологии питания молодых и взрослых особей, особенностей морфологии, физиологии и поведения животных разного возраста, физико-географических условий в районах размножения.

Ряд работ был посвящен анализу возрастных изменений паразитофауны северных морских птиц — толстоклювой кайры на Новой Земле (Марков, 1937), нескольких видов чаек и гаг на Восточном Мурмане (Белопольская, 1952; Куклин, 2013), обыкновенной гаги в Кандалакшском заливе Белого моря (Кулачкова, 1958), сизой чайки в Северной Норвегии (Вакке, 1972, 1985), серебристой чайки в Северной Атлантике (Threlfall, 1967, 1968). Выводы авторов в целом согласуются

с классическими закономерностями — разнообразие гельминтофауны и значения количественных показателей заражения с возрастом хозяев увеличиваются, динамика состава паразитов напрямую зависит от различий в экологии птенцов и взрослых особей, а переход молодых птиц к самостоятельному питанию приводит к быстрому выравниванию практически всех параметров инвазии (Быховская-Павловская, 1962, 1967).

Большинство исследований проводилось в природных популяциях, а птицы для питания и выкармливания птенцов использовали традиционную кормовую базу. В последние же десятилетия в рационе многих морских птиц (прежде всего крупных чаек) заметно возросла доля пищевых отходов, причем не только у представителей из "городских популяций", но и у тех, которые гнездятся на определенном отдалении от антропогенных ландшафтов — в частности, на островах Кольского залива (Горяев и др., 2011). Наряду с этим чайки продолжают добывать и потреблять корма в морских и в пресноводных биоценозах. Соответственно, птицы используют пищевые

объекты как природного, так и антропогенного происхождения и для выкармливания потомства.

По этим причинам в районах гнездования серебристых чаек на островах Кольского залива в настоящее время сложилась уникальная комбинация экологических условий — относительно низкий уровень беспокойства, обширная и богато населенная литораль и близость урбанизированной территории. Указанные обстоятельства не могли не повлиять на экологию чаек в сезон размножения и, соответственно, не отразиться на возрастной динамике паразитофауны птиц.

Цель исследования — изучение возрастных изменений гельминтофауны серебристых чаек Кольского залива и анализ особенностей заражения птиц с учетом влияния экологических и сезонных факторов.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал был собран в северной части Кольского залива в гнездовых колониях серебристых чаек на островах Зеленый и Медвежий в июне и сентябре 2015 г. За указанный период обследовано 26 нелетающих птенцов 2—3-недельного возраста, 31 взрослая птица (22 — в июне, 9 — в сентябре) и 20 слетков. Камеральный анализ материала после его предварительной заморозки проводилась в лаборатории Мурманского морского биологического института.

Для вскрытия птиц и первичной обработки органов и тканей использовались общепринятые паразитологические методики (Дубинина, 1971; Галактионов и др., 1997). При обследовании содержимого пищеварительного тракта и желчного пузыря применялся метод последовательных "взмучиваний-сливов", остальных органов — компрессорный способ (сдавливание тканей между двумя стеклами). Поиск и извлечение гельминтов проводились под бинокуляром "Leica EZ4D".

Найденные трематоды, цестоды и скребни фиксировались 70% этанолом, впоследствии из них были изготовлены тотальные препараты, окрашенные муцикармином (Куклин, 2013а). Нематод фиксировали раствором Барбагалло, а перед определением просветляли в 10% растворе глицерина. Анализ морфологии гельминтов, необходимый для их идентификации, проведен с использованием светового микроскопа "Мик-Мед-2".

Для каждого из обнаруженных видов гельминтов определены количественные параметры заражения — экстенсивность инвазии (ЭИ) (отношение количества особей птиц, зараженных паразитом данного вида, к числу птиц в выборке) и индекс обилия (ИО) (отношение общего количества экземпляров гельминтов к общему количе-

ству обследованных птиц). При статистической обработке результатов исследований использовались методы сравнения рассчитанных доверительных интервалов ЭИ и ИО на 5% уровне значимости, достоверность обнаруженных различий по ЭИ в разных группах птиц оценивалась по точному критерию Фишера (F). Для расчетов использована компьютерная программа Quantitative Parasitology 3.0 (Rozsa et al., 2000).

Проведен анализ содержимого желудков чаек и определена относительная встречаемость различных групп кормов. При расчете относительной встречаемости рассчитывалось отношение количества встреч данной группы кормов к сумме встреч всех групп кормов:

$$F_{\text{\tiny OTH}} = \frac{n}{N} \times 100\%,$$

где n — количество встреч данной группы кормов, N — общее количество встреч всех групп кормов.

#### РЕЗУЛЬТАТЫ

У серебристых чаек в районе проведения исследований обнаружено 27 видов гельминтов (11 — трематод, 10 — цестод, 5 — нематод, 1 — скребней). У нелетающих птенцов найдено 15 видов паразитических червей, у слетков — 22 вида, у взрослых птиц в июне — 20 видов, а в сентябре — 13 видов. Данные по видовому составу гельминтофауны и значения количественных параметров инвазии чаек представлены в табл. 1.

9 видов гельминтов отмечены у всех групп птиц, и при этом значения ЭИ и ИО трематодами Cryptocotyle lingua и цестодами Tetrabothrius erostris не имеют статистически достоверных отличий. Исключительно у нелетающих птенцов зарегистрированы единичные случаи заражения трематодами Microphallus pygmaeus и нематодами Streptocara crassicauda. Кроме того, в гельминтофауне птиц этой группы, а также у слетков представлены ленточные черви Arctotaenia tetrabothrioides и скребни *Polymorphus phippsi*, которые отсутствуют у взрослых птиц. В то же время у птенцов в июне не обнаружено ряда паразитов, характерных для всех остальных групп птиц – трематод Microphallus similis и Maritrema arenaria, цестод Alcataenia dominicana и Tetrabothrius cylindraceus. Также для нелетающих птенцов характерны более низкие значения ЭИ трематодами Himasthla larina, Gymnophallus deliciosus и Microphallus piriformes по сравнению со слетками. Величины ЭИ двумя последними видами у птенцов оказались значительно ниже и по сравнению со взрослыми птицами из сентябрьской выборки.

При анализе ЭИ некоторыми видами гельминтов установлено, что в случаях незначительного перекрывания границ доверительных интервалов значение критерия Фишера показывает наличие

Таблица 1. Состав гельминтофауны и показатели заражения серебристых чаек Кольского залива (2015 г.)

Виды гельминтов	Нелетающие птенцы, июнь $(n = 26)$	тенцы, июнь 26)	Взрослые п	Взрослые птицы, июнь $(n = 22)$	Слетки,	Слетки, сентябрь $(n = 20)$	Взрослые пт	Взрослые птицы, сентябрь $(n = 9)$
	ЭИ, %	ИО, экз.	ЭИ, %	ИО, экз.	ЭИ, %	ИО, экз.	ЭИ, %	ИО, экз.
Trematoda Cryptocotyle lingua (Lühe 1899)	61.54 (40.57–79.78)	6.19 (3.08–14.38)	59.09 (36.35–79.30)	59.09 65.41 75.00 (36.35–79.30) (10.00–203.32) (50.89–91.35)	75.00 (50.89–91.35)	21.50 (9.30–63.20)	77.78 (39.99–97.19)	16.67 (3.22–38.67)
Cryptocotyle concavum (Creplin 1825)	I	I	I	I	5.00 (0.12–24.88)	31.65 (0.00–94.95)	I	I
Himasthla larina (Ishkulov et Kuklin 1998)	23.08 (8.97–43.65)	98.47 (49.6–221.0)	31.82 (13.86–54.88)	21.09 (4.73–75.36)	85.00 (62.10–96.80)	193.45 (60.15–471.45)	(39.99–97.19)	476.78 (108.56–1074.22)
Gymnophallus deliciosus (Olsson 1893)	3.85 (0.09–19.64)	0.08 (0.00-0.23)	36.36 (17.19–59.35)	6.82 (3.05–12.95)	45.00 (23.05–68.48)	17.05 (7.75–39.90)	88.89 (51.75–99.72)	20.22 (10.33–32.33)
Microphallus piriformes (Odhner 1905) Galaktionov 1983	7.69 (0.94–25.14)	20.35 (0.00–58.54)	31.82 (13.86–54.88)	170.09 (43.55–452.68)	65.00 (40.78–84.61)	2335.60 (871.10—4632.45)	66.67 (29.92–92.52)	31.82 170.09 65.00 2335.60 66.67 1136.89 (13.86–54.88) (43.55–452.68) (40.78–84.61) (871.10–4632.45) (29.92–92.52) (400.67–2682.67)
Microphallus pygmaeus (Levinsen 1881) Odhner 1905	3.85 (0.09–19.64)	0.58 $(0.00-1.73)$	I	I	I	I	I	I
Microphallus similis (Jaegerskioeld 1900)	I	I	13.64 (2.90–34.92)	0.77 $(0.05-2.18)$	15.00 (3.20–37.90)	30.70 (0.50–138.25)	11.11 (0.28–48.25)	39.00 $(0.00-117.00)$
Maritrema arenaria (Hadley et Castle 1940)	I	I	9.09 (1.12–29.17)	0.45 $(0.00-1.36)$	20.00 (5.73–43.67)	0.55 $(0.10-1.25)$	11.11 (0.28–48.25)	0.78 $(0.00-2.33)$
Plagiorchis laricola (Skrjabin 1924)	I	I	13.64 (2.90–34.92)	3.27 (0.05–10.41)	5.00 (0.12–24.88)	0.10 (0.00-0.30)	I	I
Diplostomum indistinctum (Guberlet 1923)	I	I	13.64 (2.90–34.92)	0.73 $(0.05-3.18)$	15.00 (3.20–37.90)	0.25 $(0.00-0.55)$	I	I
Notocotylus sp.	ı	I	ſ		10.00 (1.23–31.70)	0.25 $(0.00-0.65)$	ſ	I
Cestoda					(		1	ţ
Alcataenia dominicana (Railiet, Henry 1912)	I	I	63.64 (40.65–82.81)	32.45 (16.77–61.27)	20.00 (5.73–43.67)	11.95 (0.30–38.30)	55.56 (21.20–86.31)	$11.67 \\ (1.89 - 38.67)$
Alcataenia larina (Krabbe 1869)	50.00 (29.92–70.08)	12.38 (6.15–24.81)	13.64 (2.90–34.92)	2.32 (0.05–7.77)	15.00 (3.20–37.90)	1.95 (0.45–4.80)	I	I
Arctotaenia tetrabothrioides (Loennberg 1890)	19.23 (6.55–39.36)	15.35 (3.15–42.35)	I	I	5.00 (0.12–24.88)	0.05 $(0.00-0.15)$	I	I
Anomotaenia micracantha micracantha (Krabbe 1869)	I	I	4.55 (0.11–22.85)	0.05 $(0.00-0.14)$	I	I	I	1

Таблица 1. Окончание

Виды гельминтов	Hелетающие птен $(n = 26)$	Нелетающие птенцы, июнь $(n = 26)$	Взрослые п	Взрослые птицы, июнь $(n = 22)$	Слетки, ( <i>n</i> =	Слетки, сентябрь $(n = 20)$	Взрослые пт	Взрослые птицы, сентябрь $(n = 9)$
	ЭИ, %	ИО, экз.	ЭИ, %	ИО, экз.	ЭИ, %	ИО, экз.	ЭИ, %	ИО, экз.
Paricterotaenia porosa (Rudolphi 1810)	ı	I	9.09 (1.12–29.17)	0.32 (0.00-0.91)	I	ı	I	ı
Microsomacanthus ductilis (Linton 1927)	26.92 (11.57–47.79)	26.92 149.23 (11.57–47.79) (13.23–563.23)	59.09 (36.35–79.30)	53.50 (12.73–137.41)	15.00 (3.20–37.90)	1.35 (0.15–5.15)	11.11 (0.28–48.25)	0.44 $(0.00-1.33)$
Wardium cirrosa (Krabbe 1869)	30.77 (14.32–51.79)	7.69 (2.54–17.69)	50.00 (28.22–71.78)	50.00 99.55 (28.22–71.78) (40.55–252.77)	15.00 (3.20–37.90)	25.65 (0.60–111.75)	11.11 (0.28–48.25)	0.11 (0.00–0.33)
Wardium fryei (Mayhew 1925)	11.54 (2.44–30.16)	0.58 $(0.04-2.50)$	45.45 (24.38–67.79)	10.32 (3.18–35.55)	25.00 (8.65–49.11)	63.95 (1.20–313.10)	22.22 (2.81–60.01)	138.89 (0.00–553.56)
Tetrabothrius erostris (Loennberg 1889)	38.46 (20.22–59.43)	3.15 (1.27–6.81)	63.64 (40.65–82.81)	4.73 (2.36–11.77)	40.00 (19.11–63.95)	3.45 (0.90—8.40)	66.67 (29.92–92.52)	$11.11 \\ (1.67 - 38.33)$
Tetrabothrius cylindraceus (Rudolphi 1819)	ı	I	9.09 (1.12–29.17)	0.23 (0.00-0.82)	15.00 (3.20–37.90)	7.50 (0.15–29.80)	22.22 (2.81–60.01)	24.67 (0.00–60.44)
<u>Nematoda</u>								
Anisakis sp. 1	ı	I	4.55 (0.11–22.85)	0.05 (0.00-0.14)	I	I	I	I
Paracuaria adunca (Creplin 1846) Anderson et Wong 1981	30.77 (14.32–51.79)	1.92 (0.65–4.35)	50.00 (28.22–71.78)	3.23 (1.55–6.55)	70.00 (45.72–88.11)	8.20 (4.25–13.85)	66.67 (29.92–92.52)	5.44 (2.67–9.67)
Cosmocephalus obvelatus (Creplin 1825)	ı	I	I	I	5.00 (0.12–24.88)	0.05 $(0.00-0.15)$	I	I
Stegophorus stellaepolaris (Parona 1901)	19.23 (6.55–39.36)	1.38 (0.42–3.19)	4.55 (0.11–22.85)	0.09 (0.00-0.27)	15.00 (3.20–37.90)	0.50 $(0.00-1.20)$	I	I
Streptocara crassicauda (Creplin 1829)	3.85 (0.09–19.64)	0.08 $(0.00-0.23)$	I	I	I	I	I	I
<u>Acanthocephala</u>								
Polymorphus phippsi (Kostylew 1922)	15.38 (4.35–34.87)	0.42 $(0.08-1.38)$	I	_	5.00 (0.12–24.88)	0.05 (0.00–0.15)	-	l
Применания Пля экстенсивности инвазии и инпекса обития в скобказ тривелены знацения нижней и веруней гранин топного 05%-го поверинельного интервала	сти инвазии и иг	я випосезиеть	л еаинп хелуолл	ин винепепе тне	йепупед и йепу	9 отониот пинет	5%-го поверите	ен самении одон н

Примечания. Для экстенсивности инвазии и индекса обилия в скобках приведены значения нижней и верхней границ точного 95%-го доверительного интервала. Прочерк — инвазия отсутствует.

достоверных различий. В частности, более высокой по сравнению с нелетающими птенцами оказалась ЭИ июньских взрослых птиц трематодами G. deliciosus (F=0.00712), цестодами Microsomacanthus ductilis (F=0.03948) и Wardium fryei (F=0.01115), слетков — нематодами Paracuaria Padunca (P0.01632), взрослых птиц сентябрьской выборки — трематодами P1. P1. В свою очередь, согласно значениям критерия Фишера, ЭИ цестодами P1. P2. В свою очередь, согласно значениям критерия Фишера, ЭИ цестодами P3. P4. P4. P5. В свою очередь, согласно значению со взрослыми птицами в июне (P0.01308) и по сравнению со слетками (P0.02723).

Инвазия цестодами Anomotaenia micracantha micracantha и Paricterotaenia porosa, а также нематодами Anisakis sp. отмечена только у взрослых птиц в июне, причем значения ЭИ и ИО указанными паразитами были невысокими. В свою очередь, заражение трематодами Cryptocotyle concavum, Notocotylus sp. и нематодами Cosmocephalus obvelatus (также при незначительных величинах ЭИ и ИО) зарегистрировано лишь у слетков. Статистически достоверные различия между взрослыми птицами июньской выборки и слетками отмечены для ЭИ трематодами *H. larina* — более высокой она оказалась у молодых птиц. Оценка по критерию Фишера показала, что у взрослых птиц в июне ЭИ отдельными видами цестод была выше, чем у слетков (при наличии перекрывания границ доверительных интервалов). Это относится  $\kappa$  A. dominicana (F = 0.00584), M. ductilis (F = = 0.00456) и Wardium cirrosa (F = 0.02321).

При сравнении показателей заражения у слетков и взрослых птиц в сентябре не выявлено случаев полного расхождения границ доверительных интервалов ЭИ гельминтами, зарегистрированными в обеих группах чаек. Использование критерия Фишера позволило установить, что ЭИ трематодами  $G.\ deliciosus$  достоверно выше у взрослых птиц (F=0.04317).

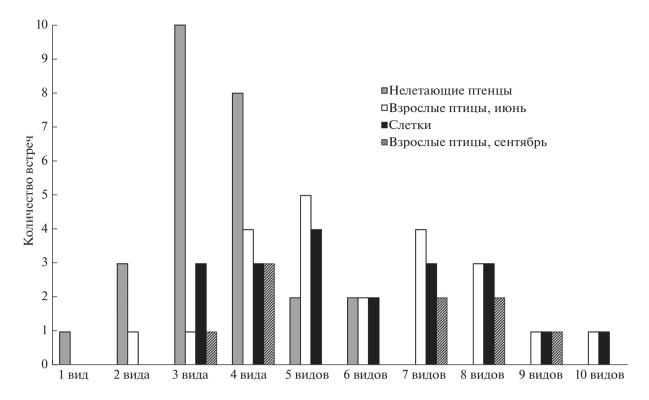
В ходе исследования не обнаружено птиц, свободных от заражения гельминтами. Моноивазия цестодами T. erostris отмечена у одного нелетающего птенца. Количество видов гельминтов у остальных особей чаек варьировало от 2 до 10, причем встречаемость того или иного числа видов паразитов в одной птице имела свои особенности в разных возрастных группах (рис. 1). Почти у каждой особи зарегистрированы присущие только ей видовые комплексы гельминтов, не найденные в таких сочетаниях у других экземпляров. Исключение составили лишь 4-видовой комплекс C. lingua + G. deliciosus + T. erostris + P. adunса, отмеченный у двух взрослых птиц в сентябре, а также 8-видовой комплекс C. lingua + H. larina ++ G. deliciosus + M. piriformes + A. dominicana ++ T. cylindraceus + W. fryei + P. adunca, зарегистрированный у одного слетка и у одной взрослой чайки из сентябрьской выборки.

По результатам анализа содержимого желудков птиц установлено, что в рационе чаек в июне доминировали полихеты, пищевые отходы, двустворчатые моллюски и рыба (табл. 2), а относительная доля этих групп кормов у птенцов и у взрослых птиц была примерно одинаковой. Встречаемость других объектов не превышала 10%. У слетков и взрослых птиц в сентябре в питании преобладали мидии, пищевые отходы и ягоды, но при этом у молодых чаек вдвое ниже была доля рыбных кормов, а у взрослых птиц не отмечены полихеты. В целом наибольшее разнообразие пищевого спектра было характерно для нелетающих птенцов, наименьшее - для взрослых птиц в сентябре. Но необходимо сделать оговорку, что объемы выборок птиц разных групп были неравными, и это обстоятельство могло повлиять на результаты обследования.

#### ОБСУЖДЕНИЕ

Согласно полученным данным, состав гельминтофауны птенцов оказался менее разнообразным, чем у слетков и у взрослых птиц июньской выборки, а значения большинства количественных показателей их заражения были ниже по сравнению с аналогичными параметрами у птиц из указанных групп. В общем плане эти результаты соответствуют постулатам экологической паразитологии, описывающих закономерности возрастной динамики паразитофауны животных (Догель, 1962; Быховская-Павловская, 1967). Однако отдельные качественные и количественные особенности инвазии чаек разного возраста требуют более детального рассмотрения.

У птенцов, в отличие от взрослых птиц из июньской выборки, не обнаружено гельминтов, циркулирующих в пресноводных биоценозах (трематод Plagiorchis laricola и Diplostomum indistinctum, цестод P. porosa), а также морских форм, использующих в качестве промежуточных хозяев литоральных беспозвоночных — трематод M. similis (второй промежуточный хозяин – краб Hyas araneus) и M. arenaria (вторые промежуточные хозяева — усоногие раки Semibalanus balanoides, паратенические - гастроподы р. Nucella) (Успенская, 1963; McCarthy et al., 1999). Отсутствие этих паразитов и более низкие значения ЭИ и ИО трематодами, метацеркарии которых формируются в моллюсках (за исключением H. larina), по всей видимости, объясняются особенностями кормовой стратегии взрослых птиц, добывающих в этот период пищу и для себя, и для потомства (рис. 2). Серебристые чайки в течение первых 3—4 недель после вылупления птенцов вскармливают их в основном мягкой, калорийной и легко усваиваемой пищей, состав которой может варьировать в раз-

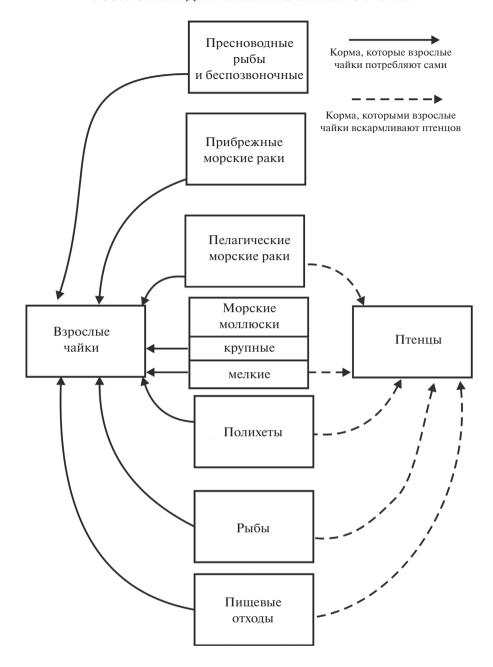


**Рис. 1.** Встречаемость различного числа видов гельминтов в тканях одной особи серебристой чайки (Кольский залив, 2015 г.).

ных регионах в зависимости от доступности (Hillström et al., 1994; Nogales et al., 1995; Steenweg et al., 2011). Более того, появление птенцов служит своеобразным триггером для начала сбора именно такого корма, даже если в предшествующий период чайки предпочитали использовать другие объекты (Spaans, 1971; Pierotti, Annett, 1987). При этом взрослые птицы зачастую отдельно добывают пищу для себя и для птенцов в разных кормовых стациях (Nogales et al., 1995). Скорее всего, именно поэтому для птенцов характерно отсутствие пресноводных паразитов и более низкая зараженность гельминтами, у которых роль промежуточных хозяев играют морские животные с твердыми наружными покровами (крупные моллюски и ракообразные) — они используются

Таблица 2. Состав и относительная встречаемость кормов (%) в желудках серебристых чаек Кольского залива (2015 г.)

		Групп	ы птиц	
Группа кормов	Нелетающие птенцы, июнь	Взрослые особи, июнь	Слетки, сентябрь	Взрослые особи, сентябрь
Рыба	11.43	14.53	10.35	23.53
Полихеты	37.14	34.15	13.79	_
Двустворчатые моллюски	14.29	14.63	31.03	29.40
Гастроподы	5.71	_	_	11.77
Ракообразные	2.86	2.44	_	_
Иглокожие	_	_	3.45	_
Птенцы других птиц	5.71	_	_	_
Мышевидные грызуны	_	2.44	_	_
Наземные членистоногие	2.86	9.76	3.45	_
Ягоды	_	_	10.34	11.77
Пищевые отходы	20.00	21.95	27.59	23.53



**Рис. 2.** Группы кормов, используемых взрослыми серебристыми чайками для самостоятельного потребления и для выкармливания птенцов (Кольский залив, 2015 г.).

лишь в качестве "прикорма", за исключение мелких мидий. В то же время показатели ЭИ и ИО птенцов и взрослых птиц из июньской выборки паразитами, циркуляция которых проходит при участии морских и проходных рыб (трематодами С. lingua, цестодами Т. erostris, нематодами Р. adunca и, возможно, Stegophorus stellaepolaris) не имеют значимых различий. Из гельминтов этой группы в птенцах не обнаружены лишь цестоды Т. cylindraceus и личинки нематод рода Anisakis, но их находки были единичными и у взрослых птиц.

Сложнее поддается трактовке характер заражения молодых и взрослых чаек в июне цестодами рода *Wardium*, пути циркуляции которых на Мурмане достоверно не установлены. Жизненные циклы видов, обнаруженных в ходе нашего исследования, в других регионах реализуются при участии аннелид (Бондаренко, 1997; Greben et al., 2019). В Кольском заливе в течение июня морские полихеты (главным образом *Alitta virens*) играют важную и примерно одинаковую роль в питании птиц всех возрастов (табл. 2), но данных

об их зараженности личинками цестод в указанном районе нет.

Самыми труднообъяснимыми выглядят различия в зараженности птенцов и половозрелых птиц в июне ленточными червями рода Alcataenia. Промежуточные хозяева этих гельминтов в Баренцевом море неизвестны. В северной части Тихого океана цистицеркоиды A. larina были обнаружены у планктонных эвфаузиид Thysanoessa inermis (Shimazu, 1975), а в качестве промежуточных хозяев A. dominicana зарегистрированы литоральные амфиподы Traskorchestia ochotensis, Locustogammarus locustoides и Spinulogammarus ochotensis (Атрашкевич и др., 2005). Если в Баренцевоморском регионе циркуляция указанных цестод происходит по аналогичным схемам, то можно предположить, что при откорме птенцов их родители интенсивнее используют пелагических ракообразных, а прибрежных чаще потребляют сами. Косвенным подтверждением этого может служить более высокое значение ЭИ взрослых птиц гименолепидидами M. ductilis, у которых роль промежуточных хозяев играют литоральные гаммариды (Burt, Jarecka, 1984). При этом точная идентификация остатков ракообразных в желудках птиц часто крайне затруднена из-за их сильного измельчения и высокой скорости переваривания.

У нелетающих птенцов найдено 4 вида гельминтов, отсутствующих у взрослых птиц (см. "Результаты"). Наличие "детских" видов паразитов – одна из характерных черт птиц-полифагов, которая может быть обусловлена особенностями анатомии птенцов (в частности, наличием фабрициевой сумки) (Зехнов, 1947; Быховская-Павловская, 1953; Кириллов, Кириллова, 2013), резкими различиями в рационе молодых и взрослых птиц (Барышева, 1939; Соколова, 1959) или же неспособностью организма птенцов эффективно сопротивляться инвазии неспецифичными гельминтами ввиду недостаточного развития защитных реакций (Белопольская, 1952; Humphrey et al., 1978). Поскольку у птенцов чаек в ювенильных органах гельминтов обнаружено не было, а состав кормов не имел заметных отличий от такового у взрослых птиц, то наиболее вероятным представляется третий вариант трактовки полученных данных. Трематоды *М. рудтаеиз* и скребни *P. phippsi* — обычные и широко распространенные паразиты обыкновенной гаги (Somateria mollissiта), редко достигающие половозрелого состояния в других видах птиц (Белопольская, 1952: Галактионов и др., 1997; Куклин, Куклина, 2005). Специфичными хозяевами цестод A. tetrabothrioides служат различные виды куликов (Юрпалова, Коновалов, 1969; Спасская, Спасский, 1978; Пельгунов, 2019; Ваег, 1956, 1962). При этом половозрелые экземпляры этих червей были обнаружены у бургомистров (Larus hyperboreus) на

Шпицбергене (Куклин, Куклина, 2005), что может служить подтверждением способности паразитов развиваться в неспецифичных хозяевах, резистентность которых ослаблена. Для нематод *S. crassicauda* характерен широкий круг окончательных хозяев, и их отсутствие у других групп чаек, по-видимому, не связано с возрастными особенностями инвазии птиц.

Гельминтофауна слетков чаек оказалась наиболее богатой (табл. 1). Общее разнообразие паразитов самостоятельно питающихся молодых птиц в сентябре во многом идентично таковому у взрослых особей из июньской выборки, а значимые различия количественных параметров инвазии зарегистрированы лишь для 4 видов. Повышение зараженности слетков трематодами *H. lar*іпа, очевидно, связано с увеличением в их рационе относительной доли мидий (табл. 2) вторых промежуточных хозяев указанных гельминтов (Ишкулов, Куклин, 1998). Более низкие значения ЭИ молодых птиц в сентябре цестодами A. dominicana, M. ductilis и W. cirrosa, по всей видимости, объясняется недостаточным развитием у слетков техники добычи подвижных беспозвоночных, которые играют роль промежуточных хозяев этих паразитов (Verbeek, 1977). Кроме того, некоторые объекты становятся менее доступными – в частности, полихеты, у которых к этому времени заканчивается сезон размножения, сопровождающийся их массовым всплытием в верхние слои воды (Chatelain et al., 2008). В то же время у слетков зарегистрированы и единичные случаи заражения "детскими" гельминтами -A. tetrabothrioides и P. phippsi. Возможно, к сентябрю птицы еще не успевают полностью освободиться от долгоживущих взрослых стадий этих паразитов.

Небольшой объем выборки по взрослым серебристым чайкам в сентябре (птицы в это время уже практически не посещают гнездовые территории) затрудняет корректную трактовку данных в плане анализа гельминтофауны молодых и половозрелых особей перед отлетом на зимовку. Однако необходимо отметить высокую ЭИ взрослых чаек в сентябре трематодами G. deliciosus по сравнению и со слетками, и с обеими возрастными группами птиц в июне. Видимо, это объясняется тем, что в осенний период чайки не совершают протяженных перелетов, концентрируясь и добывая корм в основном в узкой прибрежной полосе. Соответственно, возрастает интенсивность потребления птицами литоральных кормов, в том числе и двустворчатых моллюсков - промежуточных хозяев гимнофаллид (Lauckner, 1983).

О том, каким образом на гельминтофауне птиц сказывается потребление ими пищевых отбросов, пока можно сделать лишь предварительные выводы. Пищевые отбросы, как правило, не содер-

жат инвазионных стадий паразитов, которые могут развиваться в чайках (за исключением некоторых отходов первичной обработки свежей рыбы). Поэтому их использование напрямую не влияет на разнообразие гельминтофауны птиц, хотя может отражаться на значениях количественных показателей инвазии отдельными видами паразитов. В то же время при дефиците природных морских кормов в Кольском заливе доступность пищевых отходов на окрестных свалках освобождает взрослых чаек от необходимости добывать пищу для птенцов, например, в пресноводных биоценозах. Этот нюанс может иметь важное значение для объяснения отсутствия у них паразитов с пресноводными жизненными циклами.

Возможно также, что использование пищевых отбросов влияет на химическую среду и активность микрофлоры в желудочно-кишечном тракте птиц. Согласно результатам ряда наблюдений, птенцы, в рационе которых высока доля пищевых отходов, растут медленнее и умирают чаще, чем те, которых родители выкармливают природными кормами — возможно, из-за углеводно-белкового дисбаланса (Pierotti, Annett, 1987, 1990, 1991; Noordhuis, Spaans, 1992). Ослабление организма птенцов при такой диете может способствовать успешному развитию в них неспецифичных паразитов. Но для точного ответа на это вопрос нужны детальные биохимические исследования.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Птенцы серебристых чаек в гнездовых колониях островов Кольского залива в течение не менее 50 дней с момента вылупления в плане питания полностью зависимы от родителей. Следствием этого можно считать тот факт, что птенцы и взрослые чайки имеют 11 общих видов паразитов. Однако в составе гельминтофауны взрослых птиц и нелетающих птенцов имеются и заметные качественные различия. Для птенцов характерны практически полное отсутствие паразитов с пресноводными жизненными циклами, а также низкая зараженность гельминтами, циркулирующими в прибрежных морских экосистемах и использующих в качестве промежуточных хозяев относительно крупных беспозвоночных с твердыми наружными покровами. В то же время у птенцов отмечена инвазия некоторыми паразитами, которые не встречаются у взрослых чаек, но являются обычными компонентами гельминтофауны других птиц (гаг и куликов). Основные причины обнаруженных различий – раздельный сбор кормов взрослыми чайками для себя и для птенцов и слабое развитие иммунной системы молодых птиц. Возможно, что опосредованное влияние на инвазию чаек разных возрастных групп оказывает и использование птицами пищевых отходов. Такая кормовая стратегия, с одной стороны, исключает возможность заражения птенцов многими гельминтами, с другой — вызывает нарушения в физиологии молодых птиц и ослабляет их устойчивость к неспецифичным паразитам.

Переход слетков к самостоятельному питанию приводит к тому, что видовой состав их гельминтофауны становится практически идентичным таковому у взрослых чаек — 17 общих видов со взрослыми птицами из июньской выборки и 13 со взрослыми птицами из сентябрьской выборки. При этом они не успевают полностью освободиться от инвазии некоторыми "детскими" гельминтами. Как следствие, для слетков характерно наибольшее разнообразие паразитов. У молодых птиц по сравнению со взрослыми отмечены высокие значения количественных параметров инвазии гельминтами, использующими в качестве промежуточных хозяев малоподвижных беспозвоночных (мидий), и низкие показатели заражения паразитами, у которых эту роль играют мобильные организмы (ракообразные). Очевидно, эффективность сбора слетками разных групп кормов имеет заметные различия. К тому же к моменту подъема молодых птиц на крыло сезонная доступность ряда пищевых объектов (в частности, морских полихет) уменьшается. Высокие значения ЭИ взрослых птиц в сентябре трематодами G. deliciosus по сравнению со слетками, скорее всего, объясняются более активной и успешной добычей промежуточных хозяев гельминтов (двустворчатых моллюсков) в зоне сублиторали.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках программы исследований по Государственному заданию ММБИ РАН.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Атрашкевич Г.И., Орловская О.М., Регель К.В., Михайлова Е.И., Поспехов В.В., 2005. Паразитические черви животных Тауйской губы // Биологическое разнообразие Тауйской губы Охотского моря. Владивосток: Изд-во Дальнаука. С. 175—251.

*Барышева А.Ф.*, 1939. Паразитофауна серой куропатки (*Perdix perdix*) // Ученые записки ЛГУ. Т. 43, серия биологическая. Вып. 11. С. 67–76.

*Белопольская М.М.*, 1952. Паразитофауна морских водоплавающих птиц // Ученые записки ЛГУ. № 141, серия биологическая. Вып. 28. С. 127—180.

*Бондаренко С.К.*, 1997. Жизненный цикл *Wardium fryei* (Cestoda: Hymenolepididae) // Паразитология. Т. 31. № 2. С. 142–156.

Быховская-Павловская И.Е., 1953. Фауна сосальщиков птиц Западной Сибири и ее динамика // Паразитологический сборник Зоологического института АН СССР. Вып. 15. С. 1—116.

Быховская-Павловская И.Е., 1962. Трематоды птиц фауны СССР: эколого-географический обзор. М., Л.: Изд-во АН СССР. 407 с.

- *Быховская-Павловская И.Е.*, 1967. Развитие экологической паразитологии в СССР // Паразитология. Т. 1. № 5. С. 391-404.
- Галактионов К.В., Куклин В.В., Ишкулов Д.Г., Галкин А.К., Марасаев С.Ф. и др., 1997. К гельминтофауне птиц побережья и островов Восточного Мурмана (Баренцево море) // Экология птиц и тюленей в морях северо-запада России. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН. С. 67—153.
- Горяев Ю.И., Горяева А.А., Татаринкова И.П., 2011. Крупные чайки в антропогенных ландшафтах Западного Мурмана (Кольский полуостров) // Беркут. Т. 20. Вып. 1—2. С. 90—110.
- *Догель В.А.*, 1962. Общая паразитология. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та. 464 с.
- Дубинина М.Н., 1971. Паразитологическое исследование птиц. Л.: Наука. 139 с.
- Зехнов М.И., 1947. Возрастные изменения в зараженности грача (*Corvus frugilegus* L.) эндопаразитами // Зоологический журнал. Т. 26. № 2. С. 133—142.
- *Ишкулов Д.Г., Куклин В.В.*, 1998. К фауне химастлин Восточного Мурмана // Паразитология. Т. 32. № 1. С. 84—94.
- Кириллов А.А., Кириллова Н.Ю., 2013. Трематоды птиц (Aves) Среднего Поволжья. 2. Отряды Plagiorchiida, Renicolida, Strigeida и Shistosomatida // Паразитология. Т. 47. № 2. С. 136—177.
- *Куклин В.В.*, 2013. Гельминтофауна моевки (*Rissa try-dactyla*) Баренцева моря // Зоологический журнал. Т. 92. № 7. С. 781—789.
- Куклин В.В., 2013а. Модифицированная методика изготовления тотальных препаратов паразитических плоских червей // Российский паразитологический журнал. № 4. С. 66–67.
- Куклин В.В., Куклина М.М., 2005. Гельминты птиц Баренцева моря: фауна, экология, влияние на хозяев. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН. 290 с.
- Кулачкова В.Г., 1958. Эколого-фаунистический обзор паразитофауны обыкновенной гаги Кандалакшского залива // Труды Кандалакшского гос. заповедника. Вып. 1. С. 103—159.
- Марков Г.С., 1937. Возрастные изменения паразитофауны Новоземельской кайры // Труды Ленинградского общества естествоиспытателей. Т. 66. Вып. 3. С. 456—465.
- Пельгунов А.Н., 2019. Формирование цестодофауны двух видов куликов рода *Calidris* в местах гнездовий // Зоологический журнал. Т. 98. № 7. С. 725—731.
- Соколова Г.А., 1959. Динамика паразитофауны зяблика (*Fringilla coelebs*) // Вестник ЛГУ. Т. 43, серия биологическая. Вып. 1. С. 83–90.
- Спасская Л.П., Спасский А.А., 1978. Цестоды птиц СССР. Т. 9. Дилепидиды лимнофильных птиц. М.: Наука. 186 с.
- Успенская А.В., 1963. Паразитофауна бентических ракообразных Баренцева моря. М., Л.: Изд-во АН СССР. 128 с.
- Юрпалова Н.М., Коновалов Ю.Н., 1969. Четыре вида дилепидид от куликов Чукотки // Паразиты позвоночных животных. Кишинев: Изд-во Картя Молдовеняскэ. С. 136—145.

- Baer J.G., 1956. Parasitic helminths collected in West Greenland // Meddelelser om Grønland. Bd. 124. № 10. P. 5–55.
- Baer J.G., 1962. Cestoda // The Zoology of Iceland. V. 2. Pt. 12. P. 1–63.
- Bakke T.A., 1972. Studies of the Helminth Fauna of Norway XXII: The common gull, Larus canus L., as final host for Digenea (Platyhelminthes). I. The ecology of the common gull and their infection in relation to season and the gull's habitat, with the distribution of the parasites in the intestine // Norwegian Journal of Zoology. V. 20. P. 165–188.
- Bakke T.A., 1985. Studies of the Helminth Fauna of Norway XL: The common gull, Larus canus L., as final host for Cestoda (Platyhelminthes) // Fauna Norvegica. Serie A. V. 6. P. 42–54.
- Burt M.D.B., Jarecka L., 1984. Studies on the life cycle of *Hymenolepis ductilis* Linton, 1927, and on the ultrastructure of its cystycercoid tegument // Acta Parasitologica Polonica. V. 29. P. 35–42.
- Chatelain E. H., Breton S., Lemieux H., Blier P., 2008. Epitoky in Nereis (Neanthes) virens (Polychaeta: Nereididae): A story about sex and death // Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology. V. 149. I. 1. P. 202–208.
- Greben O., Kudlai O., Kornyushin V.V., 2019. The intermediate host of Wardium cirrosa (Krabbe, 1869) Spassky, 1961 (Cestoda, Cyclophyllidea, Aploparaksidae) in Ukraine // Parasitology Research. V. 118. I. 11. P. 3129—3137.
- Hillström L., Kilpi M., Lindström K., 1994. Diet of Herring Gulls Larus argentatus during chick rearing in the Gulf of Finland // Ornis Fennica. V. 71. I. 3. P. 95–101.
- Humphrey S.R., Courtney C.H., Forrester D.J., 1978. Community ecology of the helminth parasites of the brown pelican // Wilson Bulletin. V. 90. I. 4. P. 587–598.
- Lauckner G., 1983. Diseases of Mollusca: Bivalvia // Diseases of Marine Animals (Kinne O. Eds). Hamburg: Biologische Anstalt Helgoland. V. 2. Ch 13. P. 477–961.
- McCarthy H.O., Irwin S.W.B., Fitzpatrick S.M., 1999. Nucella lapillus as a paratenic host for Maritrema arenaria // Journal of Helminhology. № 73. P. 281–282.
- Nogales M., Zonfrillo B., Monaghan P., 1995. Diet of adult and chick Herring Gulls Larus argentatus argenteus on Alisa Craig, south-west Scotland // Seabirds. V. 17. P. 56–63.
- Noordhuis R., Spaans A.L., 1992. Interspecific competition for food between Herring Larus argentatus and Lesser Blackbacked Gulls Larus fuscus in the Dutch Wadden Sea area // Ardea. V. 80. I. 1. P. 115–132.
- Pierotti R., Annett C., 1987. Reproductive consequences of dietary specialization and switching in an ecological generalist // Foraging behavior. Kamil A.C., Krebs J., Pulliam R. (eds). New York: Plenum Press. P. 417–442.
- Pierotti R., Annett C., 1990. Diet and reproductive performance in seabirds // Bioscience. V. 40. I. 8. P. 568–574.
- Pierotti R., Annett C., 1991. Diet choice in the Herring Gull: constraints imposed by reproductive and ecological factors // Ecology. V. 72. I. 1. P. 319—328.
- Rozsa L., Reiczigel J., Majoros G., 2000. Quantifying parasites in samples of hosts // Journal of Parasitology. V. 86. I. 2. P. 228–232.

- Shimazu T., 1975. Some cestodes and acanthocephalan larvae from euphasiid crustaceans collected in northern North Pacific Ocean // Bulletin of the Japanese Society of Science and Fisheries, V. 41, P. 813–821.
- Spaans A.L., 1971. On the feeding ecology of the Herring Gulls Larus argentatus Pont. on the northern part of the Netherland // Ardea. V. 55. I. 1–2. P. 73–188.
- Steenweg R.J., Ronconi R.A., Leonard M.L., 2011. Seasonal and age-dependent dietary partitioning between Great Black-Backed and Herring Gulls // Condor. V. 113. I. 4. P. 795–805.
- Threlfall W., 1967. Studies on helminths parasites of the herring gull, Larus argentatus Pontopp., in northern Carnaryonshire and Anglesey // Parasitology. V. 57. I. 3. P. 431–453.
- Threlfall W., 1968. Studies on helminths parasites of the American herring gull (*Larus argentatus* Pont.) in Newfoundland // Canadian Journal of Zoology. V. 46. I. 6. P. 1119–1126.
- Verbeek N.A.M., 1977. Comparative feeding behavior of immature and adult herring gulls // Wilson Bulletin. V. 89. I. 3. P. 415–421.

# AGE DYNAMICS OF THE HELMINTH FAUNA OF THE HERRING GULL (*LARUS ARGENTATUS*) IN THE KOLA BAY, BARENTS SEA

V. V. Kuklin<sup>1, \*</sup>, M. M. Kuklina<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Murmansk Marine Biological Institute, Russian Academy of Sciences, Murmansk, 183010 Russia \*e-mail: VV\_Kuklin@mail.ru

The influence of host age on the helminth fauna of the herring gull (*Larus argentatus*) captured in breeding colonies in the Kola Bay, Barents Sea was studied. Birds were grouped into flightless chicks, fledglings, and adults (June and September). 27 helminth species were recorded: 11 trematodes, 10 cestodes, five nematodes, and one acanthocephalan, with 15 worm species found in chicks, 22 species in fledglings, 20 species in adults during June, and 13 species in adults during September. All three bird groups shared nine species of parasitic worms. Chicks lacked the parasites circulating in freshwater ecosystems, as well as species whose life cycles were realized in marine coastal environments with the participation of invertebrates with hard covers as intermediate hosts. The chicks were infested by some nonspecific helminths usually parasitic in other birds, but did not occur in adult gulls. The greatest diversity of the helminth fauna was observed in the fledglings that had switched to independent feeding. Their parasitic fauna included almost all species found in adult birds, as well as some "chick" worms. The most probable reasons for the differences observed between were the gull parents collecting food separately from the chicks, low resistance of young birds to invasions by nonspecific helminths, a varied efficiency of foraging by young and adult birds, and seasonal availability of some food resources. A certain influence on the composition and dynamics of the helminth fauna of gulls differing in age was also revealed in birds capable of using garbage as food.

Keywords: helminths, herring gull, Kola Bay, nutrition, life cycles

УДК 591.185:595.371(282.256.341)

# КАЛЬЦЕОЛЫ – АНТЕННАЛЬНЫЕ СЕНСОРНЫЕ ОРГАНЫ АМФИПОД (CRUSTACEA, AMPHIPODA, GAMMARIDEA) ОЗЕРА БАЙКАЛ

© 2021 г. И. В. Механикова\*

Лимнологический институт СО РАН, Иркутск, 664033 Россия
\*e-mail: irinam@lin.irk.ru
Поступила в редакцию 18.12.2019 г.
После доработки 25.04.2020 г.
Принята к публикации 07.05.2020 г.

Приведен список байкальских эндемичных амфипод с кальцеолами – антеннальными сенсорными органами. Список включает 47 видов и подвидов (13% от общего числа таксонов), относящихся к 6 родам из трех семейств. Наибольшее число таксонов амфипод с кальцеолами зарегистрировано в семействе Gammaridae. Кальцеолы отмечены у всех амфипод из родов Corophiomorphus и Odontogammarus и у трети видов рода Eulimnogammarus. В семействе Micruropodidae только один род Micruropus имеет представителей с кальцеолами. Кальцеолы имеются у двух видов рода Ceratogammarus (семейство Pallaseidae) и у Polyacanthisca calceolata из монотипического рода, отнесенного к этому семейству условно. Среди кальцеольных амфипод Байкала есть мелководные и глубоководные виды, гиганты и карлики, формы, обитающие на разнообразных биотопах и ведущие разный образ жизни. Их объединяет то, что все они подвижные гладкие формы, в основном хорошие пловцы. Большинство кальцеольных видов ведут бентический или нектобентический образ жизни, один вид бентопелагический. Зарывающимся формам рода Місгигориз свойственны горизонтальные и вертикальные миграции. У большинства байкальских амфипод кальцеолы имеются только на жгуте антенны 2, иногда у самцов, иногда у особей обоих полов. Лишь у трех видов кальцеолы присутствуют на обеих парах антенн у самцов и самок: Micruropus wohlii wohlii и M. wohlii platycercus — обитателей мелководья, а также Polyacanthisca calceolata — ультраглубоководного бентопелагобионта. Это активные мигранты, у которых в толщу воды поднимаются половозрелые самцы и самки. На примере нескольких массовых видов показана связь между наличием кальцеолов на антеннах и образом жизни вида. Полученные данные подтверждают мнение о том, что кальцеолы играют важную роль при поиске амфиподами полового партнера и/или спаривании в толще воды.

Ключевые слова: Байкал, амфиподы, экология, сенсорные органы, кальцеолы

**DOI:** 10.31857/S0044513421020240

Кальцеолы относятся к одним из наиболее важных антеннальных сенсорных структур амфипод и самых сложноорганизованных поверхностных рецепторов водных членистоногих (Lincoln, 1985; Halberg, Scog, 2011; Thiel, 2011). Эти микроскопические рецепторы присутствуют на антеннах не всех, а только некоторых видов амфипод (приблизительно у 10% всех известных видов) и только из подотряда Gammaridea. Они могут присутствовать или отсутствовать у близкородственных видов, по-видимому, из сходных местообитаний и со сходным образом жизни. Некоторые роды содержат полностью безкальцеольные виды, другие роды – и виды с кальцеолами, и виды без этих структур (Lincoln, 1979, 1985; Hurley, 1980; Lincoln, Hurley, 1981). Кальцеольные виды встречаются в морских, солоноватых и пресных водоемах, включая подземные, от мелководий до абиссали, в полярных, умеренных и тропических регионах. Среди них есть активные пловцы, зарывающиеся виды и виды, живущие на водорослях (Lincoln, Hurley, 1981; Lincoln, 1985). Из-за большого разнообразия в расположении кальцеолов на антеннах, сложного внешнего и внутреннего строения их иногда принимали не за сенсорные органы (механорецепторы или хеморецепторы), а за несенсорные структуры. Кроме того, кальцеолы не всегда надежно отличаются от эстетасков (Lincoln, Hurley, 1981).

Кальцеолы могут встречаться на члениках жгута обеих пар антенн, но обычно только на антенне 2, иногда у обоих полов, но, как правило, только у самцов. У некоторых видов амфипод они есть и на стержне одной или обеих антенн (Hurley, 1980; Lincoln, 1985). В расположении кальцеолов на антеннах представителей различных семейств выявлены некоторые тренды. Так, у видов из семейства Gammaridae кальцеолы могут быть у

обоих полов, хотя в большинстве случаев только у самцов на антенне 2, в семействе Lysianassidae — в основном у самцов на обеих парах антенн, а у Eusiridae обычно у обоих полов на обеих антеннах (Hurley, 1980; Lincoln, Hurley, 1981). По имеющимся материалам были выделены девять структурных типов кальцеолов. Гаммаридные кальцеолы имеют одну из самых простых структур. Обычно они имеются у самцов, немногочисленны, на одном членике жгута имеется по одному кальцеолу. Как правило, кальцеолы расположены на нижней стороне жгута антенны 1 и верхней стороне жгута антенны 2, размеры кальцеолов варьируют от 20 до 300 мкм (Lincoln, 1979, 1985).

Классификация кальцеолов и выделение девяти их структурных типов с некоторыми исключениями совпадает с классификацией гаммаридных амфипод (Bousfield, 1983; Godfrey et al., 1988). Считается, что семейства, в которых есть представители с кальцеолами, имеют эволюционную близость (Barnard, 1969; Bousfield, 1978; Lincoln, 1979, 1985). Однако присутствие двух типов кальцеолов — мелких гаммареллидных и крупных понтогенеидных у Gammarellus angulosus (Rathke 1843) — показывает, что морфология кальцеолов должна использоваться с осторожностью в классификации высоких таксонов гаммаридных амфипод (Steele, Steele, 1993).

По поводу функций кальцеолов существуют различные мнения. Иногда их роль у самца связывают с улавливанием феромонов рецептивной самки (Dahl et al., 1970) или с определением репродуктивного статуса самки и ее готовности к предкопулятивному спариванию во время прямого химического контакта (Dunn, 1998). По мнению Lincoln (1979), для такого важного аспекта как репродуктивное поведение кальцеолы должны были бы присутствовать у всех амфипод, и для улавливания химических стимулов в водной среде их структура излишне сложна. Амфиподы для этого хорошо оснащены морфологически более простыми органами (эстетаски, микротрихи, органы боковой линии), которые типичны для артропод и в изобилии встречаются на поверхности тела, антеннах и других придатках тела (Steele. Steele, 1993; Platvoet et al., 2007).

В большинстве работ высказывается точка зрения о механорецепторной функции кальцеолов. Форма кальцеолов, напоминающая параболический рефлектор, и их внешняя и внутренняя структуры, изученные с помощью СЭМ и ТЭМ, говорят в пользу того, что это сверхчувствительные микродетекторы вибраций, происходящих в среде обитания. С помощью кальцеолов амфиподы могут улавливать вибрации, производимые животными своего или другого вида, движение хищника или добычи и любые иные волнения в водной среде (Lincoln, Hurley, 1981; Lincoln, 1985;

Godfrey et al., 1988; Steele, Steele, 1993; Bousfield, 2013). Встречаемость кальцеолов преимущественно у самцов, а не самок, подтверждает их важную роль в половом поведении самцов, возможно, они играют роль в близких взаимоотношениях между самцами или между самками и самцами (Lincoln, Hurley, 1981; Steele, Steele, 1993). Очевидно, кальцеолы играют важную роль в половом поведении амфипод, спаривающихся в толще воды (Bousfield, 2013).

Исследование сенсорных структур позволяет лучше понять особенности экологии амфипод, и, наоборот, для понимания функционального значения сенсорных органов необходимы знания биологии, экологии и поведения, которые часто немногочисленны или вообще отсутствуют. Если связь между образом жизни и развитием бимодальных органов боковой линии (микротрихи II) и унимодальных хемосенсорных эстетасков достаточно хорошо прослеживается, то между присутствием и расположением кальцеолов и образом жизни видов она не установлена (Lowry, 1986; Kaufmann, 1994; Platvoet et al., 2007; Halberg, Scog, 2011).

Цель работы — на основании всех накопленных к настоящему времени данных составить список байкальских амфипод с кальцеолами и попытаться установить связь между наличием кальцеолов и образом жизни вида.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

При составлении списка амфипод с кальцеолами были использованы сведения из монографий и статей с таксономическими описаниями байкальских амфипод, где в описаниях видов (но не в родовых или видовых ключах) есть информация о наличии кальцеолов (Dybowsky, 1874; Совинский, 1915; Дорогостайский, 1930; Базикалова, 1937, 1945, 1962; Тахтеев, 1999). Кроме того, изучена работа Hurley (1980) со списком кальцеольных видов амфипод земного шара, включающим 570 видов, из них, с учетом более поздних номенклатурных изменений, 41 вид- байкальский. В списке Hurley (1980) для каждого вида приведена информация о наличии кальцеолов у каждого пола на стержнях и жгутах антенн 1 и 2. Однако в определителях Дыбовского (Dybowsky, 1874), Совинского (1915) и Базикаловой (1945) в описаниях видов с кальцеолами в большинстве случаев не уточняется, присутствуют они у обоих полов или имеются только у самцов. Так как Hurley (1980) не знакомился с коллекциями байкальских амфипод (во введении перечислены лишь использованные публикации), в списке приведены сведения только из указанных выше первоисточников.

Для уточнения некоторых вопросов изучены несколько видов из коллекции амфипод, храня-

Таблица 1. Список семейств и родов байкальских амфипод (по: Takhteev et al., 2015)

Семейство	Род
Acanthogammaridae	Acanthogammarus (16), Brandtia (16), Burchania (1), Carinurus (11), Cheirogammarus (1), Coniurus (3), Garjajewia (6), Hyalellopsis (26), Koshovia (1), Paragarjajewia (2), Plesiogammarus (9), Propachygammarus (4)
Carinogammaridae	Carinogammarus (3), Echiuropus (19), Gmelinoides (1), Pseudomicruropus (5)
Gammaridae	Abyssogammarus (5), Bazikalovia (4), Corophiomorphus (10/10), Eulimnogammarus (56/16), Heterogammarus (3), Lobogammarus (1), Macropereiopus (8), Odontogammarus (9/9), Ommatogammarus (6)
Macrohectopodidae	Macrohectopus (1)
Micruropodidae	Baikalogammarus (1), Crypturopus (5), Homocerisca (4), Micruropus (40/9)
Pachyschesidae	Pachyschesis (16)
Pallaseidae	Ceratogammarus (3/2), Gymnogammarus (1), Hakonboeckia (1), Leptostenus (1), Metapallasea (1), Pallasea (15), Parapallasea (6), Poekilogammarus (26)
Incertae sedis	
Pallaseidae (?)	Polyacanthisca (1/1)
Micruropodidae (?)	Profundalia (1)
Gammaridae	Eulimnogammarus (?) (2), Heterogammarus (?) (3)

Примечания. В число видов не включены таксоны байкальского происхождения, не живущие в Байкале. Жирным шрифтом выделены роды, в которых отмечены виды с кальцеолами. В скобках — число видов и подвидов данного рода, после косой черты — число таксонов с кальцеолами.

щейся в ЛИН СО РАН (Иркутск) и из собственных материалов автора. Исследованы *Odontogammarus korotnewi* (Sowinsky 1915) (Южный Байкал, бух. Песчаная, глубина 100 м, 19.07.1916, сб. В. Дорогостайский); *Eulimnogammarus aheneus aheneus* (Dybowsky 1874) (Южный Байкал, пос. Листвянка, глубина 150 м, 22.12.1995, сб. А. Воронов) и *Eulimnogammarus murinus* (Dybowsky 1874) (Северный Байкал, бух. Фролиха, глубина 115 м, 21.08.1995, сб. И. Механикова). Временные препараты антенн были приготовлены в воде под бинокулярным микроскопом МБС-10 и изучены с помощью светового микроскопа Ergaval.

Таксономия дана по: Takhteev et al., 2015.

#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В Байкале зарегистрированы 354 таксона амфипод (276 видов и 78 подвидов) из 41 рода и 7 семейств (Такhteev et al., 2015). Это одна из самых богатых видами и количественно обильных групп беспозвоночных Байкала. Амфиподы с кальцеолами отмечены в 6 родах, относящихся к 3 семействам (табл. 1). На данный момент список кальцеольных амфипод Байкала включает 47 видов и подвидов, что составляет 13% от общего числа таксонов.

Наибольшее число таксонов с кальцеолами отмечено в семействе Gammaridae (табл. 1). Кальцеолы имеются у всех представителей родов *Corophiomorphus* и *Odontogammarus*, причем, у последнего только у самцов (табл. 2). Только треть видов самого обширного рода *Eulimnogammarus* имеет

кальцеолы, из них 10 относятся к подроду *Eury-biogammarus* и по 3 к подродам *Eulimnogammarus* и *Philolimnogammarus*. У пяти видов рода *Eulimnoga-mmarus* кальцеолы есть у обоих полов, у одного вида — только у самцов, для остальных видов уточнения на этот счет не сделаны (табл. 2).

Один род *Micruropus* из семейства Micruropodidae имеет представителей с кальцеолами (табл. 1). В расположении кальцеолов на антеннах отмечены разные варианты. У четырех видов кальцеолы есть только у самцов на антенне 2, у двух видов — у обоих полов на антенне 2 и у двух — у обоих полов на обеих парах антенн (табл. 2). Кальцеолы *Micruropus fixsenii* (Dybowsky 1874) видел только Совинский (1915) и только один раз у исследованного им экземпляра.

В семействе Pallaseidae кальцеолы отмечены у двух видов рода *Ceratogammarus*. К этому же семейству условно отнесен монотипический род *Polyacanthisca* (табл. 1). Кальцеолы у *Polyacanthisca* calceolata Bazikalova 1937 есть на жгутах обеих пар антенн самцов и самок.

Кальцеолы байкальских амфипод гаммаридного типа и у разных видов отличаются числом поперечных пластинок дистальной части (Lincoln, Hurley, 1981). У большинства видов кальцеолы имеются только на антенне 2, иногда у самцов, иногда у обоих полов. Только у двух мелководных и одного глубоководного вида кальцеолы присутствуют на обеих парах антенн у обоих полов (табл. 2). У всех байкальских амфипод кальцеолы расположены по одному на члениках жгута и отсутствуют на стержнях антенн (рис. 1). Размеры кальцеолов

Таблица 2. Список амфипод с кальцеолами из оз. Байкал, краткая характеристика антенн и сведения об экологии и распространении видов

таолица 2. Списов амфинод с вальцеолами из оз.	Байвал, краткая характеристика антенн и сведения оо экологии и распространении видов	а оо экслогии и распространснии видов
Таксон	Расположение кальцеолов на антеннах	Распространение, глубина обитания и экологическая характеристика
Corophiomorphus calceolatus (Sowinsky 1915)	Жгут А2 из 122 коротких и высоких члеников, кроме 7 последних с тесно расположенными кальцеолами (Совинский, 1915; Базикалова, 1945)	Средний Байкал; 1240 м; ил
Corophiomorphus crassicornis (Sowinsky 1915)	Жгут А2 оборван, членики короткие и широкие, с крупными кальцеолами (Базикалова, 1945). По Совинскому (1915) кальцеолов, по-видимому, нет	Южный Байкал; 90—294 м; ил
Corophiomorphus gracilicornis (Bazikalova 1945)	Жгут А2 из 52 члеников с мелкими кальцеолами (Базикалова, 1945)	Южный и Северный Байкал; 53–263 м; илистый песок, галька
Corophiomorphus kietlinskii (Dybowsky 1874)	Жгут А2 из 64—84 коротких и высоких члеников, кроме 4 последних с крупными кальцеолами, заметными даже в слабую лупу (Dybowsky, 1874; Совинский, 1915; Базикалова, 1945). Калыцеолы у самцов и самок (Dybowsky, 1874; Совинский, 1915)	Южный и Северный Байкал; 1—1200 м; песок, камни, ил
Corophiomorphus laevis (Sowinsky 1915)	Жгут А2 из 26 члеников, кроме 6 последних с кальцеолами (Совинский, 1915; Базикалова, 1945)	Северный Байкал; 120 м
Corophiomorphus macrophthalmus (Bazikalova 1945)	Жгут А2 из 40—66 коротких члеников с крупными кальцеолами (Базикалова, 1945)	Весь Байкал; 9—800 м; ил, илистый песок, песок
Corophiomorphus pachycerus (Bazikalova 1945)	Жгут А2 из 37—59 коротких и толстых члеников с крупными кальцеолами (Базикалова, 1945)	Весь Байкал; 53—838 м, обычно до 200 м; камни, песок
Corophiomorphus sophiae (Dybowsky 1874)	Жгут A2 из 14—19 члеников с кальцеолами (Dybowsky, 1874; Совинский, 1915; Базикалова, 1945)	Южный и Северный Байкал; 28—625 м, обычно 50—140 м; камни, песок, реже ил
Corophiomorphus stanislavii (Dybowsky 1874)	Жгут A2 из 44—53 члеников с кальцеолами (Dybowsky, 1874; Базикалова, 1945)	Южный Байкал; 100 м
Corophiomorphus tenuipes (Sowinsky 1915)	Жгут А2 из 27—36 более—менее коротких члеников с мелкими кальцеолами (Совинский, 1915; Базикалова, 1945)	Южный и Северный Байкал; 9—891 м; ил, илистый песок
Eulimnogammarus (Eulimnogammarus) cruentus (Dorogostaisky 1930)	Жгут А2 из 12—23 широких и плоских члеников с мелкими кальцеолами (Дорогостайский, 1930; Базикалова, 1945). Кальцеолы только у самцов (Базикалова, 1945)	Весь Байкал, кроме Селенгинского мелководья; 0.5—35 м, редко до 100 м; камни, реже песок, затопленная древесина, обычен на губках и камнях с губками и водорослями

40
=
$\rightarrow$
工
(1)
$\sim$
$\dot{\mathbf{x}}$
ТЖе
3
$\simeq$
2
2
0
=
=
_:
N
_
~~
=
Z

Таксон	Расположение кальцеолов на антеннах	Распространение, глубина обитания и экологическая характеристика
Eulimnogammarus (Eulimnogammarus) lividus lividus (Dybowsky 1874)	Жгут А2 из 24—35 широких и плоских члеников; кальцеолы на всех члениках жгута кроме первого и двух последних (Dybowsky, 1874; Совинский, 1915; Базикалова, 1945). Кальцеолы у самцов и самок (Dybowsky, 1874)	Весь Байкал, кроме Селенгинского мелководья; 0–10 м, изредка до 100 м; камни
Eulimnogammarus (Eulimnogammarus) verrucosus verrucosus (Gerstfeldt 1858)	Жгут А2 из 16—26 члеников, кроме 4—5 последних с очень мелкими, невидимыми в лупу кальцеолами у самцов и самок (Dybowsky, 1874; Совинский, 1915; Базикалова, 1945)	Весь Байкал, кроме Селенгинского мелководья; 0–12 м, наиболее часто под камнями у берега; камни, галька с песком и детритом
Eulimnogammarus (Eurybiogammarus) aheneus aheneus (Dybowsky 1874)	Жгут А2 из 20—36 члеников с очень мелкими кальцеолами (Dybowsky, 1874; Совинский, 1915; Базикалова, 1945). Кальцеолы у самцов и самок (Механикова, оригинальные данные)	Весь Байкал; 12—500 м; камни, ил, реже песок
Eulimnogammarus (Eurybiogammarus) aheneus asetus Bazikalova 1945	Жгут А2 из 24 члеников с кальцеолами (Базикалова, 1945)	Весь Байкал; 62–594 м; камни, ил
Eulimnogammarus (Eurybiogammarus) aheneus setosus   Жгут A2 из 27—41 членика (Dybowsky 1874)	Жгут А2 из 27—41 членика с мелкими кальцеолами (Базикалова, 1945)	Южный Байкал; 50—500 м
Eulimnogammarus (Eurybiogammarus) fuscus fuscus (Dybowsky 1874)	Жгут А2 из 15—18 коротких и толстых члеников с крупными калыцеолами (Dybowsky, 1874; Совинский, 1915; Базикалова, 1945)	Весь Байкал; 2—273 м, чаще до 20 м; песок, реже илистый песок, ил и камни
Eulimnogammarus (Eurybiogammarus) fuscus Iongicornis Bazikalova 1945	Жгут А2 из 27—28 коротких и толстых члеников с кальцеолами (Базикалова, 1945)	Весь Байкал, наиболее многочислен в северной части; 2.5—97 м, чаще до 30 м; песок, реже ил и камни
Eulimnogammarus (Eurybiogammarus) muriniformis Bazikalova 1945	Жгут А2 из 21 членика с крупными кальцеолами (Базикалова, 1945)	Нет данных
Eulimnogammarus (Eurybiogammarus) murinus (Dybowsky 1874)	Жгут А2 из 25—30 члеников с крупными кальцеолами (Dybowsky, 1874; Совинский, 1915; Базикалова, 1945). Кальцеолы у самцов и самок (Механикова, оригинальные данные)	Весь Байкал; 3.5—297 м, чаще ниже 20 м; ил, илистый песок, валуны
Eulimnogammarus (Eurybiogammarus) proximus (Sowinsky 1915)	Жгут А2 из 15—19 коротких члеников, кроме 3—4 последних с хорошо заметными каль- цеолами (Совинский, 1915; Базикалова, 1945)	Северный Байкал (Ушканьи о-ва); 25—40 м; камни
Eulimnogammarus (Eurybiogammarus) rachmanowi (Sowinsky 1915)	Жгут А2 из 10 члеников, кроме первого и одного-двух последних с мелкими кальцео-лами (Совинский, 1915; Базикалова, 1945)	Северный Байкал; 900 м

- 4	1
	•
- 5	₹
-	٩
- 51	г
-	۳
٦.	)
- 0	7
- 2	4
- 1	٦
-	-
	,
_	٦
- 2	5
	3
-	٠
	J
-	5
-	-
_	-
1	1
_	7
	_
	:
•	J
•	•
_	٠
•	v
-	-
-	=
-	₹
-	4
- 5	=
. 2	
ĸ	∍
~	÷

Таксон	Расположение кальцеолов на антеннах	Распространение, глубина обитания и экологическая характеристика
Eulimnogammarus (Eurybiogammarus) similis (Sowinsky 1915)	Жгут А2 из 9—15 члеников с кальцеолами (Совинский, 1915; Базикалова, 1945)	Весь Байкал; 4—26 м, редко 53—107 м; песок, камни
Eulimnogammarus (Philolimnogammarus) immundus Bazikalova 1945	Жгут A2 из 20 коротких и толстых члеников с кальцеолами (Базикалова, 1945)	Нет данных
Eulimnogammarus (Philolimnogammarus) inconspicuus Bazikalova 1945	Жгут A2 из 18—21 членика с кальцеолами (Базикалова, 1945)	Южный Байкал (у мыса Толстого); 0.2 м; у берега под камнями
Eulimnogammarus (Philolimnogammarus) testaceus (Dybowsky 1874)	Жгут A2 из 11 члеников у самки и 14—23 у самца, членики жгута с кальцеолами (Dybowsky, 1874; Базикалова, 1945). Кальцеолы у самцов и самок (Базикалова, 1945)	Южный Байкал (мыс Шаманский и к востоку от него); 0.25 м и более; камни; особенно близко к берегу подходит весной
Odontogammarus bekmanae Tachteew 1999	В жгуте А2 до 26 члеников, у самцов с кальцеолами (Тахтеев, 1999)	Весь Байкал; 475—1300 м; ил, предпочитает хорошо окисленные, ожелезненные поверхности илов. Иногда отлавливается ловушками с приманкой
Odontogammarus brevipes Dorogostaisky 1930	Жгут А2 из 14—20 члеников, у самцов с кальцеолами (Дорогостайский, 1930; Базикалова, 1945)	Северный Байкал, р-н Ушканьих о-вов, зал. Чивыркуйский; 3.5–70 м; песок, реже камни
Odontogammarus calcaratus calcaratus (Dybowsky 1874)	Жгут А2 из 21—24 члеников, у самцов с кальцеолами (Dybowsky, 1874; Дорогостайский, 1930; Базикалова, 1945). По Совинскому (1915) кальцеолов нет	Весь Байкал; 5—554 м; ил, песок, редко камни
Odontogammarus calcaratus caeculus Tachteew 1999	В жгуге А2 до 25 члеников, у самцов с крупными кальцеолами (Тахтеев, 1999)	Северный Байкал напротив бух. Фролиха (р-н низкотемпературного гидротермального источника с выходом метана); 420—490 м; сильно заиленный песок, ил с детритом и конкрециями. Попадает в ловушки с приманкой
Odontogammarus calcaratus improvisus Dorogostaisky 1930	Жгут А2 из 20—22 члеников, у самцов с кальцеолами (Дорогостайский, 1930)	Северный Байкал; 6—170 м; ил, песок, камни
Odontogammarus calcaratus pulcherrimus Dorogostaisky 1930	Жгут A2 из 17—21 членика, у самцов с кальцео- лами (Дорогостайский, 1930; Базикалова, 1945)	Южный Байкал; 27—565 м, обычно 100—200; песок, ил, реже камни
Odontogammarus demianowiczi Dorogostaisky 1930	Жгут А2 из 16—18 члеников, у самцов с кальцеолами (Дорогостайский, 1930)	Южный Байкал; 200—400 м; ил
Odontogammarus korotnewi (Sowinsky 1915)	Жгут А2 из 16—18 члеников, кальцеолы отсутствуют (Совинский, 1915; Базикалова, 1945). Мелкие кальцеолы обнаружены у самцов (Механикова, оригинальные данные)	Весь Байкал; 28—246 м; ил, песок, глина

<u>e</u>
лжени
родол
2. II
блица

Таблица 2. Продолжение		
Таксон	Расположение кальцеолов на антеннах	Распространение, глубина обитания и экологическая характеристика
Odontogammarus margaritaceus (Dybowsky 1874)	Жгут А2 из 19—29 члеников, кроме 6 последних у самца с кальцеолами (Совинский, 1915; Базикалова, 1945). У мелкого самца кальцеолы отсугствовали (Тахтеев, 1999)	Южный Байкал; 150—1000 м
Micruropus fixsenii (Dybowsky 1874)	Жгут А2 из 4—5 члеников, на 1 и 2 очень маленькие кальцеолы были найдены один раз у описываемого экземпляра (Совинский, 1915). По Дыбовскому кальцеолов нет (Dybowsky, 1874)	Открытый Байкал; 2—110 м; различные грунты, наиболее обычен на 20—50 м на заиленном песке, максимальная плотность на мелком и заиленном песке и иле
Micruropus laeviusculus laeviusculus (Sowinsky 1915)	Жгут А2 у самки из 4, у самца из 7 члеников, несущих кальцеолы (Базикалова, 1945, 1962). По Совинскому (1915) кальцеолов нет	Зап. берег Байкала, часть вост. берега; 1–77 м (открытый Байкал), до 124 м (прол. Малое Море); чистый песок, песок между камнями, галька, гравий. Встречается выше уреза воды в инстерстициальных водах каменистых пляжей
Micruropus macroconus calceolaris Bazikalova 1945	Жгут А2 у самца из 3 члеников, два первых сильно расширены, с очень крупными кальцеолами (Базикалова, 1962)	Весь Байкал; 3.5–37 м, одна находка с глубины 255 м (прол. Малое Море); крупный песок, камни, песок среди камней
Micruropus macroconus gurjanowae Bazikalova 1945	Жгут А2 из 2—3 члеников, у самца первые два с кальцеолами (Базикалова, 1945)	Зап. берег Байкала — пос. Б. Коты, от с. Голоустного до мыса Бол. Коса, прол. Малое Море; 2.7—44 м; камни, гравий, крупный песок
Micruropus possolskii Sowinsky 1915	Жгут А2 из 5–6 члеников, кроме двух последних с кальцеолами у самцов и самок (Совинский, 1915; Базикалова, 1945, 1962)	Заливы, бухты, соры Байкала, прол. Малое Море, открытый Байкал (Селенгинский р-н), протоки и озера дельты р. Селенги; 0—9 м, встречается выше уреза воды; ил, заиленный песок. Образ жизни скрытый, зарывается в верхний слой грунта, изредка плавает над самой поверхностью
Micruropus talitroides talitroides (Dybowsky 1874)	Жгут А2 из 6—8 члеников, у самца с кальцеолами (Dybowsky, 1874; Совинский, 1915; Базикалова, 1945, 1962). Присутствие кальцеолов не постоянно (Базикалова, 1945)	Байкал, его соры, бухты, заливы, прол. Малое Море, зал. Чивыркуйский; 0.5—63 м; чистый и заиленный песок, ил, реже валуны, галька. Ночью в пелагиаль мигрируют самцы, самки и молодь

Таблица 2. Окончание

Таксон	Расположение кальцеолов на антеннах	Распространение, глубина обитания и экологическая характеристика
Micruropus vortex (Dybowsky 1874)	Жгут А2 у самца из 6—7 члеников, первые 3—4 с кальцеолами (Dybowsky, 1874; Совинский, 1915; Базикалова, 1945, 1962)	Открытый Байкал, прол. Малое Море, зал. Чивыркуйский; 0—88 м.; камни с водорослями, обрастания, песчаный грунт с растительностью, инстерстициальные воды каменистых пляжей. Ночью в толщу воды мигрируют в основном половозрелые особи.  В массе обнаружен подо льдом (половозрелые и спаривающиеся особи)
Micruropus wohlii platycercus (Dybowsky 1874)	В жгутах А1 и А2 самцов и самок до 30—33 члеников с кальцеолами (Базикалова, 1962)	Преимущественно открытый Байкал, Истокский и Посольский соры, зал. Провал, реже открытые бухты; 0–77 м; предпочитает чистый песок. Преобладает в составе ночного миграционного комплекса амфипод (в основном половозрелые особи)
Micruropus wohlii wohlii (Dybowsky 1874)	В жгутах А1 до 21—26 члеников, А2 — до 18 члеников, у самцов и самок с кальцеолами. Кальцеолы на жгуте А2 более крупные, чем на А1 (Dybowsky, 1874; Совинский, 1915; Базикалова, 1945)	Весь Байкал, его бухты, заливы, соры; 0—40 м; все типы грунтов, наиболее обилен на песке и заиленном песке. Встречается выше уреза воды. Преобладает в составе ночного миграционного комплекса амфилод, мигрируют половозрелые особи
Ceratogammarus cornutus (Sowinsky 1915)	Жгут А2 из 13—18 коротких члеников с кальцеолами (Совинский, 1915; Базикалова, 1945)	Весь Байкал, особенно часто в сев. части; 82—1240 м, обычно 200—700 м; ил, железомарганцевые корки. На дне лежит на боку, передвигается тоже на боку
Ceratogammarus dybowskii Sowinsky 1915	Жгут А2 из 17—21 членика, кроме первого и пяти последних с кальцеолами (Совинский, 1915; Базикалова, 1945)	Весь Байкал; 82—1371 м, обычно ниже 300 м; ил, глина, железомарганцевые корки, скала, шебень, дресва. На дне лежит на боку, передвигается тоже на боку
Polyacanthisca calceolata Bazikalova 1937	В жгуте А1 до 82 коротких члеников, А2— до 80 члеников; у самцов и самок членики жгутов обеих антенн с очень крупными кальцеолами (Базикалова, 1937, 1945)	Южный и Средний Байкал; 1000—1610 м; ил, газогидраты, бактериальные маты, иногда каменистый грунт. Попеременно ведет эпибентический и бентопелагический образ жизни. В придонную зону поднимаются половозрелые особи
Transcential Al comments 1 A printerior 2 December	ONTAINED DEVISION IS OVOTIONITIES OF SOME VORDOVERSHIPS TO DVP ONIGNY (1974)	Sums (1974) Commission (1015) Equipments (1037-1045)

Примечания. А1 — антенна 1, А2 — антенна 2. Распространение, глубина и экологическая характеристика по: Dybowsky (1874), Совинский (1915), Базикалова (1937, 1945, 1962), Бекман (1962, 1984), Камалтынов (1998), Веконова (1996), Векман (1962, Векман (1962, 1984), Камалтынов (1993), Совинсков (2001), Бондаренко и др. (2009), Тахтеев и др., (2019), Механикова (2019). Таксономия по: Такhteev et al. (2015).

в использованных работах не приводятся, в некоторых случаях отмечено, что кальцеолы крупные или мелкие. Это субъективное мнение, видимо, основано на том, что видны кальцеолы в лупу со слабым увеличением или только под микроскопом. Между степенью опушения шетинками жгутов антенн и присутствием или отсутствием кальцеолов имеется связь. При просмотре рисунков и описаний видов из Gammarus pulex-group (Karaman, Pinkster, 1977), в которой много видов с кальцеолами, оказалось, что у многих видов без кальцеолов по верхнему краю жгута антенны 2 расположены густые щетинки, а у видов с кальцеолами верхний край несет короткие и редкие шетинки. Более того, у Gammarus minus Say 1818 особи из одной популяции с большим числом шетинок на жгуте антенны 2 кальцеолов не имели, а этот же вид из другой популяции со слабо опушенными антеннами был с кальцеолами (Godfrev et al., 1988). То, что густые щетинки "мешают восприятию кальцеолами сигналов из внешней среды, также может свидетельствовать в пользу их механорецепторной функции. К сожалению, на рисунках байкальских амфипод не часто изображены антенны целиком (обычно только стержни), а в описаниях видов об опушении жгутов антенн щетинками ничего не сказано.

Различия в описаниях антенн и сведения о присутствии или отсутствии кальцеолов у одного и того же вида у разных авторов объясняются тем, что в их распоряжении были особи разного пола или разных стадий половой зрелости. Например, ранее считалось, что кальцеолов нет у O. korotnewi. Как отмечает Дорогостайский (1930), первоописание O. korotnewi очевидно было составлено по самке, т.к. имеются различия в описании этого вида в его материалах и материалах Совинского (1915). Присутствие кальцеолов не постоянно у Micruropus talitroides talitroides (Dybowsky 1874), Beроятно, речь идет о размерно-возрастных различиях (Базикалова, 1945). По этой же причине кальцеолы не найдены у мелкого самца Odontogammarus margaritaceus (Dybowsky 1874) (Taxteев, 1999).

В 35 родах таксоны с кальцеолами не отмечены (табл. 1). Кальцеолы отсутствуют у единственного в Байкале пелагического вида амфипод – Масгоhectopus branickii (Dybowsky 1874), облигатных некрофагов рода Ommatogammarus, паразитов рода Pachyschesis, питающихся яйцами крупных амфипод-хозяев, у амфипод с разнообразным кутикулярным вооружением тела в виде зубцов, килей, вздутий, бугорков (большинство родов обширного семейства Acanthogammaridae, некоторые роды семейства Pallaseidae). Вооруженные формы с толстым и прочным экзоскелетом в основном ведут бентосный образ жизни, некоторые из них поднимаются в толщу воды, но редко и, видимо, не для поиска полового партнера или спаривания. Среди гладких форм у подавляющего большинства видов кальцеолы также не отмечены (семейство Gammaridae) (табл. 1).

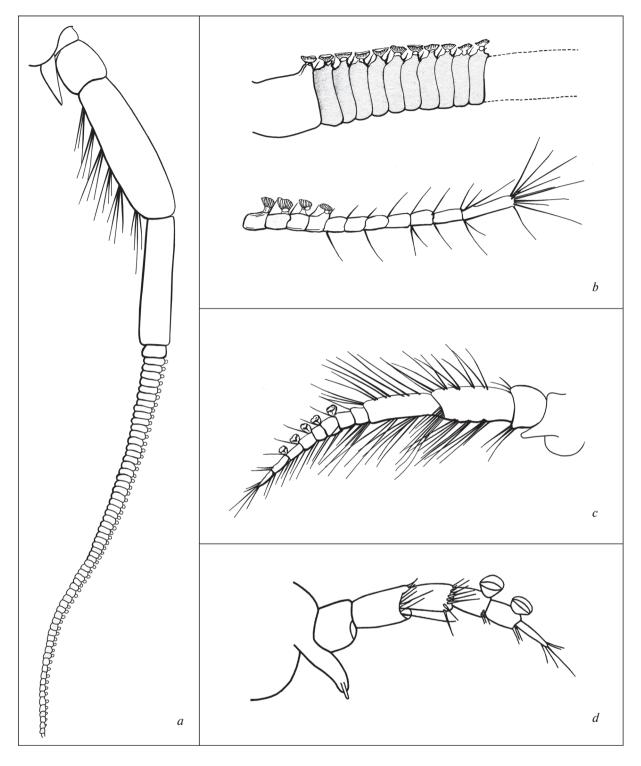
Экология и поведение большинства байкальских видов амфипод слабо изучены или совсем не изучены. Краткие сведения об экологии и распространении кальцеольных таксонов приведены в табл. 2.

Представители трех кальцеольных родов семейства Gammaridae – типичные бокоплавы с гладким стройным латерально суженным телом, удлиненными антеннами и развитыми уроподами 3. В основном это амфиподы средних (10-15 мм) и крупных (20-30 мм и более) размеров, все они хорошие пловцы. У видов-гигантов (длина до 50— 80 mm) – Corophiomorphus calceolatus (Sowinsky 1915) и *C. kietlinskii* (Dybowsky 1874), кальцеолы на члениках жгутах длинных антенн 2 расположены очень близко друг к другу (рис. 1a, 1b). Среди амфипод рода Corophiomorphus есть эврибатные и глубоководные виды (табл. 2). Глубоководные Corophiomorphus, как и ряд видов подрода Eurybiogammarus рода Eulimnogammarus обитают на скальных выходах, моренных и пролювиальных отложениях подводных склонов озера. Об их образе жизни почти ничего не известно (Тахтеев, 2000).

Большинство видов рода *Odontogammarus* встречаются в основном на глубинах 30—200 м, два таксона — *Odontogammarus bekmanae* Tachteew 1999 и *O. calcaratus caeculus* (Тасhteew 1999) — на глубинах более 400 м (табл. 2). Их образ жизни практически не изучен, известно, что некоторые виды рода иногда приходят в ловушки с приманкой (Тахтеев, 1999). Однако следует отметить, что в ловушки попадают многие виды амфипод-полифагов (Механикова, 2019). Род *Odontogammarus* стоит ближе всего к подроду *Eurybiogammarus* рода *Eulimnogammarus* (Тахтеев, 1999).

Представители подродов Eulimnogammarus и Philolimnogammarus рода Eulimnogammarus преимущественно мелководные, подрода Eurybiogammarus — и мелководные и глубоководные (табл. 2). Мелководные Eulimnogammarus и Philolimnogammarus днем, как правило, прячутся под камнями, а ночью поднимаются в толщу воды. Это подвижные рачки, которым свойственны миграции вглубь от берега и обратно в зависимости от изменения условий среды в разные сезоны года (Вейнберг, Камалтынов, 1998; Тахтеев, 2000).

Виды рода *Місгигориs* (семейство Місгигороdіdae) — типичные обитатели мелководья (глубина до  $20-30\,\mathrm{m}$ ), хотя некоторые встречаются на больших глубинах (табл. 2). В основном это мелкие (до  $10\,\mathrm{mm}$ ) и карликовые ( $3-4\,\mathrm{mm}$ ) виды с короткими антеннами, несущими немногочисленные кальцеолы (рис. 1c, 1d). Почти все микруропусы могут зарываться в грунт, многие являются активными мигрантами. Плотность поселения не-



**Рис. 1.** Расположение кальцеолов на жгуте антенны 2: a-Corophiomorphus kietlinskii (кальцеолы на всех члениках жгута кроме первого и последних), b-Corophiomorphus calceolatus (проксимальный и дистальный фрагменты жгута с тесно расположенными кальцеолами, 7 дистальных члеников без кальцеолов), c-Micruropus vortex vortex (кальцеолы на члениках средней части жгута), d-Micruropus macroconus calceolaris (крупные кальцеолы на двух проксимальных члениках жгута). <math>a-c- по: Совинский, 1915, d- по: Базикалова, 1962.

которых видов рода очень высокая. В Малом Море — "царстве" микруропусов, среди видов с кальцеолами густые скопления (свыше 10 тыс. экз./м²)

образуют *Micruropus wohlii wohlii* (Dybowsky 1874) и *M. possolskii* (Dybowsky 1874), менее плотные (более 1 тыс. экз./м²) *M. talitroides talitroides*, *M. vortex* 

vortex (Dybowsky 1874), Micruropus laeviusculus laeviusculus (Sowinsky 1915), Micruropus macroconus calceolaris Bazikalova 1945 (Бекман, 1959).

Представители рода *Ceratogammarus* (семейство Pallaseidae) — крупные (30–50 мм) малоподвижные рачки, легко узнаваемые в видеоматериалах по толстому сплюснутому телу и мощным гнатоподам. В покое они на боку лежат на грунте, также на боку медленно передвигаются — как одиночные, так и спаривающиеся особи (Базикалова, 1945; Тахтеев, Механикова, 1996; Мекhanikova, Sitnikova, 2014). Видимо в толщу воды виды рода *Ceratogammarus* поднимаются неохотно, по крайней мере, в придонной зоне отмечены не были. Ультраглубоководный вид *P. calceolata* ведет попеременно эпибентический и бентопелагический образ жизни (Механикова, 2019).

Многим видам амфипод, как с кальцеолами, так и без них, свойственны горизонтальные и вертикальные миграции, обусловленные различными причинами. В литоральной зоне суточные вертикальные миграции совершают несколько десятков видов бентосных амфипод разных жизненных форм, у подавляющего большинства видов они не связаны с репродуктивным поведением, так как в толщу воды поднимаются молодь и неполовозрелые особи. Проведенные ранее исследования также показали, что вертикальные миграции бентосных видов не связаны с поиском пищи и питанием в толще воды. Было установлено, что основным фактором суточных вертикальных миграций литоральных амфипод является температурный — набор необходимой для развития суммы тепла в приповерхностных более прогретых слоях воды (Механикова, Тахтеев, 2001; Тахтеев и др., 2019). Однако имеющиеся данные по нескольким массовым видам амфипод с кальцеолами позволяют считать, что миграции в толщу воды у них имеют репродуктивную природу.

К поверхности воды часто поднимаются виды рода *Micruropus* — ночью на свет, но иногда и днем. Наиболее часто в ночных ловах встречались M. wohlii wohlii, M. wohlii platycercus (Dybowsky 1874), *M. vortex vortex*, ряд других. В толщу воды у них мигрировали в основном половозрелые самцы и самки, а не молодь, как у большинства амфипод ночного миграционного комплекса. Оба подвида M. wohlii нередко образуют очень плотные ночные скопления и даже отмечались в пелагиали далеко от берега. У M. talitroides talitroides мигрируют самцы, самки и молодь (Базикалова, 1962; Bessolitsyna et al., 2000; Механикова, Тахтеев, 2001; Тахтеев и др., 2019). Обитатель каменистых грунтов литорали — M. vortex vortex встречался в составе ночного миграционного комплекса и летом, и зимой до наступления ледостава, причем зимой он дольше других амфипод оставался в толще воды (Механикова, Тахтеев, 2001). Скопления M. vortex vortex были также обнаружены в подледный период на нижней поверхности льда: в пробах преобладали яйценосные самки и взрослые самцы, встречено много спаривающихся особей (Бондаренко и др., 2009).

Не только мелководные, но и глубоководные виды могут подниматься высоко над дном и образовывать скопления. Образ жизни и структуру популяции одного из глубоководных видов -P. calceolata удалось изучить благодаря погружениям на ГОА "Мир-2" в р-не холодного метанового сипа Санкт-Петербург (Средний Байкал). И в придонной зоне, и на дне, были обнаружены огромные скопления половозрелых особей полиакантиски, в основном яйценосные самки, причем доля самцов по отношению к самкам оказалась выше в придонной зоне, чем на дне, а на видеозаписях иногда были видны спаривающиеся амфиподы с компактным телом и короткими антеннами (Механикова, 2019). Приведенные выше данные свидетельствуют в пользу того, что кальцеолы являются важными механосенсорными органами у амфипод, поднимающихся в толщу воды для поиска полового партнера и/или спаривания.

Сведения о кальцеолах можно использовать в определении времени наступления половозрелости и готовности амфипод к размножению. Кальцеолы могут присутствовать или отсутствовать у одного и того же вида в различных популяциях из разных районов или в одной и той же популяции в определенные периоды года (Karaman, Pinkster, 1977; Croker, Gable, 1977; Lincoln, 1985; Godfrey et al., 1988). Это связано с разным временем наступления половозрелости и, соответственно, временем появления кальцеолов. В отличие от органов боковой линии и эстетасков, которые в зачаточном состоянии уже имеются у рачков еще не вышедших из марсупиума самки (Базикалова, 1951; Механикова и др., 1995), кальцеолы появляются у амфипод, прошедших через несколько линек к моменту наступления половой зрелости (Eustace et al., 2013). В некоторых группах амфипод (род *Anonyx*, надсемейство Lysianassoidea) у половозрелых самцов, поднимающихся в толщу воды для поиска самки (pelagic searchers), кроме появления кальцеолов происходят другие изменения в морфологии - удлинение антенн, увеличение размера глаз, появление большого количества щетинок на уроподах 3 (Steele, 1995).

Приведенный список амфипод с кальцеолами из оз. Байкал нельзя считать исчерпывающим. Описания, особенно редких и малочисленных видов, могли быть составлены по самке или неполовозрелым особям. Кроме того, после долгого хранения амфипод в спирте кальцеолы, как и эстетаски, можно не заметить, особенно, если они очень мелкие. Подробные исследования кальцеольных видов амфипод из разных популяций в разные периоды жизненного цикла, изучение полового диморфизма и поведения в естественной среде обитания позволили бы определить типы репродуктивных стратегий и могли быть полезны в экологических исследованиях.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаю искреннюю признательность А.А. Широкой за оформление рисунка, Helen E. Stoddart (Australian Museum, Sydney) — за присланную копию работы D.E. Hurley "A provisional checklist of Crustacea Amphipoda known to have calceoli".

Работа выполнена в рамках бюджетной темы Лимнологического института СО РАН № 0345-2016-0009.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Базикалова А.Я., 1937. Новые данные о глубинной фауне Amphipoda Байкала // Известия АН СССР. Отделение математических и естественных наук. Серия биологическая. Т. 2. С. 494—507.
- Базикалова А.Я., 1945. Амфиподы озера Байкала // Труды Байкальской лимнологической станции. Т. 11. 440 с.
- Базикалова А.Я., 1951. Морфологические особенности молодых стадий байкальских амфипод // Труды Байкальской лимнологической станции. Т. 13. С. 120–205.
- Базикалова А.Я., 1962. Систематика, экология и распространение родов *Micruropus* Stebbing и *Pseudomicruropus* nov. gen. (Amphipoda, Gammaridea) // Систематика и экология ракообразных Байкала. Труды Лимнологического ин-та. Т. 2 (22). Ч. 1. С. 3—140.
- Бекман М.Ю., 1959. Некоторые закономерности распределения и продуцирования массовых видов зообентоса в Малом Море // Труды Байкальской лимнологической станции. Т. 17. С. 342—381.
- Бекман М.Ю., 1962. Экология и продукция Micruropus possolskii Sow. и Gmelinoides fasciatus Stebb // Систематика и экология ракообразных Байкала. Труды Лимнологического ин-та СО АН СССР. Т. 2 (22). Ч. 1. С. 141—155.
- Бекман М.Ю., 1984. Глубоководная фауна амфипод // Систематика и эволюция беспозвоночных Байкала. Новосибирск: Наука. Сиб. отделение. С. 114—123.
- Бондаренко Н.А., Оболкина Л.А., Мельник Н.Г., Механикова И.В., Глызина О.Ю. и др., 2009. Криобиология озера Байкал: современное состояние изученности вопроса и основные направления исследований // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Т. 2. Ч. 1. Новосибирск: Наука. С. 912—927.
- Вейнберг И.В., Камалтынов Р.М., 1998. Сообщества макрозообентоса каменистого пляжа озера Байкал. 1. Фауна // Зоологический журнал. Т. 77. № 2. С. 158—165.
- Дорогостайский В.Ч., 1930. Новые материалы для карцинологической фауны озера Байкал // Труды Комиссии по изучению озера Байкала. Т. 3. С. 49—76.
- Камалтынов Р.М., 2001. Амфиподы (Amphipoda: Gammaroidea) // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Т. 1. Книга 1. С. 573—831.
- Механикова И.В., 2019. Polyacanthisca calceolata (Crustacea, Amphipoda) редкий абиссальный вид байкальских амфипод из района холодного метанового сипа Санкт-Петербург (Средний Байкал) // Зоологический журнал. Т. 98. № 9. С. 1003—1018.

- Механикова И.В., Тахтеев В.В., 2001. Суточные вертикальные миграции амфипод озера Байкал: возможные причины и экологическое значение // Исследования фауны водоемов Восточной Сибири. Иркутск: Иркутский гос. университет. С. 88—108.
- Механикова И.В., Тахтеев В.В., Тимошкин О.А., 1995. Исследование органов боковой линии у амфипод (Crustacea, Amphipoda). 2. Сравнительный анализ органов боковой линии у различных представителей бокоплавов // Зоологический журнал. Т. 74. № 3. С. 43—53.
- Совинский В.К., 1915. Amphipoda оз. Байкал // Зоологические исследования Байкала. Т. 9. Вып. 1. Киев: Императорский университет Св. Владимира. 381 с.
- Тахтеев В.В., 1995. К экологии редкого вида бокоплавов *Polyacanthisca calceolata* (Crustacea, Amphipoda) из озера Байкал в связи с вопросом о параллелизме в развитии байкальской и океанической глубоководных фаун // Зоологический журнал. Т. 74. № 3. С. 141—143.
- *Тахтеев В.В.*, 1999. Ревизия рода *Odontogammarus* (Crustacea, Amphipoda, Gammaridae) из озера Байкал // Зоологический журнал. Т. 78. № 7. С. 796—810.
- Тахтеев В.В., 2000. Очерки о бокоплавах озера Байкал: систематика, сравнительная экология, эволюция. Иркутск: Иркутский гос. университет. 355 с.
- Тахтеев В.В., Карнаухов Д.Ю., Говорухина Е.Б., Мишарин А.С., 2019. Суточные вертикальные миграции гидробионтов в прибрежной зоне оз. Байкал // Биология внутренних вод. № 2. С. 50—61.
- Тахтеев В.В., Механикова И.В., 1996. Распределение эндемичных нектобентических бокоплавов в озере Байкал // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. Т. 101. № 4. С. 39—48.
- Barnard J.L., 1969. The families and genera of marine gammaridean Amphipoda // Bulletin of the United States National Museum. V. 271. P. 1–535.
- Bessolitsyna I.A., Mekhanikova I.V., Takhteev V.V., 2000. Daily dynamics of benthic gammarids communities of Lake Baikal // Biodiversity and dynamics of ecosystems in North Eurasia. V. 5. Novosibirsk: IC&G. P. 61–63.
- Bousfield E.L., 1978. A revised classification and phylogeny of amphipod crustaceans // Transaction of the Royal Society of Canada. Series 4. V. 16. P. 343–390.
- Bousfield E.L., 1983. Un updated phyletic classification and palaeohistory of the Amphipoda // Crustacean phylogeny. F.R. Schram (ed.). P. 257–277.
- Bousfield E.L., 2013. Interview // Amphipod Newsletter. № 37. P. 2–5.
- Croker R.A., Gable M.F., 1977. Geographic variation in Western Atlantic populations of Gammarus oceanicus Segerstråle (Amphipoda) // Crustaceana. V. 32. № 1. P. 55–76
- Dahl E., Emanuelsson H., von Mecklenburg C., 1970. Pheromone reception in the males of the amphipod Gammarus duebeni Lilljeborg // Oikos. V. 21. P. 42–47.
- Dunn A.M., 1998. The role of calceoli in mate assessment and precopula guarding in Gammarus // Animal Behaviour. V. 56. № 6. P. 1471–1475.
- 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.

- Eustace R.M., Kilgallen N.M., Lacey N.C., Jamieson A.J., 2013. Population structure of the hadal amphipod *Hirondellea gigas* (Amphipoda: Lysianassoidea) from the Izu-Bonin trench // Journal of Crustacean Biology. V. 33. № 6. P. 793–801.
- Godfrey R.B., Holsinger J.R., Carson K.A., 1988. A comparison of the morphology of calceoli in the freshwater amphipods *Crangonyx richmondensis* s. lat. (Crangonyctidae) and *Gammarus minus* (Gammaridae) // Crustaceana. Suppl. 13. P. 115–121.
- Hallberg E., Skog M., 2011. Chemosensory sensilla in Crustaceans // Chemical Communication in Crustaceans. T. Breithaupt and M. Thiel (eds). P. 103–121.
- Hurley D.E., 1980. A provisional checklist of Crustacea Amphipoda known to have calceoli // New Zealand Oceanographic Institute Records. V. 4. № 8. P. 71–120.
- Kamaltynov R.M., Chernykh V.I., Slugina Z.V., Karabanov E.B., 1993. The consortium of the sponge Lubomirskia baicalensis in Lake Baikal, East Siberia // Hydrobiology. V. 271. P. 179–189.
- Karaman G.S., Pinkster S., 1977. Freshwater Gammarus species from Europe, North Africa and adjacent regions of Asia (Crustacea—Amphipoda). Part I. Gammarus pulex-group and related species // Bijdragen tot de dierkunde. V. 47. № 1. 97 s.
- Kaufmann R.S., 1994. Structure and function of chemoreceptors in scavenging lysianassoid amphipods // Journal of Crustacean Biology. V. 14. № 1. P. 54–71.
- Lincoln R.J., 1979. British Marine Amphipoda: Gammaridea. London: British Museum (Natural History). 658 p.
- Lincoln R.J., 1985. Morphology of a calceolus, an antennal receptor of gammaridean Amphipoda (Crustacea) // Journal of Natural History. V. 19. P. 921–927.

- Lincoln R.J., Hurley D.E., 1981. The calceolus, a sensory structure of gammaridean amphipods (Amphipoda: Gammaridea) // Bulletin of the British Museum Natural History, Zoology. V. 40. P. 103–116.
- Lowry J.K., 1986. The callynophore, a eucaridan/peracaridan sensory organ prevalent among the Amphipoda (Crustacea) // Zoologica Scripta. V. 15. № 4. P. 333—349.
- Mekhanikova I.V., Sitnikova T.Ya., 2014. Amphipods (Amphipoda, Gammaridea) at the Gorevoy Utes oil and methane seep, Lake Baikal // Crustaceana. V. 87. № 13. P. 1500–1520.
- Platvoet D., Song Y., Li S., Van Der Velde G., 2007. Description of the lateral line organ of Dikerogammarus villosus (Sowinsky, 1894), with discussion on its function (Peracarida, Amphipoda). Amphipod pilot species project (Ampis). Peport 4 // Crustaceana. V. 80. № 11. P. 1373—1392.
- Steele D.H., 1995. Sexual dimorphism in mature gammaridean amphipods // Polskie Archiwum Hydrobiologii. V. 42. № 4. P. 303–317.
- Steele V.J., Steele D.H., 1993. Presence of two types of calceoli on *Gammarellus angulosus* (Amphipoda: Gammaridea) // Journal of Crustacean Biology. V. 13. № 3. P. 538–543.
- 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.
- *Thiel M.*, 2011. Chemical communication in Peracarid Crustaceans // Chemical Communication in Crustaceans. T. Breithaupt and M. Thiel (eds). P. 199–218.

# CALCEOLI, THE ANTENNAL SENSORY ORGANS OF AMPHIPODS (CRUSTACEA, AMPHIPODA, GAMMARIDEA) FROM LAKE BAIKAL

#### I. V. Mekhanikova\*

Limnological Institute, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Irkutsk, 664033 Russia
\*e-mail: irinam@lin.irk.ru

The amphipods endemic to Lake Baikal and known to have calceoli, the antennal sensory organs, are listed. The list includes 47 species or subspecies (13% of the total) belonging to six genera in three families. Most of the calceoliferous amphipods are members of the family Gammaridae. All species of the genera Corophiomorphus and Odontogammarus, as well as one-third of the species of the genus Eulimnogammarus, show calceoli. Only the genus *Micruropus*, family Micruropodidae, contains the calceoliferous members. Two species of the genus Ceratogammarus, family Pallaseidae, and Polyacanthisca calceolata that represents a monotypic genus that formally belongs to this family, are calceoliferous. Among the Baikal calceoliferous amphipods, there are shallow-water and deep-water species, giants and dwarfs, those that live in various inhabits and differ in lifestyle. A smooth body and high mobility are their common features. Most of the calceoliferous species are benthic or nectobenthic organisms; one species is benthopelagic. Burrowing forms of the genus *Micruropus* are characterized by horizontal and vertical migrations. Most of the Baikal amphipods have the calceoli only on the flagellum of the second antenna, sometimes in males only, sometimes in both sexes. Only three species have calceoli on both pairs of antennae in both sexes: the shallow-water Micruropus wohlii wohlii and M. wohlii platycercus, and the ultra-deepwater benthopelagic species Polyacanthisca calceolata. They are active migrants whose mature males and females move up the water column. Some abundant species taken as examples, the presence of calceoli on antennae and the life style of the organism can be seen to correlate. The data obtained confirm that calceoli play important roles in mate search and/or mating in the water column.

Keywords: Lake Baikal, amphipods, ecology, sensory structure, calceoli

УДК 574.583(285.2):591+597-19

# ОСОБЕННОСТИ ИЗМЕНЕНИЙ СТРУКТУРЫ ПЛАНКТОНА ПЕЛАГИАЛИ ГОРНОГО ОЗЕРА ПРИ УВЕЛИЧЕНИИ ПЛОТНОСТИ РЫБ ЛЕТОМ И ОСЕНЬЮ

© 2021 г. А. В. Крылов<sup>а</sup>, \*, А. О. Айрапетян<sup>b</sup>, Д. Б. Косолапов<sup>a</sup>, Е. Г. Сахарова<sup>a</sup>, Н. Г. Косолапова<sup>a</sup>, Р. З. Сабитова<sup>a</sup>, М. И. Малин<sup>a</sup>, И. П. Малина<sup>a</sup>, Ю. В. Герасимов<sup>a</sup>, А. А. Овсепян<sup>b</sup>, Л. Р. Гамбарян<sup>b</sup>, А. С. Мамян<sup>b</sup>, С. Э. Болотов<sup>a</sup>, А. И. Цветков<sup>a</sup>, С. А. Акопян<sup>b</sup>, С. А. Поддубный<sup>a</sup>, Б. К. Габриелян<sup>b</sup>

<sup>а</sup>Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, пос. Борок, Ярославской обл., 152742 Россия

<sup>b</sup>Институт гидроэкологии и ихтиологии НАН РА, Ереван, 0014 Республика Армения

\*e-mail: krylov@ibiw.ru

Поступила в редакцию 09.07.2019 г.
После доработки 10.11.2019 г.
Принята к публикации 30.01.2020 г.

Выявлено, что при увеличении плотности сига (Coregonus lavaretus L.) в высокогорном оз. Севан из состава зоопланктона исчез крупный вид отряда Cladocera — Daphnia (Ctenodaphnia) magna Straus. Это вызвало повышение количественных характеристик гетеротрофных нанофлагеллят, в результате чего сократились численность и биомасса бактериопланктона. Одновременно отмечен ряд сезонных особенностей трансформации планктона. В частности, в июле наблюдалось увеличение численности и биомассы планктонных беспозвоночных, в том числе за счет представителей Cladocera – D. longispina O.F. Müller и Diaphanosoma lacustris Kořínek. Основная причина этого – изменения распределения сигов, спровоцированные увеличением их численности, обеднением кормовой базы при исчезновении крупной *D. magna* и высокой температурой воды. Это способствовало формированию максимальной плотности рыб на больших, чем обычно, глубинах, где оптимально сочетались температурные и трофические условия. Сглаживание заметного влияния рыб на зоопланктон могло быть связано и с повышением трофности озера, при котором выедание компенсируется более высокой плодовитостью беспозвоночных. Об увеличении трофности свидетельствует повышение биомассы фитопланктона, которое определяется возросшим количеством регенерируемого Cladocега фосфора на фоне высокой температуры воды. Это не только компенсировало выедание водорослей и цианобактерий, но и способствовало повышению их биомассы. В октябре пресс рыб на беспозвоночных в толще воды усилился в связи с увеличением их плотности и особенностями вертикального распределения из-за дефицита кислорода в придонных слоях. В этих условиях повысились число видов и доля Rotifera в общей численности и биомассе зоопланктона, сократились его численность и биомасса за счет ракообразных-фильтраторов Diaphanosoma lacustris и Daphnia longispina. Однако снижение их количества не привело к изменениям биомассы и структуры фитопланктона, что связано с уменьшением поступления фосфора, экскретируемого Cladocera. Таким образом, реакция зоопланктона и контролируемых им групп организмов на увеличение плотности рыбного населения зависит от вертикального распределения планктофагов, определяемого температурой воды, концентрацией кислорода и количественными характеристиками кормовых объектов.

*Ключевые слова:* высокогорное озеро Севан (Армения), количественные характеристики, структура, зоо-, фито-, бактериопланктон, гетеротрофные нанофлагелляты, плотность рыб, температура воды, концентрация кислорода

**DOI:** 10.31857/S0044513420120053

Озеро Севан — высокогорный ( $\sim$ 1900 м над ур. м.) и самый крупный (площадь  $\sim$ 1262 км²) водоем Кавказа, расположенный между 40°18′38.16″ N, 45°20′57.12″ Е. В 1978 г. озеру присужден статус Национального парка в рамках "Рамсарской кон-

венции". Экологическое состояние озера с 2002 г. определяется плановым повышением уровня воды, а также колебаниями плотности рыбного населения, основу которого составляют сиг (Coregonus lavaretus L.) и карась (Carassius auratus gibelio

(Bloch)) (Озеро Севан ..., 2016). Эти факторы способствовали трансформации зоопланктона, который играет ведущую роль в формировании структуры планктонного сообщества водоема. Особое значение имеют Cladocera, которые в Севане представлены нативным видом Daphnia longispina O.F. Müller, а также двумя видами-вселенцами — *Diaphanosoma lacustris* Kořínek (с 2005 г.) и Daphnia (Ctenodaphnia) magna Straus (с 2011 г.) (Krylov et al., 2016, 2016a, 2018). Максимальных количественных характеристик ветвистоусые ракообразные достигли за счет D. magna в период значительного сокращения количества сигов в 2011 и 2012 гг. (Озеро Севан ..., 2016). Однако с 2013 г. началось постепенное увеличение плотности рыб, что в разряд актуальных ставит задачу исследований изменений беспозвоночных и других элементов планктона озера. Результаты изучения планктона оз. Севан при разной плотности рыб на фоне изменений ряда абиотических факторов среды могут стать основой для прогнозов состояния биологических сообществ водоемов в условиях колебаний количественных характеристик высшего трофического звена.

Цель работы — описание изменений видового состава, количественных показателей и структуры планктонных организмов пелагиали оз. Севан в летний и осенний сезоны при разной плотности рыб.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Первичный материал собран на 15-20 станциях пелагиали (>15 м) Большого (БС) и Малого Севана (МС) в июле и октябре 2013 и 2018 гг. Зоопланктон собирали сетью Джеди с ячеей 64 мкм, протягивая ее от дна до поверхности, а также батометром Молчанова (объем 4 л) через каждые 1— 5 м. Пробы фиксировали 4%-ным формалином, камеральную обработку проводили по стандартной методике (Методика ..., 1975), биомассу рассчитывали с учетом размеров организмов (Балушкина, Винберг, 1979). Экскрецию минерального фосфора Cladocera определяли по уравнениям зависимости от массы тела животных и температуры воды (Жукова, 1989). Интегральные сборы фитопланктона, бактериопланктона и гетеротрофных нанофлагеллят осуществляли батометром Молчанова от поверхности до дна через каждые 1-5 м. Консервирование и камеральную обработку проб фитопланктона проводили по стандартной методике (Методика ..., 1975). Для получения проб бактериопланктона и гетеротрофных нанофлагеллят воду сразу после отбора фиксировали 40%-ным формальдегидом до конечной концентрации 2% и хранили в темноте при 4°C. Методом эпифлуоресцентной микроскопии (микроскоп Olympus BX51 (Япония)) определяли численность и размеры микроорганизмов. Бактерий окрашивали флуорохромом

ДАФИ (Porter, Feig, 1980), гетеротрофных нанофлагеллят – примулином (Caron, 1983). Сырую биомассу микроорганизмов вычисляли путем умножения их численности на средний объем клеток. Пространственное распределение рыбного населения озера оценивали гидроакустическим методом (Simmonds, MacLennan, 2005; Parker-Stetter et al., 2009) эхолотом SIMRAD EK80 с двухчастотной антенной ES38-18/200-18C (расщепленный луч на частоте 38 кГц и одиночный луч на частоте 200 кГп. ширина диаграммы направленности 18° для обеих частот). Съемку проводили по заранее запланированным разрезам с НИС "Гидролог" на скорости 3 м/с, заглубление антенны составляло 1 м от поверхности воды. Распределение рыб анализировали методом эхосчета в диапазоне глубин от 2.5 м до дна. Отлавливали рыб фрагментарными сетями (Prchalová et al., 2009), изготовленными из шести панелей монофиламентной нейлоновой дели длиной 6 м и высотой 10 м. Панели имеют различный размер ячеи и соединены в следующем порядке: 35, 20, 40, 25. 45, 30 мм. Лов рыбы проводили в непосредственной близости свала глубин (удаление от берега 1.5 км, глубина озера в месте лова 28 м). Сети ставили на двух горизонтах: в диапазонах глубин 0-10 и 10-20 м. У выловленных сигов извлекали пищеварительный тракт и фиксировали 96% этанолом. Состав содержимого пищеварительных трактов определяли в лаборатории под бинокуляром. Прозрачность воды измеряли диском Секки, температуру воды и концентрацию кислорода на глубинах от 0 до 30 м с дискретностью 1-5 м -"YSI ProPlus", температуру воды в слое более 30 м термометром.

Статистическую обработку данных, после проверки нормальности распределения по критерию Колмогорова-Смирнова, проводили с помощью однофакторного дисперсионного анализа (p < 0.05, ANOVA), множественные сравнения групповых средних — критерия наименьшей значимой разности (LSD-test), для определения корреляционных связей использован коэффициент Пирсона (p < 0.05).

#### РЕЗУЛЬТАТЫ

**Июль.** В 2018 г. снизилась прозрачность воды, а ее температура оказалась выше, чем в 2013 г.: в МС до глубины 30 м — на  $1.1-2.0^{\circ}$ С, в БС — на  $1.2-3.3^{\circ}$ С (табл. 1, рис. 1a,  $1\delta$ ). Измерения содержания растворенного в воде кислорода, проведенные лишь в БС, показали, что его концентрация во всем столбе воды была больше 4 мг/л (рис.  $1\epsilon$ ).

В 2018 г. относительно данных 2013 г. возросли биомасса фитопланктона, численность и биомасса гетеротрофных нанофлагеллят, снижались численность и биомасса бактериопланктона (табл. 1). В 2013 г. основу биомассы фитопланктона составляли Chlorophyta (58.4% в МС и 51.5%

**Таблица 1.** Средние  $(m \pm SD)$  температура и прозрачность воды, численность (N) и биомасса (B) фито-  $(\Phi\Pi)$ , бактериопланктона  $(B\Pi)$  и гетеротрофных нанофлагеллят  $(\Gamma H\Phi)$  Малого (MC) и Большого (BC) Севана в июле и октябре 2013 и 2018 гг.

			И	ЮЛЬ		Октябрь				
Γ	Іоказатель	M	С	Б	С	MC		БС		
		2013 <sup>a</sup>	2018 <sup>b</sup>	2013 <sup>c</sup>	2018 <sup>d</sup>	2013 <sup>e</sup>	2018 <sup>f</sup>	2013 <sup>g</sup>	2018 <sup>h</sup>	
Темпер	атура воды, °С	19.4 ± ± 0.2*b	21.4 ± ± 0.2*d	19.5 ± ± 0.1* <sup>d</sup>	22.1 ± ± 0.3	13.6 ± ± 0.1*f, g	15.7 ± ± 0.6	14.7 ± ± 0.2*h	16.5 ± ± 0.2	
Прозра	чность воды, м	11.8 ± ± 0.7*b	2.1 ± ± 0.8	10.5 ± ± 0.6*d	2.3 ± ± 0.6	11.2 ± ± 0.1*f	8.6 ± ± 0.3	8.6 ± ± 0.4	8.0 ± ± 0.3	
ФΠ	<i>В</i> , г/м <sup>3</sup>	0.49 ± ± 0.12*b	2.38 ± ± 0.59	0.33 ± ± 0.15* <sup>d</sup>	2.23 ± ± 0.26	0.87 ± ± 0.1	0.92 ± ± 0.2	1.05 ± ± 0.3	1.12 ± ± 0.3	
БП	$N$ , $10^3$ кл./мл	8999.8 ± ± 1563.8*b	4669.1 ± ± 1564.8	11118.7 ± ± 1608.7* <sup>d</sup>	4138.7 ± ± 501.8	$10203.1 \pm \\ \pm 2545.7^{*f}$	2901.9 ± ± 412.1	13 326.4 ± ± 678.0*h	3584.6 ± ± 247.3	
DII	<i>В</i> , мг/м <sup>3</sup>	546.7 ± ± 55.6*b	235.6 ± ± 29.59	505.8 ± ± 65.8*d	258.0 ± ± 39.4	797.7 ± ± 120.4*f	284.1 ± ± 28.6	1168.6 ± ± 313.6*h	277.7 ± ± 22.2	
ГНФ	<i>N</i> , кл./мл	88.6 ± ± 29.5*b	724.6 ± ± 170.4	64.7 ± ± 30.4* <sup>d</sup>	692.6 ± ± 152.6	193.5 ± ± 112.9*f	567.6 ± ± 40.3	271.9 ± ± 55.7*h	585.7 ± ± 93.5	
	<i>В</i> , мг/м <sup>3</sup>	6.9 ± ± 2.2* <sup>b</sup>	42.3 ± ± 14.6	5.2 ± ± 2.5* <sup>d</sup>	32.7 ± ± 10.9	8.8 ± ± 5.1*f,g	27.7 ± ± 5.9	25.6 ± ± 5.1*h	29.0 ± ± 6.6	

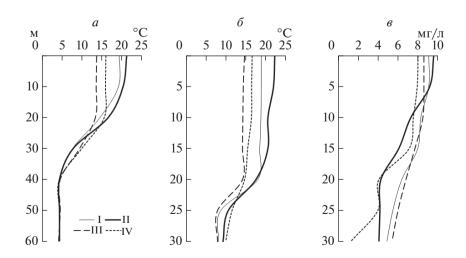
Примечания. Здесь и в табл. 2, 3: \* — достоверные различия по LSD-test (p < 0.05).

Лучше здесь и в других таблицах МС БС – полностью.

в БС), в 2018 г. — Суапорһуtа (52.9 и 50.8%), сократилась доля Bacillarioрһуtа (с 15.3 до 0.5% и с 12.4 до 0.7%). В бактериопланктоне по численности преобладали одиночные клетки < 2 мкм: в МС в 2013 г. — 97.7%, в БС — 97.6%, в 2018 г. — соответственно 98.3 и 96.9%. Основа биомассы также представлена клетками < 2 мкм, однако в 2013 г. в МС их доля была 92.9%, в БС — 93.0%, а в 2018 г.

она снизилась до соответственно 82.6 и 75.5% за счет увеличения доли клеток > 2 мкм.

В 2013 и 2018 гг. в зоопланктоне БС была выше численность Rotifera, в 2013 г. — меньше Cladocera (табл. 2). Основу численности в 2013 г. составляли Сорероda, в 2018 г. ярко выраженного преобладания той или иной группы беспозвоночных не наблюдалось. Доминировали по численности в



**Рис. 1.** Вертикальное распределение температуры в Малом (a) и Большом ( $\delta$ ) Севане и растворенного в воде кислорода (a): I — июль 2013 г., II — июль 2018 г., III — октябрь 2013 г., IV — октябрь 2018 г.

2013 г. Hexarthra mira (Hudson), науплиусы и копеподиты Calanoida и Cyclopoida, Cyclops strenuus (Fischer), Daphnia longispina, в 2018 г. — Euchlanis dilatata Ehrenberg, Daphnia longispina, Diaphanosoma lacustris и науплиусы Calanoida, в МС также копеподиты Calanoida, в БС — Keratella quadrata (Müller) и Filinia terminalis (Plate). В 2018 г. по сравнению с 2013 г. увеличился индекс Шеннона, рассчитанный по численности, а также возросла общая численность зоопланктона за счет Rotifera и Cladocera.

Основу биомассы зоопланктона составляли Cladocera (табл. 2). В 2013 г. по биомассе доминировали Daphnia magna и D. longispina, в 2018 г. – D. longispina, только в МС — также Diaphanosoma lacustris, Cyclops strenuus и Acanthodiaptomus denticornis (Wierzejski), в БС — Cyclops abyssorum. В 2018 г. относительно данных 2013 г. возросла биомасса Rotifera и Copepoda, а также доля Cladocera в общей биомассе зоопланктона (табл. 2). Кроме этого, в 2018 г. из состава сообщества исчезла Daphnia magna, но увеличилась численность и биомасса D. longispina, Diaphanosoma lacustris и количество экскретируемого ими фосфора (табл. 3).

В двух участках озера различалась плотность распределения рыб: наибольшая величина отмечена в БС -40.6 (2013 г.) и 428.0 (2018 г.) экз./млн м<sup>3</sup>, в то время как в МС она была соответственно 7.7 и 84.2 экз./млн м<sup>3</sup>. В 2013 г. подавляющая часть рыбного населения (56.1% в МС и 64.0% в БС) концентрировалась в слое воды 10-15 м (рис. 2a, 2в). При этом в МС максимальные плотности рыб (35.7%) отмечены на глубине 14—15 м (температура воды 18.3°C), в БС отмечены на глубине 10-11 м (25.6, температура воды  $18.7^{\circ}$ C) (рис. 1a; 2a, 2e). В 2018 г. рыбное население было сосредоточено в более глубоких слоях воды: в МС – от 15 до 21 м (85.3%), в БС отмечены на глубинах 6–21 м (88.6%) (рис. 2a, 2s). Максимальные значения плотности рыб в МС отмечались на горизонте 18—19 м (32.8%, температура воды 17.7°C), в БС отмечены на глубине 18-19 м (19.3%, температура воды  $7.6-9.0^{\circ}$ C) (рис. 16; 2a, 2e). Концентрацию рыб в 2018 г. на этих глубинах подтверждает и анализ их горизонтального распределения: наибольшие скопления и в МС, и в БС наблюдались на свале в районе 20 м (рис. 36,  $3\epsilon$ ).

В 2013 г. основа питания у 100% сигов представлена *Daphnia magna* — до 95% от общего состава организмов, обнаруженных в желудочно-кишечном тракте, среди которых также были цианобактерии и нитчатые диатомовые водоросли рода *Melosira*, у ряда особей встречались *Cyclops abyssorum*, единичные имаго хирономид (Orthocladiinae). В 2018 г. лишь 42% особей сигов питалось исключительно планктонными организмами, 37% — бентосными, а у 21% особей в желудочно-кишечном тракте отмечались обе группы животных. Планктонные организмы в пищевом комке сигов в 2018 г. были представлены *Cyclops* sp.

и *Daphnia* sp., донные организмы — личинками хирономид, стрекоз и поденок, моллюсками рода *Pisidium*, но в основном — амфиподами (представители семейства Gammaridae). Амфиподы к 2018 г. в МС отмечались до глубины 50 м, где их численность составляла 120 экз./м², на глубине 30 м она была выше — до 560 экз./м², а в БС на глубине 25 м плотность достигала 60 экз./м². В 2013 г. представители семейства Gammaridae были представлены лишь до глубины 15 м, где их средняя численность составляла 60 экз./м².

**Октябрь.** В 2018 г. температура была выше, чем в 2013 г.: в МС в столбе воды 0—30 м — на 0.5—2.3°C, в БС от поверхности до дна — на 0.5—3.6°C (табл. 1, рис. 1a,  $1\delta$ ). Кроме того, в 2018 г. обнаружено снижение прозрачности воды и дефицит растворенного в воде кислорода в слое ниже 20 м (рис. 1a).

В оба года исследований различий биомассы фитопланктона между МС и БС не обнаружено, отсутствовали они и между 2013 и 2018 гг. (табл. 1). Основу биомассы фитопланктона составляли диатомовые водоросли (от 75.2 до 86.7%). Между двумя участками озера также отсутствовали различия количественных характеристик бактерий (табл. 1), однако в 2018 г. в обоих участках водоема обнаружено значительное сокращение их численности и биомассы относительно данных 2013 г. Кроме того, в 2018 г. численность и биомасса гетеротрофных нанофлагеллят были больше, чем в 2013 г.

Различий удельного числа видов зоопланктеров между участками водоема не выявлено (табл. 2). В 2018 г. по сравнению с 2013 г. в обеих частях озера возросло число видов Rotifera, уменьшилось — Сорероda, а в БС — также Cladocera.

В 2013 г. численность зоопланктона в МС и БС не различалась, а в 2018 г. в БС были меньше плотность Copepoda и их доля в общей численности (табл. 2). Основу численности в 2013 г. составляли Copepoda, в 2018 г. – Cladocera. В 2013 г. по численности доминировали науплиусы Сорероda, копеподиты Calanoida, Acanthodiaptomus denticornis, Diaphanosoma lacustris, Daphnia magna, B 2018 Γ. – Euchlanis dilatata, Daphnia longispina, Diaphanosoma lacustris и науплиусы Calanoida, в MC – также копеподиты Calanoida, в БС – Keratella quadrata, Filinia terminalis и Cyclops abyssorum. В 2018 г. относительно данных 2013 г. в обеих частях озера в общей численности зоопланктона возросла доля Rotifera, снизились численность общая, численность Copepoda и Cladocera, доля веслоногих ракообразных в обшей численности. повысилась величина индекса Шеннона (табл. 2).

Биомасса зоопланктона в двух частях озера не различалась, лишь биомасса Сорерода в 2018 г. была больше в МС (табл. 2). В 2013 г. в обоих участках озера по биомассе доминировали Daphnia magna, Diaphanosoma lacustris и Acanthodiaptomus denticornis, в 2018 г. — Daphnia longispina, в МС —

Таблица 2. Средние  $(m \pm SD)$  число видов (S), численность  $(N^1)$ , биомасса  $(B^2)$  и индекс Шеннона (H) зоопланктона пелагиали Малого (МС) и Большого (БС) Севана в июле и октябре 2013 и 2018 гг.

Показатель S Rotifera Copepoda				_				
<u> </u>	IMIC		PC	Ü	MC	C	PC	
	2013 <sup>a</sup>	2018 <sup>b</sup>	2013°	2018 <sup>d</sup>	2013°	2018 <sup>f</sup>	20138	2018 <sup>h</sup>
Copepoda	2.8 ± 0.7	$4.6 \pm 0.9$	$4.2 \pm 1.0$	$4.8 \pm 0.6$	$1.8 \pm 0.3 *^{f}$	4.4 ± 1.5	$2.3 \pm 0.6$ *h	$6.0 \pm 0.8$
	4.8 $\pm$ 0.7	$6.0 \pm 1.1$	$4.0 \pm 0.3$	$5.2 \pm 0.8$	$4.0 \pm 0.4^{*b}$	$2.7 \pm 0.2$	$4.0\pm0.0^{*\mathrm{h}}$	$2.0\pm0.2$
Cladocera	$3.0 \pm 0.0^{*b}$	$2.2 \pm 0.2$	$3.4 \pm 0.2*^{d}$	$2.0\pm0.0$	$2.8 \pm 0.3$	$2.5 \pm 0.2$ *h	$2.4 \pm 0.3*^{h}$	$1.1 \pm 0.1$
Всего	$10.6 \pm 1.4$	$12.8 \pm 1.7$	$11.6 \pm 1.4$	$12.0 \pm 0.7$	$8.6 \pm 0.3$	$9.6 \pm 1.7$	$8.7 \pm 0.9$	$9.1 \pm 0.9$
N Rotifera	$\frac{1.3 \pm 0.2^{*b,c}}{3.4 \pm 1.4^{*b,c}}$	$\frac{31.8 \pm 7.2^{*d}}{31.2 \pm 10.6}$	$\frac{8.0 \pm 0.9*^{d}}{15.8 \pm 1.3*^{d}}$	$\frac{66.2 \pm 11.9}{37.4 \pm 8.4}$	$\frac{7.5 \pm 3.8}{7.0 \pm 2.1*^{f}}$	$\frac{11.7 \pm 6.1}{22.2 \pm 7.8}$	$\frac{4.3 \pm 0.8 *^{\text{h}}}{6.0 \pm 2.2 *^{\text{h}}}$	$\frac{7.1 \pm 1.1}{32.3 \pm 4.4}$
Copepoda	$\frac{41.4 \pm 9.0}{71.1 \pm 2.8^{b}}$	$\frac{45.4 \pm 15.1}{33.9 \pm 6.5}$	$\frac{35.4 \pm 6.3}{66.7 \pm 3.2*^{d}}$	$\frac{55.2 \pm 10.1}{28.1 \pm 3.3}$	$\frac{57.8 \pm 14.2^{*f}}{55.3 \pm 4.5^{*f}}$	$\frac{10.8 \pm 1.3*^{\text{h}}}{35.0 \pm 5.9*^{\text{h}}}$	$\frac{52.3 \pm 12.9^{*h}}{53.5 \pm 3.2^{*h}}$	$\frac{4.6 \pm 0.7}{22.5 \pm 3.6}$
Cladocera	$\frac{17.4 \pm 5.8^{\text{b,c}}}{25.5 \pm 3.9}$	$\frac{55.5 \pm 22.6}{34.9 \pm 7.2}$	$\frac{9.8 \pm 2.9*^{d}}{17.5 \pm 3.1}$	$\frac{71.9 \pm 23.4}{34.5 \pm 6.9}$	$\frac{45.6 \pm 14.6 *^{f}}{37.7 \pm 5.1}$	$\frac{15.7 \pm 4.0}{42.8 \pm 4.0}$	$\frac{41.5 \pm 9.3^{*h}}{40.5 \pm 4.5}$	$\frac{11.4 \pm 2.7}{45.3 \pm 4.3}$
Общая	$60.0 \pm 14.4^{*b}$	$132.8 \pm 41.0$	$53.2 \pm 9.5*^{d}$	$193.2 \pm 24.2$	$111.0 \pm 29.5*^{f}$	$38.2 \pm 11.0$	$98.1 \pm 21.6^{*h}$	$23.1 \pm 3.2$
B Rotifera	$0.001 \pm 0.0001*^{b,c}$ $0.03 \pm 0.02*^{c}$	$\frac{0.056 \pm 0.013}{1.1 \pm 0.6}$	$\frac{0.009 \pm 0.002^{*d}}{0.14 \pm 0.03}$	$\frac{0.073 \pm 0.008}{1.0 \pm 0.4}$	$\frac{0.002 \pm 0.0007}{0.055 \pm 0.033*^{f}}$	$\frac{0.006 \pm 0.003}{0.8 \pm 0.3}$	$\frac{0.0015 \pm 0.0003}{0.108 \pm 0.099*^{h}}$	$\frac{0.005 \pm 0.001}{5.9 \pm 3.2}$
Copepoda	$0.64 \pm 0.13*^{b}$ $9.1 \pm 4.4*^{b}$	$\frac{2.93 \pm 0.87}{26.5 \pm 4.7}$	$0.41 \pm 0.09*^{d}$ $5.9 \pm 0.9*^{d}$	$\frac{2.44 \pm 0.81}{18.0 \pm 2.9}$	$\frac{1.32 \pm 0.17*^{f}}{22.5 \pm 8.8*^{f}}$	$0.261 \pm 0.049 *^{\text{h}}$ $45.2 \pm 3.2$	$\frac{1.15 \pm 0.46}{16.2 \pm 8.9}$	$\frac{0.095 \pm 0.031}{29.0 \pm 6.8}$
Cladocera	$\frac{11.2 \pm 4.1}{90.8 \pm 4.4*^{b}}$	$\frac{9.26 \pm 3.34}{72.4 \pm 4.5}$	$\frac{7.5 \pm 1.5}{94.0 \pm 0.9^{*d}}$	$\frac{12.69 \pm 5.39}{81.0 \pm 3.0}$	$\frac{10.74 \pm 5.12^{*f}}{77.4 \pm 8.8^{*f}}$	$\frac{0.333 \pm 0.089}{54.1 \pm 3.1}$	$\frac{13.93 \pm 6.51^{*h}}{83.7 \pm 9.0^{*h}}$	$\frac{0.296 \pm 0.113}{65.1 \pm 7.5}$
Общая	$11.9 \pm 4.1$	$12.23 \pm 4.19$	$7.96 \pm 1.57$	$15.21 \pm 6.10$	$12.06 \pm 5.21*^{f}$	$0.600 \pm 0.139$	$15.08 \pm 6.88$ *h	$0.396 \pm 0.114$
H, бит/экз.	$1.02 \pm 0.19*^{b}$	$2.67 \pm 0.25$	$1.35 \pm 0.07^{*d}$	$3.12 \pm 0.15$	$2.23 \pm 0.05 *^{f}$	$2.70 \pm 0.3$	$2.25 \pm 0.1^{*h}$	$3.10\pm0.2$

Примечания.  $^{1}$  в числителе — тыс. экз./м $^{2}$ , в знаменателе — доля (%) в общей численности зоопланктона;  $^{2}$  в числителе —  $r/M^{3}$ , в знаменателе — доля (%) в общей биомассе зоопланктона.

**Таблица 3.** Средние  $(m \pm SD)$  численность  $(N, \text{тыс. 9к3./м}^3)$ , биомасса  $(B, \text{г/m}^3)$  и скорость экскреции минерального фосфора  $(P, \text{гP/(m}^3 \text{ cyr)})$  *Daphnia longispina* (I), *Diaphanosoma lacustris* (II) и *Daphnia magna* (III) в пелагиали Малого (МС) и Большого (БС) Севана в июле и октябре 2013 и 2018 гг.

ель		Июль				Октябрь				
Показатель	Вид	MC		БС		MC		БС		
Пок		2013 <sup>a</sup>	2018 <sup>b</sup>	2013 <sup>c</sup>	2018 <sup>d</sup>	2013 <sup>e</sup>	2018 <sup>f</sup>	2013 <sup>g</sup>	2018 <sup>h</sup>	
	I	13.6 ± ± 5.1*b	31.4 ± ± 12.3	6.8 ± ± 2.5*d	58.5 ± ± 16.5	0.2 ± ± 0.1	0.3 ± ± 0.1*h	0	0.005 ± ± 0.004	
N	II	2.0 ± ± 0.9*b	24.1 ± ± 11.5	1.9 ± ± 0.4*d	13.4 ± ± 8.1	42.3 ± ± 13.3*f	15.2 ± ± 4.1	34.6 ± ± 6.5*h	11.4 ± ± 2.7	
	III	1.8 ± ± 0.9	0	1.1 ± ± 0.2	0	3.1 ± ± 1.4	0	6.9 ± ± 3.5	0	
В	I	3.9 ± ± 1.2	7.9 ± ± 3.1	3.0 ± ± 0.9*d	12.0 ± ± 4.9	0.067 ± ± 0.063*f	0.020 ± ± 0.013	0	0.0001 ± ± 0.0001	
	II	0.08 ± ± 0.04* <sup>b</sup>	1.3 ± ± 0.5	0.08 ± ± 0.02	0.7 ± ± 0.6	1.52 ± ± 0.44* <sup>f</sup>	0.312 ± ± 0.097	1.51 ± ± 0.31*h	0.296 ± ± 0.113	
	III	7.3 ± ± 3.6	0	4.5 ± ± 0.7	0	9.16 ± ± 4.87	0	12.42 ± ± 6.28	0	
P	I	0.131 ± ± 0.051*b	0.337 ± ± 0.132	0.060 ± ± 0.024* <sup>d</sup>	0.677 ± ± 0.174	0.0013 ± ± 0.001	0.004 ± ± 0.002*h	0	0.00008 ± ± 0.00007	
	II	$0.030 \pm 0.013^{*b}$	0.382 ± ± 0.193	0.028 ± ± 0.006* <sup>d</sup>	0.224 ± ± 0.119	0.540 ± ± 0.185*f	0.233 ± ± 0.062	0.416 ± ± 0.076*h	0.188 ± ± 0.037	
	III	0.009 ± ± 0.005	0	0.006 ± ± 0.001	0	0.014 ± ± 0.006	0	0.034 ± ± 0.018	0	
	Общее	$0.170 \pm 0.060^{*b}$	0.720 ± ± 0.312	0.094 ± ± 0.028* <sup>d</sup>	0.901 ± ± 0.274	0.556 ± ± 0.191* <sup>f</sup>	0.237 ± ± 0.061	0.451 ± ± 0.089*h	0.188 ± ± 0.037	

также *Diaphanosoma lacustris* и *Acanthodiaptomus denticornis*, в БС — *Cyclops abyssorum*. В 2018 г. по сравнению с данными 2013 г. значительно сократилась биомасса зоопланктона за счет ракообразных, увеличились доли Rotifera и Copepoda в общей биомассе, снизилась доля Cladocera. Кроме того, в 2018 г. в обеих частях озера из состава зоопланктона исчезла *Daphnia magna*, снизилась экскреция фосфора Cladocera за счет *Diaphanosoma lacustris* (табл. 3).

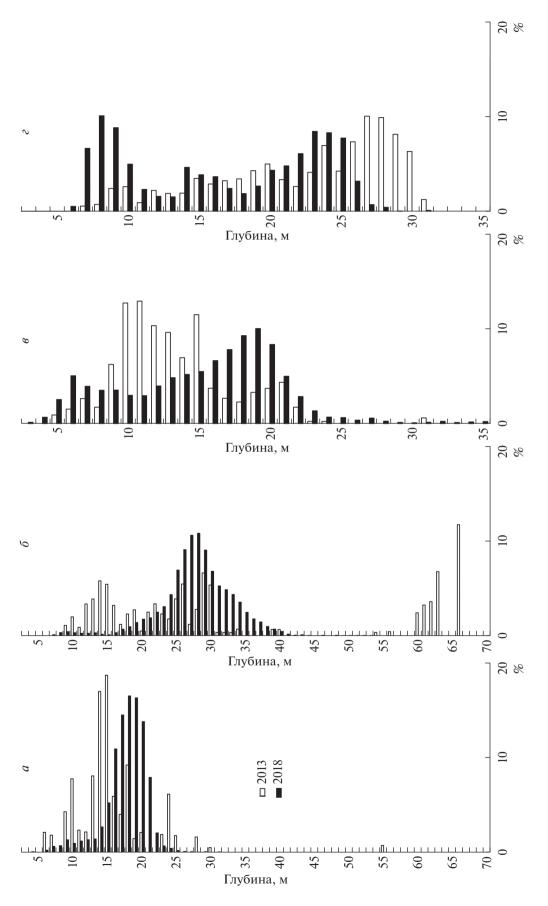
Плотность рыб в БС (2013 г. — 92.9 экз./млн м³, 2018 г. — 323.2 экз./млн м³) была больше, чем в МС (соответственно 21.7 и 212.5 экз./млн м³). В МС в 2013 г. основные скопления рыб регистрировались в слоях от 60 до 66 м (27.8%), от 25 до 30 м (25.4%) и от 10 до 15 м (21.5%), в 2018 г. — от 25 до 30 м (53.3%) (рис. 26, 2e), при этом в наибольшей степени концентрировались, а затем распределялись равномерно с отметки ~1.5 км от берега (рис. 46). В БС в 2013 г. наибольшая плотность отмечена в слое 24—30 м (53.0%), в 2018 г. — в слоях 20—25 м (39.8%) и 7—10 м (30.6%) (рис. 26, 2e), при этом основные скопления регистрирова-

лись в  $\sim$ 4 км от берега на глубинах около 25 м (рис. 4 $\epsilon$ ).

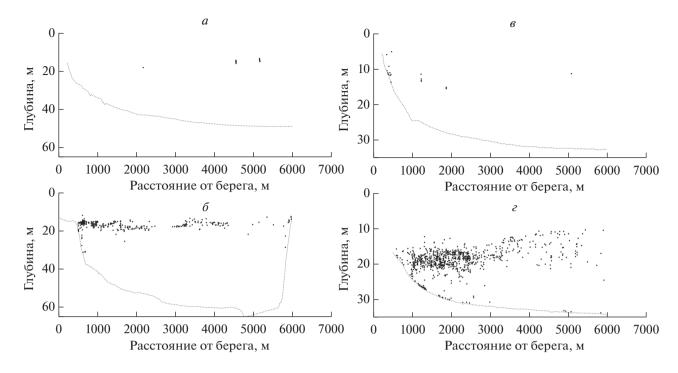
Основа питания у 90% сигов в октябре 2013 г. была представлена *Daphnia magna*, в 2018 г. лишь 28% особей сигов питалось исключительно планктонными организмами (Calanoida), 44% — бентосными (в основном представители семейства Gammaridae), у 28% особей желудочно-кишечные тракты оказались пустыми.

#### ОБСУЖДЕНИЕ

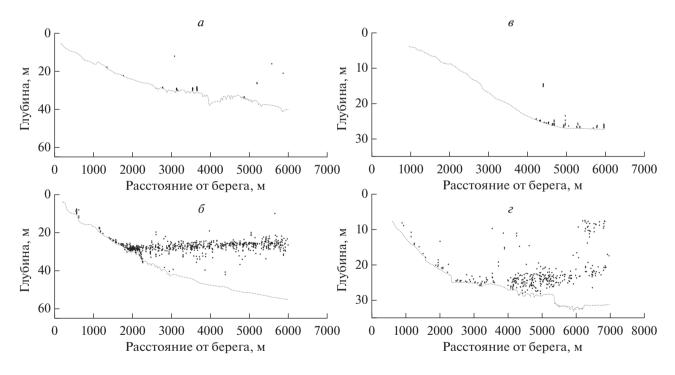
Результаты исследований показали, что в отдельные годы наблюдались различия характеристик зоопланктона между участками озера: в МС, где плотность рыб была меньше, отмечено снижение численности и биомассы Rotifera, повышение — Crustacea (табл. 2). Однако наиболее яркие различия зоопланктона при разной плотности рыб выявились при сравнении данных 2013 и 2018 гг. При этом ряд изменений зоопланктона при увеличении количества рыб в 2018 г. были вполне закономерны (Гиляров, 1987; Садчиков, 2007; Bartell, Kitchell, 1978; Brooks, Dodson, 1965;



**Рис. 2.** Средняя доля рыб от их общей численности в столбе воды Малого (*a*, *b*) и Большого (*в*, *г*) Севана в июле 2013 (*a*, *в*) и октябре 2018 (*b*, *г*) гг.



**Рис. 3.** Горизонтальное распределение рыб в Малом  $(a, \delta)$  и Большом  $(s, \epsilon)$  Севане в июле 2013  $(a, \delta)$  и 2018  $(\delta, \epsilon)$  гг.



**Рис. 4.** Горизонтальное распределение рыб в Малом  $(a, \delta)$  и Большом  $(s, \epsilon)$  Севане в октябре 2013  $(a, \delta)$  и 2018  $(\delta, \epsilon)$  гг.

Hrbaček, 1962; Stenson et al., 1978). Во-первых, в это время из состава беспозвоночных исчезла *D. magna* — наиболее крупный и окрашенный вид Cladocera. Во-вторых, наблюдалась закономерность, которая ранее уже была отмечена в оз. Се-

ван (Озеро Севан ..., 2016): увеличение величины индекса Шеннона. На наш взгляд, механизм изменения величины индекса заложен в том, что рыбы, с одной стороны, выбирают наиболее заметные пищевые объекты, с другой, — способны

переключаться на более многочисленные, независимо от их размера (Murdoch, 1969; Murdoch et al., 1975). При этом выедание и крупных и/или многочисленных организмов благоприятствует снижению степени доминирования одного вида по биомассе и/или по численности, в результате чего значение индекса Шеннона возрастает.

Однако часть изменений планктона оказалась весьма специфичной. Так, в июле 2018 г. по сравнению с 2013 г. в озере увеличились численность и биомасса зоопланктона, в том числе *D. longispina* и *Diaphanosoma lacustris* (табл. 2, 3). Явное противоречие с подавляющим числом литературных данных, указывающих на то, что усиление пресса со стороны планктоноядных рыб приводит к сокращению численности и биомассы зоопланктона и, в частности, Cladocera (Гиляров, 1987; Садчиков, 2007; Bartell, Kitchell, 1978; Brooks, Dodson, 1965; Hrbaček, 1962; Stenson et al., 1978), ставит вопрос о причинах увеличения количественных показателей планктонных беспозвоночных в июле?

Анализ содержимого желудочно-кишечного тракта сигов в 2018 г. показал, что почти половина особей питались только донными формами (представители семейства Gammaridae), в то время как в 2013 г. 100% особей потребляли в основном Daphnia magna. Очевидно, что увеличение количества сигов с бентосным типом питания в 2018 г. связано со значительным возрастанием их численности и, соответственно, возросшей конкуренцией за планктонные организмы на фоне исчезновения крупной D. magna. В результате возросла плотность рыб в более глубоких слоях воды, особенно на свале глубин (около 20 м), где, очевидно, и происходит питание бентосными организмами.

Изменение вертикального распределения сигов в июле 2018 г. могло определяться также высокой температурой воды (табл. 1). Известно, что рыбы способны четко ориентироваться в температурных градиентах, различая разницу до 0.1°C и выбирать оптимальные их физиологическому состоянию температурные зоны (Steffel et al., 1976). Особое значение температура воды имеет для Coregonus lavaretus — одного из наиболее холодолюбивых видов рыб современной ихтиофауны (Kudersky, 1997), который в стратифицированных озерах выбирает гиполимнион, характеризующийся наиболее благоприятными температурными условиями. Однако даже такие холодолюбивые рыбы как *C. lavaretus* при дефиците пищи могут периодически перемещаться из слоев воды с оптимальными температурами в менее благоприятные, но богатые пищей (Brett, 1971; Смирнов, 2013). Так. в 2013 г., когда такой ценный объект питания сигов, как амфиподы, встречались лишь до глубины 15 м, а в толше воды была массово представлена крупная и доступная для сигов Daphnia magna, им было выгодно добывать ее в верхних слоях мета- и даже нижних слоях эпилимниона. В 2018 г., когда в наиболее прогретом слое эпилимниона состав Cladocera в июле включал представителей относительно мелких и прозрачных видов, сигам стало более выгодно совершать миграции в гиполимнион, где основу его питания составили амфиподы, которые к этому времени встречались на глубинах до 50 м. Следовательно, в 2018 г. рыбы выбирали оптимальное сочетание температурных и трофических условий, которое складывалось на глубине около 20 м в непосредственной близости от дна на свале глубин.

Помимо этого, имеются сведения о том, что значение контроля сверху для зоопланктона зависит от трофического статуса водоема: в более кормных условиях влияние рыб отражается в меньшей степени, т.к. выедание компенсируется более высокой плодовитостью беспозвоночных (Алимов, 2001). Об улучшении кормовой базы зоопланктеров в июле 2018 г. свидетельствует увеличение биомассы фитопланктона по сравнению с 2013 г. (табл. 1).

Однако возрастание биомассы фитопланктона на фоне повышения численности и биомассы зоопланктона, в том числе D. longispina и Diaphanosoma lacustris, весьма необычно. Определенную роль в этом могла сыграть более высокая температура воды, о чем свидетельствуют коэффициенты корреляции биомассы зеленых водорослей (r=0.59), цианобактерий (r=0.50) и общей биомассы фитопланктона (r=0.68).

Кроме того, повышение биомассы фитопланктона может определяться жизнедеятельностью зоопланктеров-фильтраторов за счет насыщения воды их метаболитами, которые являются питательными веществами для водорослей и цианобактерий (Жолткевич и др., 2013). Известно, что наибольшая скорость экскреции фосфора характерна для видов Cladocera, отличающихся меньшими размерами (Ferrante, 1976). В 2018 г. суммарная биомасса относительно мелкоразмерных Daphnia longispina и Diaphanosoma lacustris значительно превышала таковую в 2013 г., в результате чего возросло количество экскретируемого фосфора: в MC - в 4.2 раза, в EC - в 9.1. С его количеством положительно коррелировала общая биомасса фитопланктона (r = 0.70).

Следовательно, для фитопланктона оз. Севан фосфор, регенерируемый Cladocera, имеет большое значение и, наряду с высокой температурой воды, в июле 2018 г. стимулировал развитие водорослей и цианобактерий, компенсируя их выедание и способствуя повышению их биомассы.

Одновременно, в июле 2018 г. наблюдалось сокращение численности и биомассы бактериопланктона. Исследования горных озер Европы показали, что только ~13% вариаций количественных характеристик бактерий объясняется прямым влиянием зоопланктона, в частности, дафний (Straškrábová et al., 2008). Часть исследователей считает, что дафнии не способны потреб-

лять микроорганизмы размером < 1 мкм (Расе et al., 1983; Sanders et al., 1989). Это, наряду с отсутствием стимулирующего эффекта от экскретируемого фосфора, который наблюдался и в Боденском озере (Gude, 1988) и в отдельные периоды в оз. Севан (Krylov et al., 2018), свидетельствует об опосредованном влиянии Cladocera на бактериопланктон. Известно, что крупные дафнии выедают основных потребителей бактерий – протистов (Degans et al., 2002; Hall et al., 1993), в частности, гетеротрофных нанофлагеллят. Это подтверждает и ряд наблюдений того, что количественные характеристики гетеротрофных нанофлагеллят в водоемах, в которых преобладают мелкие виды Cladocera, больше, чем там, где основу составляют крупные (Vaque, Pace, 1992; Krylov et al., 2018). Именно этим объясняется то, что в июле 2018 г. при исчезновении крупной Dapnnia magna численность гетеротрофных нанофлагеллят в МС возросла в 8.2 раза, в БС – в 10.7, биомасса – в 6.1 и 6.3 раза соответственно. С увеличением численности и биомассы гетеротрофных нанофлагеллят снижалась численность (r = -0.57 и -0.55) и биомасса (r = -0.71 и -0.55) бактериопланктона. Кроме того, в июле 2018 г. увеличилась доля бактерий > 2 мкм, что, как известно, — защитная реакция бактериопланктона от его потребителей (Pernthaler, 2005).

При снижении температуры воды в октябре 2018 г. контроль со стороны рыб способствовал сокращению количественных характеристик зоопланктона, в том числе *Diaphanosoma lacustris*, *Daphnia longispina* и количества экскретируемого ими фосфора (табл. 2, 3). Об этом свидетельствуют коэффициенты корреляции общей численности и биомассы зоопланктона (соответственно r = -0.78, -0.65), Copepoda (r = -0.84, -0.82) и Cladocera (r = -0.71, -0.63) с плотностью рыб.

Значительное выедание зоопланктона в октябре 2018 г. может быть связано не только с общим увеличением плотности рыб, но и с особенностями их распределения. Ранее указывалось, что осенью сиги предпочитают более глубокие слои воды (Смолей и др., 1985; Габриелян, 2010). Аналогичные данные получены в октябре 2013 г., когда относительно большая доля рыб отмечалась в придонных областях (рис.  $26, 2\epsilon$ ). Однако в октябре 2018 г. они концентрировались в менее глубоких слоях, чем в 2013 г. Это мы связываем с низким содержанием кислорода в придонных слоях (рис. 1e). В результате этого скопления рыб отмечались на горизонтах, где оптимально сочетались температурные (рис. 1a,  $1\delta$ ) и кислородные (рис.  $1\epsilon$ ) **V**СЛОВИЯ.

Следовательно, дефицит кислорода в октябре 2018 г. в придонном слое (на глубинах более 25 м) мог сокращать возможности возросшего количества рыб по питанию донными беспозвоночными, благодаря чему планктонные ракообразные, основная часть которых концентрируется в эпи-

и металимнионе (Озеро Севан ..., 2016), значительно выелались.

С дефицитом кислорода могут быть связаны и межгодовые изменения разницы количества рыб в МС и БС. Наибольшие плотности и биомассы рыб регистрируются в БС, превышая значения в МС в среднем в 2—4.8 раза (Экология озера ..., 2010; Озеро Севан ..., 2016). В июле 2018 г. в БС плотность рыб также была больше (в 5 раз), в октябре 2013 г. — в 4.3 раза, но в октябре 2018 г. — лишь в 1.5 раза. Мы полагаем, что в годы, отличающиеся критически низким содержанием кислорода в придонных слоях, рыба мигрирует в МС, где объем глубоководного слоя с нормальными кислородными условиями больше, чем в БС. Однако данное предположение требует отдельных исследований.

Изменения зоопланктона в октябре 2018 г. определяли состояние других планктонных организмов. Так, увеличение количественных характеристик гетеротрофных нанофлагеллят закономерно было связано с уменьшением контроля сверху со стороны планктонных ракообразных (в первую очередь, Daphnia magna), о чем свидетельствуют корреляционные связи численности простейших с численностью и биомассой Copepoda (r = -0.62 и -0.60) и Cladocera (r = -0.45 и -0.43), а также литературные данные (Vaque, Pace, 1992; Hall et al., 1993; Degans et al., 2002; Krylov et al., 2018). В свою очередь, увеличение количества гетеротрофных нанофлагеллят в октябре 2018 г. отрицательно отразилось на численности (r = -0.56) и биомассе (r = -0.48) бактериопланктона.

Значительное сокращение количественных характеристик ракообразных в октябре 2018 г., включая фильтраторов, позволяет ожидать снижение выедания ими фитопланктона и, как следствие, увеличение его биомассы. Однако биомасса фитопланктона и его структура в это время по сравнению с октябрем 2013 г. практически не изменялись (табл. 1). Особое внимание обращает на себя факт того, что это наблюдалось на фоне более высокой температуры воды. Очевидно, как мы отмечали и выше, и ранее (Озеро Севан ..., 2016; Krylov et al., 2016), большую роль в формировании биомассы фитопланктона играет фосфор, экскретируемый Cladocera, о чем свидетельствует коэффициент корреляции между его количеством и биомассой фитопланктона в октябре (r = 0.58). В результате, при снижении количества фосфора, регенерируемого Cladocera, в октябре 2018 г. биомасса фитопланктона оставалась на уровне 2013 г.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, изменения зоопланктона и контролируемых им групп организмов при увеличении плотности рыбного населения зависят от вертикального распределения планктофагов, определяемого температурой воды, концентра-

цией кислорода и количественными характеристиками кормовых объектов.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при поддержке РФФИ (18-54-05003 Арм\_а) и в рамках государственных заданий (№ АААА-А18-118012690106-7, АААА-А18-118012690096-1, АААА-А18-118012690102-9, АААА-А18-118012690098-5).

### СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алимов А.Ф., 2001. Элементы функционирования водных экосистем. СПб.: Наука. 147 с.
- Балушкина Е.Б., Винберг Г.Г., 1979. Зависимость между массой и длиной тела у планктонных животных // Общие основы изучения водных экосистем. Л.: Наука. С. 169−172.
- *Габриелян Б.К.*, 2010. Рыбы озера Севан. Ереван: Гитутюн. 252 с.
- Гиляров А.М., 1987. Динамика численности пресноводных планктонных ракообразных. М.: Наука. 191 с.
- Жолткевич Г.Н., Беспалов Ю.Г., Носов К.В., Мэр К., 2013. Проблема биобезопасности эвтрофицированных источников питьевого водоснабжения: модель факторов устойчивости зоопланктона // Концепт. № 6. ART 13125. URL: http://e-koncept.ru/2013/13125.htm
- Жукова Т.В., 1989. Режим фосфора, его роль в биотическом круговороте и эвтрофировании (на примере озер Нарочанской группы) // Гидробиологический журнал. Т. 25. № 4. С. 24—28.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов, 1975. М.: Наука. 240 с.
- Озеро Севан. Экологическое состояние в период изменения уровня воды, 2016. Ярославль: Издательское бюро "Филигрань". 328 с.
- Садчиков А.П., 2007. Планктология. Ч. 1: Трофические и метаболические взаимоотношения. М.: МАКС-Пресс. 240 с.
- Смирнов А.К., 2013. Влияние наличия пищи в зоне температурного оптимума на поведение молоди речного окуня *Perca fluviatilis* L. // Вестник АГТУ. Сер.: Рыбное хозяйство. № 1. С. 75—82.
- Смолей А.И., Пивазян С.А., Южакова Г.Г., 1985. Состояние рыбных запасов в период понижения уровня озера Севан и перспективы их использования // Лимнологические и ихтиологические исследования озера Севан. Труды Севанской гидробиологической станции. Т. XX. Ереван: Изд-во АН Армянской ССР. С. 199—244.
- Экология озера Севан в период повышения его уровня. Результаты исследований Российско-Армянской биологической экспедиции по гидроэкологическому обследованию озера Севан (Армения) (2005—2009 гг.). 2010. Махачкала: Наука ДНЦ. 348 с.
- Bartell S.M., Kitchell J.F., 1978. Seasonal impact of planktifory on phosphorus release by Lake Wingra zooplankton //

- Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie. V. 20. P. 466–474.
- Brett J.R., 1971. Energetic Responses of Salmon to Temperature. A Study of Some Thermal Relations in the Physiology and Freshwater Ecology of Sockeye Salmon (Oncorhynchus nerka) // American Zoologist. V. 11. P. 99–113.
- *Brooks J.L., Dodson S.I.*, 1965. Predation, body size, and composition of plankton // Science. V. 150. P. 28–35.
- Caron D.A., 1983. Technique for enumeration of heterotrophic and phototrophic nanoplankton, using epifluorescence microscopy, and comparison with other procedures // Applied and Environmental Microbiology. V. 46. № 2. P. 491–498.
- Degans H., Zöllner E., Van der Gucht K., De Meester L., Jurgens K., 2002. Rapid Daphnia-mediated changes in microbial community structure: an experimental study // FEMS Microbiology Ecology. V. 42. № 1. P. 137–49.
- Ferrante J.G., 1976. The role of zooplankton in the intrabiocenotic phosphorus cycle and factors affecting phosphorus excretion in a lake // Hydrobiologia. V. 49. № 3. P. 203–214.
- Gude H., 1988. Direct and indirect influences of crustacean zooplankton on bacterioplankton of Lake Constance // Hydrobiology. V. 159. P. 63–73.
- Hall J.A., Barrett D.P., James M.R., 1993. The importance of phytoflagellate, heterotrophic flagellate and ciliate grazing on bacteria and picophytoplankton sized prey in a coastal marine environment // Journal of Plankton Research. V. 15. P. 1075–1086.
- Hrbaček J., 1962. Species composition and the amount of zooplankton in relation to the fish stock // Rozpravy Československé akademie věd. V. 72 (10). 116 p.
- Krylov A.V., Hayrapetyan A.O., Bolotov S.E. et al., 2016. Changes in Autumn Zooplankton in the Pelagic Zone of Lake Sevan (Armenia) during the Increase in Fish Abundance // Inland Water Biology. V. 9. № 2. P. 142–149
- Krylov A.V., Hayrapetyan A.O., Gerasimov Yu.V., Malin M.I., 2016a. Changes in the Structural Parameters of the Summer Zooplankton in the Pelagic Zone of Lake Sevan (Armenia) during an Increase in Fish Abundance and Biomass // Inland Water Biology. V. 9. № 1. P. 73–78.
- Krylov A.V., Kosolapov D.B., Kosolapova N.G., Gerasimov Y.V., Hovsepyan A.A., 2018. The plankton community of Sevan lake (Armenia) after invasion of Daphnia (Ctenodaphnia) magna Straus, 1820 // Biology Bulletin. V. 45. № 5. C. 505–511.
- Kudersky L.A., 1997. Histoty of fish fauna in Lake Ladoga //
  Proceedings of the Second International Lake Ladoga
  Symposium, 1996. Joensuu. № 117. P. 284–288.
- Murdoch W.W., 1969. Switching in general predators: experiments on predator specificity and stability of prey populations // Ecological Monographs. V. 39. P. 335–354.
- Murdoch W.W., Avery S., Smyth M.E.B., 1975. Switching in predatory fish // Ecology. V. 56. P. 1094—1105.
- Pace M.L., Porter K.G., Feig Y.S., 1983. Species- and agespecific differences in bacterial resource utilization by two co-occurring cladocersans // Ecology. V. 64. P. 1145–1156.
- Parker-Stetter S.L., Rudstam L.G., Sullivan P.J., Warner D.M., 2009. Standard operating procedures for fisheries acoustic surveys in the Great Lakes. Great Lake Fish Comm Spec Pub 09-01. 170 p.

- Pernthaler J., 2005. Predation on prokaryotes in the water column and its ecological implications // Nature Reviews Microbiology. V. 3. P. 537–546.
- Porter K.G., Feig Y.S., 1980. The use of DAPI for identifying and counting aquatic microflora // Limnology and Oceanography. V. 25. № 5. P. 943–948.
- Prchalová M., Kubečka J., Říha M. et al., 2009. Size selectivity of standardized multimesh gillnets in sampling coarse European species // Fisheries Research. V. 96. P. 51–57.
- Sanders R.W., Porter K.G., Bennet S.J., De Biase A.E., 1989. Seasonal patterns of bacterivory by flagellates, ciliates, rotifers, and cladocerans in a freshwater planktonic community // Limnology and Oceanography. V. 34. № 4. P. 673–687.
- Simmonds J., MacLennan D., 2005. Fisheries Acoustics: Theory and Practice. Second edition, Blackwell Science. Fish and Aquatic Resources Series 10. 437 p.

- Steffel S., Dizon A.E., Magnuson J.J., Neill W.H., 1976.
  Temperature discrimination by captive free-swimming tuna, Euthynnus affinis // Transactions of the American Fisheries Society. V. 105. P. 588–591.
- Stenson J., Bohlin T., Henrikson L. et al., 1978. Effects of fish removal from a small lake // Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie. V. 20. P. 794–801.
- Straškrábová V., Bertoni R., Blažo M. et al., 2008. Structure of pelagic microbial assemblages in European mountain lakes during ice-free season // Advances in Limnology. V. 62. P. 19–53.
- Vaque D., Pace L.M., 1992. Grazing on bacteria by flagellates and cladocerans in lakes of contrasting food-web structure // Journal of Plankton Research. V. 14. P. 307–321.

# FEATURES OF STRUCTURAL CHANGES IN THE PLANKTON COMMUNITY OF AN ALPINE LAKE WITH INCREASING FISH DENSITY IN SUMMER AND AUTUMN

A. V. Krylov<sup>1</sup>, \*, A. O. Hayrapetyan<sup>2</sup>, D. B. Kosolapov<sup>1</sup>, E. G. Sakharova<sup>1</sup>, N. G. Kosolapova<sup>1</sup>, R. Z. Sabitova<sup>1</sup>, M. I. Malin<sup>1</sup>, I. P. Malina<sup>1</sup>, Yu. V. Gerasimov<sup>1</sup>, A. A. Hovsepyan<sup>2</sup>, L. R. Gambaryan<sup>2</sup>, A. S. Mamyan<sup>2</sup>, S. E. Bolotov<sup>1</sup>, A. I. Tsvetkov<sup>1</sup>, S. A. Hakobyan<sup>2</sup>, S. A. Poddudny<sup>1</sup>, B. K. Gabrielyan<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Institute for the Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok, Yaroslavl Region, 152742 Russia

<sup>2</sup>Institute of Hydroecology and Ichthyology, Scientific Centre of Zoology and Hydroecology, National Academy of Sciences, Yerevan, 0014 Republic of Armenia, Armenia

\*e-mail: krvlov@ibiw.ru

Daphnia (Ctenodaphnia) magna Straus, a large species of the order Cladocera, was revealed to have disappeared from the zooplankton composition with an increase in the density of whitefish, Coregonus lavaretus L., in Lake Sevan, Armenia. This caused an increase in the quantitative characteristics of heterotrophic nanoflagellates, as a result of which the abundance and biomass of bacterioplankton decreased. At the same time, several seasonal features of plankton transformation were noted. In particular, the abundance and biomass of planktonic invertebrates, including D. longispina O.F. Müller and Diaphanosoma lacustris Kořínek, both representatives of Cladocera, increased in July. The main reason for this were changes in the distribution of whitefish caused by an increase in their abundance, a depletion of food supply due to the disappearance of D. magna, and a high water temperature. This contributed to the formation of the maximum fish density at depths greater than usual, where the trophic and temperature conditions were combined optimally. Leveling a noticeable influence of fish on zooplankton could also be associated with an increase in the trophic status of the lake, when grazing was compensated for by a higher fecundity of invertebrates. An increase in the trophic status of the lake is evidenced by a rising phytoplankton biomass, which is determined by an increased amount of phosphorus regenerated by Cladocera against the background of a high water temperature. This not only compensated for the grazing of algae and cyanobacteria, but also contributed to an increase in their biomass. In October, the pressure of fish on invertebrates rose due to an increase in their density and the peculiarities of their vertical distribution due to oxygen deficiency in the bottom water layers. Under these conditions, the number of species and the share of Rotifera in the total abundance and biomass of zooplankton increased, while the total abundance and biomass of zooplankton decreased due to the filter-feeding crustaceans D. lacustris and D. longispina. However, a decreased abundance of the latter species failed to lead to changes in the biomass and structure of phytoplankton, which was associated with a decrease in the input of phosphorus excreted by Cladocera. Thus, the response of invertebrates and the groups of plankton organisms they control to an increased density of the fish population depends on the vertical distribution of planktophages, this being determined by water temperature, oxygen concentration, and the quantitative characteristics of food objects.

Keywords: alpine, Lake Sevan, Armenia, plankton structure, zooplankton, phytoplankton, heterotrophic nanoflagellates, bacteria, fish density, water temperature, oxygen concentration

УЛК 595

# RONCUS LADESTANI SP. N. AND RONCUS PECMLINIENSIS SP. N., TWO NEW PSEUDOSCORPIONS (PSEUDOSCORPIONES, NEOBISIIDAE) FROM CROATIA AND BOSNIA AND HERZEGOVINA, RESPECTIVELY

© 2021 B. P. M. Ćurčić<sup>a</sup>, T. Rađa<sup>b, \*</sup>, R. N. Dimitrijević<sup>a, \*\*</sup>, N. B. Ćurčić<sup>c, \*\*\*</sup>, and S. B. Ćurčić<sup>a, \*\*\*\*</sup>

"Institute of Zoology, University of Belgrade — Faculty of Biology, Belgrade, 11000 Serbia

b Špiljar Speleological Society, Split, 21000 Croatia

\*Geographical Institute "Jovan Cvijić", Serbian Academy of Sciences and Arts, Belgrade, 11000 Serbia

\*e-mail: tonci.radja 1@gmail.com

\*\*e-mail: rajko@bio.bg.ac.rs

\*\*\*e-mail: n.curcic@gi.sanu.ac.rs

\*\*\*e-mail: srecko@bio.bg.ac.rs

Received November 25, 2019

Revised July 15, 2020

Accepted July 23, 2020

Two new species of pseudoscorpions, *Roncus ladestani* sp. n. and *R. pecmliniensis* sp. n. (Pseudoscorpiones, Neobisiidae), from two underground sites [the Jama višje Zađa (= Jama za Zle Poje) Pit, island of Lastovo, Dalmatia, Croatia; and the Ravlića Pećina Cave, hamlet of Peć Mlini, village of Drinovci, near Grude, Herzegovina, Bosnia and Herzegovina], are described and diagnosed. All important morphological features of the new species are listed and illustrated. The taxa are compared with their close relatives inhabiting surrounding areas on the Balkan Peninsula. The new pseudoscorpions are endemic to the Dinaric mountain chain.

Keywords: pseudoscorpions, karstic fauna, Dinarides, Balkan Peninsula

**DOI:** 10.31857/S0044513421020185

The richness of the pseudoscorpion fauna of the Balkan Peninsula varies from country to country, the highest numbers of taxa (species and subspecies) in the region having been recorded in Croatia (143, of which 121 are species and 22 are subspecies) (Ozimec, 2004; Ćurčić et al., 2012, 2012a, 2012b, 2012c, 2012d, 2012e, 2013, 2013a, 2013c, 2014, 2014a, 2015; Harvey, 2013; Dimitrijević, Rađa, 2016), Greece (142, of which 120 are species and 22 are subspecies) (Harvey, 2013) and Bosnia and Herzegovina (83, of which 59 are species and 24 are subspecies) (Harvey, 2013; Ćurčić et al., 2014, 2014b, 2014c; Dimitrijević, Rađa, 2017).

The genus *Roncus* L. Koch 1873 includes about 140 species and is endemic to Europe, North Africa, Southwest Asia and the Caucasus region (Harvey, 2013). Its taxa chiefly inhabit leaf litter and soil (Gabbutt, Vachon, 1967), as well as caves. Božidar Ćurčić and co-workers described about 58 species and subspecies of *Roncus* from the region of the Balkan Peninsula over the last 30 years, most of them being of epigean facies (Mahnert, Gardini, 2014). In total, 17 species of *Roncus* are currently known in Croatia, of which 11 are cave-dwelling (Ćurčić, 1988; Ćurčić

et al., 2012c, 2012d, 2012e, 2014; Harvey, 2013). The territory of Bosnia and Herzegovina is inhabited by only six *Roncus* species, of which five are cavernicolous (Ćurčić, 1988; Ćurčić, Dimitrijević, 2007; Harvey, 2013; Ćurčić et al., 2014, 2014b). The cave-dwelling *Roncus* taxa are distributed in a wider Dinaric area and are mostly stenoendemics.

Well-expressed morphological variability, both interspecific and intraspecific, is observed in the diverse genus *Roncus*, especially among the Balkan taxa (Ćurčić, 1988; Zaragoza, Šťáhlavský, 2008; Šťáhlavský et al., 2013). Some *Roncus* species from the Balkan Peninsula are roncoid in form, i.e., epigean in appearance (Zaragoza et al., 2007), while others are parablothroid, cave-dwelling in appearance (Gardini, 1982).

Certain karstic regions remain still unexplored in both Croatia and Bosnia and Herzegovina, where findings of further new pseudoscorpion taxa can be expected in the future.

Several field trips in Dalmatia (southern Croatia) and Herzegovina (southwestern Bosnia and Herzegovina) conducted by the Špiljar Speleological Society (Split, Croatia) in 1997 and 2012 resulted in the dis-

covery of two pseudoscorpion species new to science, descriptions and diagnostic characters of which are presented in the current study.

The presence of two new *Roncus* species from Dalmatia (Croatia) and Herzegovina (Bosnia and Herzegovina) confirms that Roncus populations in the Dinaric mountain chain show a high level of endemism.

### **METHODS**

Specimens of pseudoscorpions were collected manually at two investigated cave localities in Croatia and Bosnia and Herzegovina. The samples were then studied in the laboratory at the Institute of Zoology, University of Belgrade – Faculty of Biology, Belgrade, Serbia. The collected individuals were dissected and mounted on microscope slides in glycerol, measured, illustrated and then fixed in a medium composed of Canada balsam and xvlol. All important morphological features were analysed for comparison. A Carl Zeiss - Axioskop 40 microscope with a drawing attachment was used in this study.

Setal designations follow Beier (1963).

The following abbreviations are used: IZFB – collection of the Institute of Zoology, University of Belgrade - Faculty of Biology, Belgrade, Serbia; NHMS collection of the Natural History Museum in Split R – range of total measurements performed.

### **SYSTEMATICS**

Family Neobisiidae J.C. Chamberlin 1930 Genus Roncus L. Koch 1873

Roncus ladestani Dimitrijević et B. Ćurčić sp. n. (Figs  $1a-1\ddot{h}$ ; Table 1)

Material. The holotype (3), labelled as follows: "Croatia, Dalmatia, island of Lastovo, Jama višje Zađa (= Jama za Zle Poje) Pit, latitude  $42^{\circ}45'22.5''$  N, longitude 16°52′32.5″ E. 12.VI.1997 (T. Rađa)" (white label, printed)/Holotypus Roncus ladestani sp. n. Dimitrijević et B. Ćurčić det. 2015 (red label, printed) (NHMS).

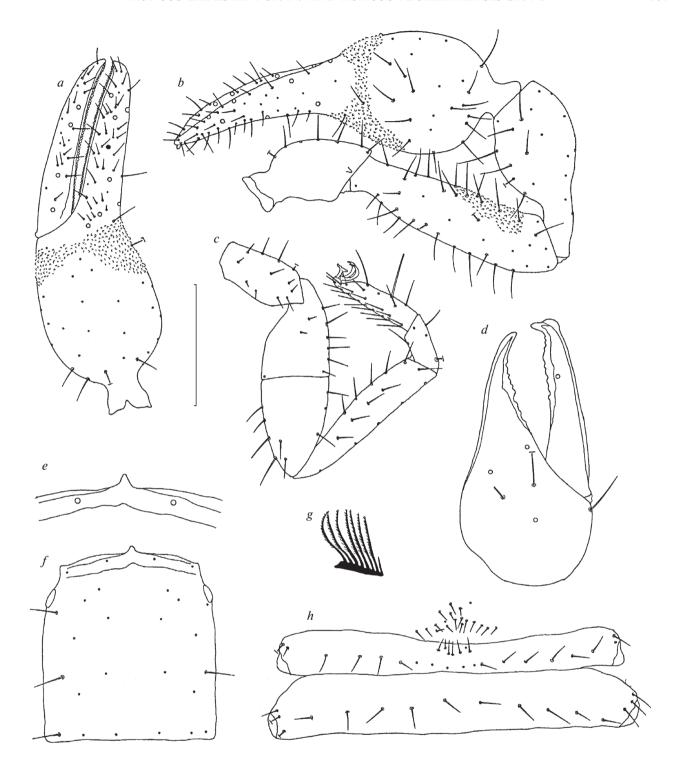
Diagnosis. Roncus ladestani sp. n. is phenetically and geographically close to the following species inhabiting Dalmatia (Croatia): R. trojanicus Ćurčić 1988, from the Baretina Špilja (= Grota) Cave, village of Okrug Gornji, near Trogir, island of Čiovo, Dalmatia; R. diocletiani Ćurčić, Dimitrijević et Rađa 2008, Omit "from Marasovića," southern slope of the Marjan hill, Split, Dalmatia; and R. almissae B. Ćurčić, Rađa, S. Ćurčić et N. Ćurčić 2010, from the village of Podašpilje, northern slope of Mt. Omiška Dinara, near Omiš, Dalmatia (Fig. 2) (sharing the presence of eyes and of granulations on the pedipalpal articles). It differs from its close congeners in a number of characters: length of the carapace (0.805 mm in the male vs. 1.10 mm in the female of R. trojanicus vs. R 0.88–0.97

mm in both sexes of R. almissae), the ratio of carapace length to breadth (1.17 in the male vs. 1.35 in the female of R. diocletiani vs. R 1.20–1.22 in both sexes of R. almissae), cheliceral length (0.53 mm in the male vs. 0.59 mm in the female of R. trojanicus vs. 0.48 mm in the female of R. diocletiani), the ratio of cheliceral length to breadth (1.96 in the male vs. 1.79 in the female of R. trojanicus vs. R 1.85-1.86 in both sexes of R. almissae), pedipalpal length (4.29 mm in the male vs. 6.895 mm in the female of R. trojanicus vs. 3.98 mm in the female of R. diocletiani), the ratio of pedipalpal femur length to breadth (3.83 in the male vs. 4.20 in the female of R. trojanicus vs. 3.48 in the female of R. diocletiani vs. R 3.13-3.28 in both sexes of R. almissae), the ratio of pedipalpal femur length to carapace length (1.14 in the male vs. 1.02 in the female of R. diocletiani vs. R 0.93-1.03 in both sexes of R. almissae), the ratio of pedipalpal chela length to breadth (3.10 in the male vs. 3.03 in the female of R. trojanicus vs. 2.86 in the female of R. diocletiani vs. R 3.05 in both sexes of R. almissae), the presence/absence of microsetae close to trichobothrium eb on the pedipalpal chela (present in the male vs. absent from the female of R. trojanicus), leg IV length (3.11 mm in the male vs. 3.93 mm in the female of R. trojanicus vs. 2.71 mm in the female of R. diocletiani), the ratio of femur IV length to breadth (2.96 in the male vs. 2.85 in the female of R. diocletiani vs. R 2.33-2.76 in both sexes of R. almissae), the degree of granulation of the pedipalps (trochanter with no granulations, femur with some granulations on its interior side distally, chela with granulations both on its exterior and interior sides in the male vs. pedipalps mostly smooth, only a few inconspicuous tubercles borne on femur both anteriorly and laterally in the female of *R. trojanicus vs.* trochanter with granulations, femur with well-developed granulations, chela with granulations on its interior side in the female of R. diocletiani vs. trochanter with no granulations, femur with some granulations on its interior side medially, chela with some granulations on its interior side in both sexes of *R. almissae*) and many other morphometric ratios and linear measurements (Figs 1a-1h; Table 1) (Ćurčić, 1988; Ćurčić et al., 2008, 2010, 2013b).

Description. Body colour brownish. Carapace longer than broad, with a pair of eyes (Fig. 1f). Epistome triangular, well-developed (Fig. 1e). Carapace with 26 setae in four rows (4 + 8 + 8 + 6). Preocular microsetae absent.

Setal formula of abdominal tergites I–X: 8–11– 11-11-11-12-12-11-19-9. Abdominal sternite II carrying 26 setae. Sternite III with 22 setae (15 in posterior row) and two suprastigmal microsetae on each side (Fig. 1h). Sternite IV carrying 10 setae and three suprastigmal microsetae on each side. Sternites V-X with 16–15–15–13–11–11 posterior setae.

Cheliceral spinneret well-developed (Fig. 1d). Cheliceral palm with six setae, movable finger with



**Fig. 1.** *Roncus ladestani* sp. n., holotype male: a – pedipalpal chela, b – pedipalp, c – leg IV, d – chelicera, e – epistome, f – carapace, g – flagellum, h – abdominal sternites III and IV. Scale bar (mm): a–c, f – 0.25; d, e, g, h – 0.50.

one seta. Flagellum eight-bladed. All flagellar blades pinnate along anterior margins (Fig. 1g).

Pedipalpal coxa with four long setae. Fixed and movable pedipalpal fingers with eight and four trichobothria, respectively (Fig. 1a). Teeth of both fingers

small, close-set, occupying almost whole length of fingers. Fixed pedipalpal finger with 62 teeth, movable pedipalpal finger bearing 58 teeth (Fig. 1*a*; Table 1).

Pedipalpal trochanter and tibia smooth. Some fine granulations on interior side of pedipalpal femur dis-

**Table 1.** Linear measurements (in millimetres) and morphometric ratios in *Roncus ladestani* sp. n., *R. trojanicus*, *R. diocletiani* and *R. almissae* (modified after Ćurčić, 1988; Ćurčić et al., 2008, 2010, 2013b)

Character	R. ladestani R. trojanicus		R. diocletiani R. almissae		nissae
Character	M	F	F	M	F
Body					
Length (1)	3.22	4.445	3.115	3.09	4.00
Cephalothorax					
Length (2)	0.805	1.10	0.815	0.88	0.97
Breadth (2a)	0.69	0.95	0.61	0.72	0.805
Ratio 2/2a	1.17	1.16	1.35	1.22	1.20
Abdomen					
Length	2.415	3.57	2.30	2.21	3.03
Chelicerae					
Length (3)	0.53	0.59	0.48	0.51	0.55
Breadth (4)	0.27	0.33	0.25	0.275	0.295
Length of movable finger (5)	0.38	0.40	0.34	0.36	0.40
Ratio 3/5	1.39	1.475	1.41	1.42	1.375
Ratio 3/4	1.96	1.79	1.92	1.85	1.86
Pedipalps					
Length with coxa (6)	4.29	6.895	3.98	4.30	4.825
Ratio 6/1	1.33	1.48	1.28	1.39	1.21
Length of coxa	0.60	0.84	0.60	0.61	0.68
Length of trochanter	0.53	0.665	0.49	0.54	0.56
Length of femur (7)	0.92	1.26	0.835	0.815	1.00
Breadth of femur (8)	0.24	0.30	0.24	0.26	0.305
Ratio 7/8	3.83	4.20	3.48	3.13	3.28
Ratio 7/2	1.14	1.145	1.02	0.93	1.03
Length of patella (tibia) (9)	0.75	0.96	0.71	0.75	0.815
Breadth of patella (tibia) (10)	0.34	0.40	0.315	0.34	0.36
Ratio 9/10	2.205	2.40	2.25	2.205	2.26
Length of chela (11)	1.49	1.88	1.345	1.585	1.77
Breadth of chela (12)	0.48	0.62	0.47	0.52	0.58
Ratio 11/12	3.10	3.03	2.86	3.05	3.05
	0.72	0.91	0.69	0.805	0.87
Length of chelal palm (13)	1.50	1.47	1.47	1.55	1.50
Ratio 13/12	0.77	0.97	0.65		
Length of chelal finger (14)				0.78	0.90
Ratio 14/13	1.07	1.065	0.94	0.97	1.03
Leg IV	2.11	2.02	0.71	2.075	2.265
Total length	3.11	3.93	2.71	2.975	3.265
Length of coxa	0.46	0.61	0.43	0.39	0.44
Length of trochanter (15)	0.38	0.47	0.34	0.36	0.42
Breadth of trochanter (16)	0.17	0.21	0.16	0.18	0.18
Ratio 15/16	2.235	2.24	2.125	2.00	2.33
Length of femur + patella (17)	0.845	_	0.74	0.815	0.91
Breadth of femur + patella (18)	0.285	_	0.26	0.35	0.33
Ratio 17/18	2.96	_	2.85	2.33	2.76
Length of tibia (19)	0.74	0.97	0.63	0.77	0.855
Breadth of tibia (20)	0.16	0.16	0.12	0.15	0.15
Ratio 19/20	4.625	6.06	5.25	5.13	5.70
Length of metatarsus (21)	0.285	0.34	0.21	0.24	0.22
Breadth of metatarsus (22)	0.10	0.12	0.09	0.11	0.11
Ratio 21/22	2.85	2.83	2.33	2.18	2.00
Length of tarsus (23)	0.40	0.48	0.36	0.40	0.42
Breadth of tarsus (24)	0.09	0.11	0.08	0.10	0.10
Ratio 23/24	4.44	4.36	4.50	4.00	4.20
TS ratio – tibia IV	0.55	0.57	0.60	0.85	0.595
TS ratio – metatarsus IV	0.21	0.20	0.19	0.17	0.23
TS ratio — tarsus IV	0.38	0.385	0.31	0.38	0.39

M- male, F- female, TS- tactile seta.

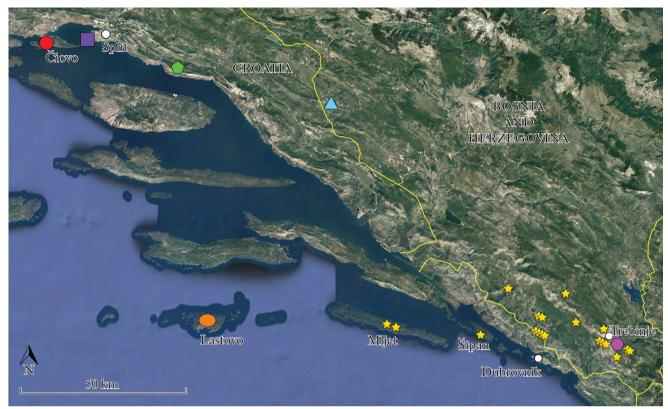


Fig. 2. Distribution of new pseudoscorpion species from Croatia and Bosnia and Herzegovina and related species: red circle - R. trojanicus, violet square - R. diocletiani, green pentagon - R. almissae, blue triangle - R. pecmliniensis sp. n., orange ellipse - R. ladestani sp. n., yellow star - R. anophthalmus, pink hexagon - R. travuniensis.

tally. Pedipalpal chela ovate, with granulations on both interior and exterior sides and a few microsetae close to trichobothrium *eb* (Figs 1*a*, 1*b*).

Certain morphological structures (pedipalpal lyrifissures, nodus ramosus, micropores on the patellar and chelal pedicel, more detailed structure of the coxa, genital apparatus) could not be observed due to the condition of the specimen.

Trichobothriotaxy. Trichobothria eb, esb, ib and isb at finger base; esb slightly distal to eb; it closer to eb than to ib; trichobothrium ist closer to isb than to est, medially located on pedipalpal chela. Trichobothria b and sb in proximal finger half, st and t in distal finger half. Trichobothrium b closer to st than to finger tip. Distance sb-st longer than b-sb; t-st shorter than b-sb or sb-st.

Metatarsus IV and tarsus IV each with a single tactile seta (Fig. 1c).

Measurements and morphometric ratios of different morphological structures as presented in Table 1.

Distribution. At the present time, the new species is known to inhabit only its type locality: Jama višje Zađa (= Jama za Zle Poje) Pit, island of Lastovo, Dalmatia, southern Croatia (Fig. 2).

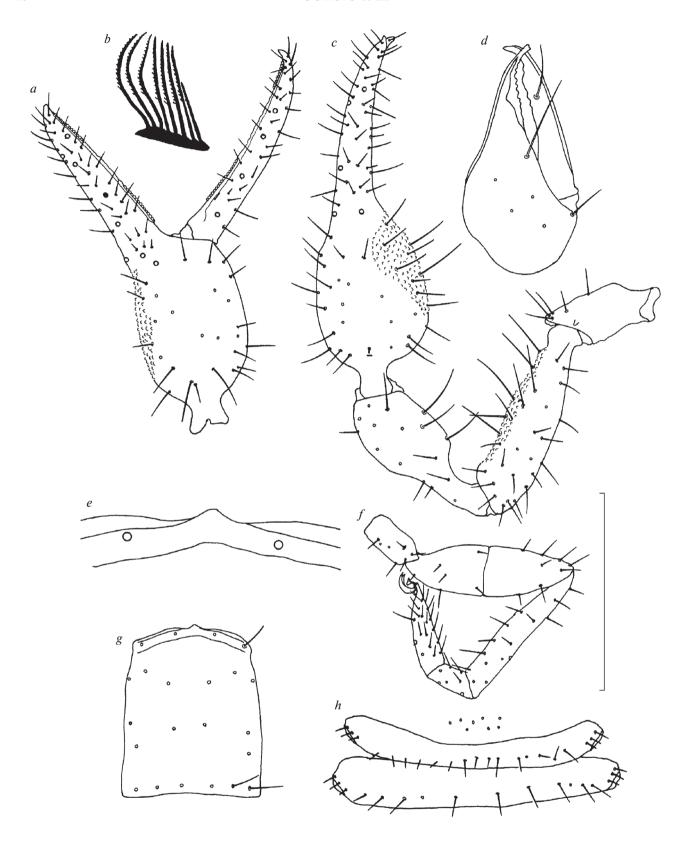
Etymology. The name of the new species is derived from Ladestanos, the Greek name for the Adri-

atic island of Lastovo (Dalmatia, Croatia), its terra typica.

# Roncus pecmliniensis B. Ćurčić et Rađa sp. n. (Figs 3a-3h; Table 2)

M a t e r i a l. The holotype (Q), labelled as follows: "Bosnia and Herzegovina, Herzegovina, Grude, village of Drinovci, hamlet of Peć Mlini, Ravlića Pećina Cave, latitude 43°20′20.8″ N, longitude 17°19′24.0″ E, 26.VIII.2012 (T. Rađa)" (white label, printed)/Holotypus *Roncus pecmliniensis* sp. n. B. Ćurčić et Rađa det. 2015 (red label, printed) (IZFB).

Diagnosis. The two closest known congeners of the new species are *Roncus travuniensis* Curčić et Dimitrijević 2007 (from the Arenstorfova Pećina Cave, Petrina hill, near Trebinje, southern Herzegovina) and *R. anophthalmus* (Ellingsen 1910) (from a number of caves and pits in Herzegovina and on the islands of Mljet and Šipan, Dalmatia) (Fig. 2). *Roncus pecmliniensis* sp. n. shares with them the absence of eyes and has a similar ratio of pedipalpal length to breadth and a similar ratio of tibia of leg IV length to breadth, but differs clearly in pedipalpal length (5.21 mm in the female *vs.* 5.83 mm in the female of *R. travuniensis vs.* 5.97 mm in the female of *R. anophthalmus*), the ratio of pedipalpal chela length to breadth (3.385 in



**Fig. 3.** *Roncus pecmliniensis* sp. n., holotype female: a – pedipalpal chela, b – flagellum, c – pedipalp, d – chelicera, e – epistome, f – leg IV, g – carapace, h – genital area. Scale bar (mm): a, c, f, g – 0.25; b, d, e, h – 0.50.

**Table 2.** Linear measurements (in millimetres) and morphometric ratios in *Roncus pecmliniensis* sp. n., *R. travuniensis* and *R. anophthalmus* (modified after Ćurčić et al., 1995; Ćurčić, Dimitrijević, 2007)

Character	R. pecmliniensis	R. travuniensis	R. anophthalmus	
Character	F	F	F	
Body				
Length (1)	2.855	2.845	3.09	
Cephalothorax				
Length (2)	0.855	0.92	1.03	
Breadth (2a)	0.73	0.80	0.91	
Ratio 2/2a	1.17	1.15	1.13	
Abdomen				
Length	2.00	1.925	2.06	
Chelicerae				
Length (3)	0.58	0.64	0.67	
Breadth (4)	0.285	0.33	0.35	
Length of movable finger (5)	0.40	0.44	0.49	
Ratio 3/5	1.45	1.45	1.37	
Ratio 3/4	2.035	1.94	1.91	
Pedipalps	2.055	1.5 .	1.71	
Length with coxa (6)	5.21	5.83	5.97	
Ratio 6/1	1.82	2.03	1.93	
Length of coxa	0.72	0.75	0.82	
Length of trochanter	0.62	0.67	0.70	
Length of femur (7)	1.05	1.19	1.24	
Breadth of femur (8)	0.275	0.305	0.33	
Ratio 7/8	3.82	3.90	3.76	
	1.23	1.29	1.20	
Ratio 7/2	0.89	1.02	1.02	
Length of patella (tibia) (9)				
Breadth of patella (tibia) (10)	0.36	0.41	0.41	
Ratio 9/10	2.47	2.49	2.49	
Length of chela (11)	1.93	2.20	2.19	
Breadth of chela (12)	0.57	0.63	0.68	
Ratio 11/12	3.385	3.49	3.22	
Length of chelal palm (13)	0.89	1.11	1.14	
Ratio 13/12	1.56	1.76	1.68	
Length of chelal finger (14)	1.04	1.09	1.05	
Ratio 14/13	1.17	0.98	0.92	
Leg IV				
Total length	3.23	3.58	3.335	
Length of coxa	0.51	0.41	0.58	
Length of trochanter (15)	0.36	0.45	0.445	
Breadth of trochanter (16)	0.15	0.17	0.22	
Ratio 15/16	2.40	2.65	2.02	
Length of femur + patella (17)	0.855	0.99	_	
Breadth of femur + patella (18)	0.25	0.315	_	
Ratio 17/18	3.42	3.14	_	
Length of tibia (19)	0.78	0.94	0.55	
Breadth of tibia (20)	0.14	0.15	0.14	
Ratio 19/20	5.57	5.875	3.93	
Length of metatarsus (21)	0.275	0.30	0.30	
Breadth of metatarsus (22)	0.11	0.11	0.11	
Ratio 21/22	2.09	2.73	2.73	
Length of tarsus (23)	0.45	0.49	0.48	
Breadth of tarsus (24)	0.43	0.49	0.48	
Ratio 23/24	4.50	4.90	4.36	
TS ratio – tibia IV	0.57		4.36 0.54	
		0.47		
TS ratio – metatarsus IV	0.22	0.17	0.23	
TS ratio — tarsus IV	0.36	0.35	0.36	

F- female, TS- tactile seta.

the female vs. 3.49 in the female of R. travuniensis vs. 3.22 in the female of R. anophthalmus), the ratio of pedipalpal chelal finger length to chelal palm length (1.17 in the female vs. 0.98 in the female of R. travuniensis vs. 0.92 in the female of R. anophthalmus), the presence/absence of microsetae close to trichobothrium eb on the pedipalpal chela (absent from the female vs. present in the female of R. travuniensis), the setal formula of abdominal tergites I-X (7-10-11-11-12-11-11-11-10-10 in the female vs. 6-8-9-10-10-10-9-9-9-8 in the female of R. travuniensis vs. 6-6-10-11-11-11-11-11-11 in the female of R. anophthalmus), the ratio of trochanter IV length to breadth (2.40 in the female vs. 2.65 in the female of R. travuniensis vs. 2.02 in the female of R. anophthalmus), the ratio of femur + patella IV length to breadth (3.42 in the female vs. 3.14 in the female of R. travuniensis), the ratio of metatarsus IV length to breadth (2.09 in the female vs. 2.73 in the female of R. travuniensis vs. 2.73 in the female of R. anophthalmus), the ratio of tarsus IV length to breadth (4.50 in the female vs. 4.90 in the female of R. travuniensis vs. 4.36 in the female of R. anophthalmus) and many other morphometric ratios and linear measurements (Figs 3a-3h; Table 2) (Beier, 1938, 1963; Ćurčić et al., 1995; Ćurčić, Dimitrijević, 2007). Specimens of R. anophthalmus from some Herzegovinian populations possess minute granulations in the middle part of the interolateral side of the pedipalpal femur, as in the case of R. pecmliniensis sp. n., while specimens of R. anophthalmus from Dalmatian populations and other Herzegovinian populations lack such granulations on the pedipalpal femur (Ćurčić et al., 1995). Granulation on the interior side of the pedipalpal chela in R. pecmliniensis sp. n. is more developed than that on the same podomere in R. travuniensis (Ćurčić, Dimitrijević, 2007).

Description. Body colour yellowish red. Carapace longer than broad (Fig. 3g; Table 2). Eyes not developed (Fig. 3g). Epistome small, apically rounded (Fig. 3e). Carapace with 22 setae in four rows (4+6+6+6) (Fig. 3g). With no preocular microsetae. Carapace entirely reticulate.

Abdominal tergites and sternites uniseriate, entire, smooth. Setal formula of abdominal tergites I–X: 7–10–11–11–12–11–11–11–10–10. Abdominal sternite II with eight setae, sternite III with 15 posterior setae and three microsetae on each side, sternite IV with 11 posterior setae and three suprastigmal microsetae on each side (Fig. 3h). Sternites V–X with 13–14–13–13–13–12 setae. Abdominal segment XII with two pairs of small setae. Pleural membranes granulostriate.

Galea in the form of a slight elevation on movable cheliceral finger's margin (Fig. 3d). Fixed cheliceral finger with six setae, movable cheliceral finger with one seta (Fig. 3d). Flagellum with eight blades, first seven of nearly equal size, pinnate along anterior margin, eighth blade smaller than others, not pinnate (Fig. 3b).

Apex of pedipalpal coxa with four long setae. Pedipalpal trochanter and tibia smooth, slender. Some fine granulations on interior side of pedipalpal femur medially. Pedipalpal chelal palm with some minute interior granulations (Figs 3a, 3c).

Fixed pedipalpal chelal finger with 56 teeth, movable pedipalpal chelal finger carrying 50 teeth (Fig. 3a). No microsetae close to trichobothrium eb on pedipalpal chela (Fig. 3a).

Certain morphological structures (pedipalpal lyrifissures, nodus ramosus, micropores on the patellar and chelal pedicel, more detailed structure of the coxa, genital apparatus) could not be observed due to the condition of the specimen.

Trichobothriotaxy. Trichobothria eb, esb, ib and isb at base of fixed finger. Esb slightly closer to ib than to eb. Trichobothrium it closer to est than to et; ist closer to isb than to est, medially located on pedipalpal chela; distance ist-ib shorter than ist-finger tip. Trichobothria b and sb in proximal finger half, st and t in distal finger half. Trichobothrium t closer to st than to finger tip. Distance sb-st somewhat longer than b-sb; t-st shorter than b-sb or sb-st (Figs 3a, 3c).

Tibia IV, metatarsus IV and tarsus IV each with a single tactile seta (Fig. 3f).

Measurements and morphometric ratios of different morphological structures as presented in Table 2.

Distribution. So far, the new species has been found only in the Ravlića Pećina Cave, village of Drinovci, Grude, Herzegovina, southwestern Bosnia and Herzegovina (Fig. 2).

E t y m o l o g y. After the hamlet of Peć Mlini, village of Drinovci, where the Ravlića Pećina Cave, its *terra typica*, is located.

### **DISCUSSION**

The type specimens of the new pseudoscorpion species were collected under stones in the inner, humid parts of the investigated underground sites, in total darkness (the distance of the collecting locality from the cave entrance and the locality's depth were 25 and 8 m, respectively, for R. ladestani sp. n.; and 35 and 6 m, respectively, for *R. pecmliniensis* sp. n.). A few further efforts were made to collect additional individuals of the new pseudoscorpion species, but they were unsuccessful. Therefore, these taxa can be assumed to be rare. The presence of one pair of eyes in R. ladestani sp. n. indicates that this pseudoscorpion species seems to be epigeic in its lifestyle. The specimen most likely fell into the Jama višje Zađa (= Jama za Zle Poje) Pit through its entrance or through holes and fissures on its cap. The lack of eyes in R. pecmliniensis sp. n. suggests that this species is either cave-dwelling or endogean.

Due to morphological variability of the genus *Roncus* in the Balkan region, its systematics faces some difficulties. Traditional taxonomy is inadequate in some cases (e.g., in identification of closely related

taxa), especially when the investigator uses pedipalp morphometry, with which only clearly different taxa can be separated (Zaragoza, Šťáhlavský, 2008). New taxonomy is more comprehensive and uses characteristics that were not previously considered (features of the legs, including the ratios and measurements of legs I and IV, form of the claws and subterminal setae, position of tactile setae on leg IV, structure of the genital apparatus, etc.) (Zaragoza, Šťáhlavský, 2008). For instance, the chelal microsetal pattern in *Roncus*, providing useful taxonomic characters, is of great help in distinguishing species and species groups (Gardini, 1983; Gardini, Rizzerio, 1985, 1986; Henderickx, Zaragoza, 2005).

The ratios of certain articles of appendages can be important as indicative of the way of life led by a given pseudoscorpion taxon. Contrary to epigean species, cave-dwelling pseudoscorpions have an enlarged body, elongated appendages and no eyes, while troglophilic forms are in an intermediate state. With respect to appendages, this pattern is particularly reflected in shape of the tibia and tarsus of legs I and IV, as well as in possession of enlarged pedipalps. The ratio of tibia IV length to breadth can be particularly useful in attempting to evaluate the degree of adaptation to cave life (Zaragoza, Šťáhlavský, 2008). Zaragoza and Šťáhlavský (2008) estimate that in *Roncus* an average ratio of tibia IV length to breadth of about 6.0 or higher suggests a troglophilic or troglobitic state of the species. The ratios in R. ladestani sp. n. (4.625) and R. pecmliniensis sp. n. (5.57) suggest that the former taxon exhibits epigean tendencies, while the latter one displays troglophilic affinities. The same authors state that a ratio of pedipalp femur length to width of about 4.0 points to cave-dwelling tendencies. To judge from the value of this ratio in it (3.54), R. ladestani sp. n. can again be treated as an epigean form, while the somewhat greater value of the ratio (3.82) in R. pecmliniensis sp. n. indicates its troglophilic condition.

These two new species probably belong to different evolutionary *Roncus* lineages. The relationships of numerous Balkan species of *Roncus* need to be further clarified (Mahnert, Gardini, 2014). As numerous Roncus species, including those described in the current study, are delimitated from each other on the basis of morphological and morphometric characters, there is a need for molecular taxonomic investigations in order to confirm the validity of these species. Special attention should be paid to this task in the future. A comprehensive approach, including several types of analysis, needs to be taken. This can be done by combining cytogenetic (karvological) analysis and DNA barcoding studies with comparison of morphological details (including structure of the genital apparatus, which is difficult to study properly, but which is becoming increasingly important in the systematics of Neobisiidae) in richer samples of individuals belonging to different taxa.

The colonization of Dinaric subterranean environments must have begun a long time ago and has passed through successive stages during different geological times, parallel with the development of karstic phenomena (Ćurčić, 1988). It is probable that the Dinaric area was colonized at the beginning of its existence by pseudoscorpions, which already inhabited Mediterranean forests. Cave-dwelling pseudoscorpions of the Dinarides represent the last vestiges of an old fauna, which found shelter in the underground domain of the Balkans (Ćurčić, 1988).

According to Guéorguiev (1977), different representatives of the genus *Roncus* originated or lived in regions and geological epochs with a humid and warm climate. With growing aridity and the creation of different niches underground, some taxa evolved as cavedwelling and endogean inhabitants (Ćurčić, Dimitrijević, 2007), which is the case of *R. pecmliniensis* sp. n. Adaptation to life in caves, pits and deep soil represents an adjusting response of both epigean and humicolous species to survival in conditions of a typical or modified Mediterranean climate (Ćurčić, 1986, 1988).

The high diversity of pseudoscorpions in the Balkan region emphasizes the peninsula's status as a glacial refugium (Schmitt, 2007), a zone of exchange and a home to old endemic forms (Murienne et al., 2010). A high rate of endemism is observed in several arachnid groups on the peninsula, such as spiders (Deltshev, 2004) and pseudoscorpions (Ćurčić et al., 2004). The great diversity of pseudoscorpions and related groups in the Balkans can be explained by the long and complex palaeogeographic history of the region (Parmakelis et al., 2006) and its high habitat heterogeneity, pronounced topographic diversity and great climatic variations (Murienne et al., 2010). A recently conducted phylogenetic analysis of a group of arachnids with a similar lifestyle (Opiliones: Cyphophthalmi) indicates that its diversification in the Balkans occurred 94.3 million years ago (105.7 million years after the group's origin) (Murienne et al., 2010), which might imply early diversification of pseudoscorpions in this region too. On the other hand, in his recent analysis, Harms (2018) documented relatively faster morphological changes of an epigeic pseudoscorpion (Pseudotyrannochthonius giganteus Beier 1971) in caves. Molecular dating indicates that the age estimated for individual cave populations of P. giganteus coincides with the period of karst creation, suggesting that underground habitats were colonized as they emerged.

### **ACKNOWLEDGEMENTS**

The financial support of the Serbian Ministry of Education, Science and Technological Development (contracts № 451-03-68/2020-14/200178 and 451-03-68/2020-14/200172) is gratefully acknowledged. We would like to thank Dr. Sergei Golovatch (Institute for Problems of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia), whose comments and suggestions significantly improved the original version of the manuscript. Finally, the authors would like to thank Mr. Raymond Dooley (Belgrade, Serbia), who kindly edited the English of the manuscript.

### **REFERENCES**

- Beier M., 1938. Vorläufige Mitteilung über neue Höhlenpseudoscorpione der Balkanhalbinsel // Studien aus dem Gebiete der allgemeinen Karstforschung, der wissenschaftlichen Höhlenkunde, der Eiszeitforschung und den Nachbargebieten, Biologische Serie. V. 3. № 8. P. 5–8.
- Beier M., 1963. Ordnung Pseudoscorpionidea (Afterskorpione) // Bestimmungsbücher zur Bodenfauna Europas. V. 1. Berlin: Akademie-Verlag. 313 p.
- Ćurčić B.P.M., 1986. On the origin and biogeography of some pseudoscorpions of the Balkan Peninsula // Biologia Gallo-Hellenica. V. 12. P. 85–92.
- Ćurčić B.P.M., 1988. Cave-dwelling pseudoscorpions of the Dinaric Karst // Classis IV: Historia Naturalis, Opera 26, Institutum Biologicum Ioannis Hadži 8. Ljubljana: Academia Scientiarum et Artium Slovenica. 192 p.
- *Ćurčić B.P.M., Ćurčić S.B., Makarov S.E.*, 1995. On the identity of some cave representatives of *Roncus* L. Koch, 1873, from the Balkan Peninsula (Chelicerata: Pseudoscorpiones: Neobisiidae) // Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien. V. 97B. P. 131–138.
- Ćurčić B.P.M., Dimitrijević R.N., 2007. Roncus travuniensis sp. n. (Neobisiidae, Pseudoscorpiones), a troglobitic false scorpion from Bosnia-Herzegovina // Biologia, Bratislava. V. 62. № 1. P. 84–87.
- Ćurčić B.P.M., Dimitrijević R.N., Legakis A., 2004. The pseudoscorpions of Serbia, Montenegro, and the Republic of Macedonia // Monographs. V. 8. Belgrade—Athens: Institute of Zoology, Faculty of Biology, University of Belgrade; Hellenic Zoological Society; Committee for Karst and Speleology, Serbian Academy of Sciences and Arts & Institute of Nature Conservation of the Republic of Serbia. 400 p.
- Ćurčić B.P.M., Dimitrijević R.N., Rađa T., Makarov S.E., Ilić B.S., 2012. Archaeoroncus, a new genus of pseudoscorpions from Croatia (Pseudoscorpiones, Neobisiidae), with descriptions of two new species // Acta zoologica bulgarica. V. 64. № 4. P. 333–340.
- Ćurčić B.P.M., Dimitrijević R.N., Rađa T., Milinčić M., 2012a. Chthonius (Chthonius) makirina (Chthoniidae, Pseudoscorpiones), a new species from Croatia // Archives of Biological Sciences, Belgrade. V. 64. № 2. P. 709–714.
- Ćurčić B.P.M., Dimitrijević R.N., Rađa T., Rađa B., 2008. On two new species of pseudoscorpions from the Dinaric Karst // Archives of Biological Sciences, Belgrade. V. 60. № 2. P. 315–324.
- Ćurčić B.P.M., Makarov S.E., Ćurčić S.B., Rađa T., Tomić V.T., Ilić B.S., 2012b. A new rare representative of Microchthonius Hadži (Chthoniidae, Pseudoscorpiones) from Dalmatia, Croatia // Acta zoologica bulgarica. V. 64. № 3. P. 229–234.
- Ćurčić B.P.M., Makarov S.E., Rađa T., Ilić B.S., Antić D.Ž., 2012c. Roncus meledae n. sp. and Neobisium oculatum n. sp., from the Island of Mljet, Dalmatia (Neobisiidae, Pseudoscorpiones) // Archives of Biological Sciences, Belgrade. V. 64. № 4. P. 1567–1576.
- Ćurčić B.P.M., Rađa T., Ćurčić S.B., Ćurčić N.B., 2010. On Roncus almissae n. sp., R. krupanjensis n. sp., and R. radji n. sp., three new pseudoscorpions (Pseudoscorpiones, Neobisiidae) from Croatia and Serbia, respectively // Archives of Biological Sciences, Belgrade. V. 62. № 2. P. 503–513.
- Ćurčić B.P.M., Rađa T., Ćurčić S.B., Ilić B.S., Tomić V.T., Makarov S.E., 2013. Microchthonius elegantissimus n. sp., a new troglobitic pseudoscorpion (Pseudoscorpio-

- nes, Chthoniidae) from Croatia // Archives of Biological Sciences, Belgrade. V. 65. № 1. P. 405–410.
- Ćurčić B.P.M., Rađa T., Dimitrijević R.N., 2012d. On two new cave pseudoscorpions, Chthonius (Chthonius) pagus n. sp. (Chthoniidae) and Roncus navalia n. sp. (Neobisiidae), from the Island of Pag, Croatia // Archives of Biological Sciences, Belgrade. V. 64. № 4. P. 1555– 1565.
- Ćurčić B.P.M., Rađa T., Dimitrijević R.N., Ćurčić S.B., 2012e. On two new cave pseudoscorpions from Dalmatia (Croatia) (Chthoniidae and Neobisiidae, Pseudoscorpiones) // Archives of Biological Sciences, Belgrade. V. 64. № 3. P. 1099–1108.
- Ćurčić B.P.M., Rađa T., Dimitrijević R.N., Ćurčić S.B., Ćurčić N.B., Makarov S.E., 2013a. A new cave pseudoscorpion from Dalmatia – Microchthonius tragurion n. sp. (Chthoniidae, Pseudoscorpiones) // Archives of Biological Sciences, Belgrade. V. 65. № 3. P. 1253– 1259.
- Ćurčić B.P.M., Rađa T., Dimitrijević R.N., Ćurčić S.B., Ćurčić N.B., Makarov S.E., 2014. On two new cave species of pseudoscorpions (Neobisiidae, Pseudoscorpiones) from Herzegovina and Dalmatia // Archives of Biological Sciences, Belgrade. V. 66. № 1. P. 377–384.
- Ćurčić B.P.M., Rada T., Dimitrijević R.N., Ćurčić S.B., Ćurčić N.B., Makarov S.E., Ilić B.S., 2014a. Microchthonius kasteli n. sp. (Chthoniidae, Pseudoscorpiones) a new cave false scorpion from Croatia (Dalmatia) // Archives of Biological Sciences, Belgrade. V. 66. № 1. P. 437—443.
- Ćurčić B.P.M., Rađa T., Dimitrijević R.N., Ćurčić S.B., Makarov S.E., Antić D.Ž., Ilić B.S., 2014b. A new pseudoscorpion from Bosnia: Roncus bosniensis n. sp. (Neobisiidae, Pseudoscorpiones) // Archives of Biological Sciences, Belgrade. V. 66. № 1. P. 363–368.
- Ćurčić B., Rađa T., Dimitrijević R., Vesović N., Ćurčić S., 2015. On two new species of Microchthonius Hadži (Pseudoscorpiones, Chthoniidae) from Dalmatia, Croatia // Universiteti i Shkodrës "Luigj Gurakuqi", Buletin Shkencor, Seria e Shkencave të Natyrës. V. 65. P. 80–93.
- Ćurčić B.P.M., Rađa T., Makarov S.Ē., Dimitrijević R.N., Ćurčić S.B., Ilić B.S., 2013b. On the identity of types of Roncus diocletiani Ćurčić, Dimitrijević & Rađa and Archaeoroncus tenuis (Hadži) (Pseudoscorpiones, Neobisiidae) from Croatia // Archives of Biological Sciences, Belgrade. V. 65. № 2. P. 761–766.
- Ćurčić B.P.M., Rađa T., Rađa B., Dimitrijević R.N., Ćurčić S.B., Ćurčić N.B., Ilić B.S., 2014c. Chthonius (Globochthonius) daorsoni n. sp. (Chthoniidae, Pseudoscorpiones) a new cave false scorpion from Bosnia and Herzegovina // Archives of Biological Sciences, Belgrade. V. 66. № 2. P. 901—906.
- Ćurčić B.P.M., Rađa T., Rađa B., Dimitrijević R.N., Tomić V.T., Ilić B.S., 2013c. A new cave pseudoscorpion from the Adriatic Isle of Šolta (Dalmatia): Microchthonius solentanus n. sp. (Pseudoscorpiones: Chthoniidae) // Acta zoologica bulgarica. V. 65. № 3. P. 283–288.
- Deltshev C., 2004. A zoogeographical review of the spiders (Araneae) of the Balkan Peninsula // Griffiths H.I., Kryštufek B., Reed J.M., eds. Balkan biodiversity: pattern and process in the European hotspot. Dordrecht, Kluwer Academic Publishers. P. 193–200.
- Dimitrijević R.N., Rađa T., 2016. On the biodiversity of pseudoscorpions in Croatia: Neobisium curcici (Pseudoscorpiones: Neobisiidae), a new cave-dwelling species from Dalmatia (Croatia) // Ecologica Montenegrina. V. 7. P. 259–265.

- Dimitrijević R.N., Rađa T., 2017. Neobisium radjai n. sp. (Neobisiidae, Pseudoscorpiones), a new cave-dwelling pseudoscorpion from Bosnia and Herzegovina // Ecologica Montenegrina. V. 15. P. 10–16.
- Gabbutt P.D., Vachon M., 1967. The external morphology and life history of the pseudoscorpion Roncus lubricus // Journal of Zoology. V. 153. № 4. P. 475–498.
- Gardini G., 1982. Pseudoscorpioni cavernicoli Sardi // II. Neobisiidae e Chernetidae, con considerazioni sui Neobisiinae cavernicoli (Pseudoscorpioni d'Italia XII) // Fragmenta Entomologica. V. 16. № 2. P. 89–115.
- Gardini G., 1983. Redescription of Roncus lubricus L. Koch, 1873, type-species of the genus Roncus L. Koch, 1873 (Pseudoscorpionida, Neobisiidae) // Bulletin of the British Arachnological Society. V. 6. № 2. P. 78–82.
- Gardini G., Rizzerio R., 1985. Materiali per una revisione del genere Roncus L. Koch, 1873 // I. Ridescrizione dei tipi di alcune specie italiane non cavernicole (Pseudoscorpionida, Neobisiidae) // Fragmenta Entomologica. V. 18. № 1. P. 47–79.
- Gardini G., Rizzerio R., 1986. Materiali per una revisione del genere Roncus L. Koch, 1873 // II. Ridescrizione dei tipi delle specie parablothroidi alpine e appenniniche // Fragmenta Entomologica. V. 19. № 1. P. 1–56.
- Guéorguiev V.B., 1977. La faune troglobie terrestre de la péninsule Balkanique // Origine, formation et zoogéographie. Special edition. Sofia: Bulgarian Academy of Sciences. 182 p.
- Harms D., 2018. The origins of diversity in ancient land-scapes: deep phylogeographic structuring in a pseudoscorpion (Pseudotyrannochthoniidae: Pseudotyrannochthonius) reflects Plio-Pleistocene climate fluctuations // Zoologischer Anzeiger. V. 273. P. 112–123.
- Harvey M.S., 2013. Pseudoscorpions of the world // Version 3.0 [E-resource]. Perth: Western Australian Museum. URL: http://www.museum.wa.gov.au/catalogues/pseudoscorpions. Accessed on: 24.07.2019.

- Henderickx H., Zaragoza J.A., 2005. Notes on Roncus (Pseudoscorpiones: Neobisiidae) from the Eastern Pyrenees: new synonymy and description of a new species // Revista Ibérica de Aracnología. V. 11. P. 47–59.
- Mahnert V., Gardini G., 2014. Cave-inhabiting pseudoscorpion species of the genus Roncus (Pseudoscorpiones: Neobisiidae) from western Greece, including the Ionian Islands // Arachnologische Mitteilungen. V. 48. P. 28–37.
- Murienne J., Karaman I., Giribet G., 2010. Explosive evolution of an ancient group of Cyphophthalmi (Arachnida: Opiliones) in the Balkan Peninsula // Journal of Biogeography. V. 37. № 1. P. 90–102.
- Ozimec R., 2004. List of Croatian pseudoscorpion fauna (Arachnida, Pseudoscorpiones) // Natura Croatica. V. 13. № 4. P. 381–394.
- Parmakelis A., Stathi I., Chatzaki M., Simaiakis S., Spanos L., Louis C., 2006. Evolution of Mesobuthus gibbosus (Brullé, 1832) (Scorpiones: Buthidae) in the northeastern Mediterranean region // Molecular Ecology. V. 15. № 10. P. 2883–2894.
- Schmitt T., 2007. Molecular biogeography of Europe: Pleistocene cycles and postglacial trends // Frontiers in Zoology, V. 4. P. 11.
- Šťáhlavský F., Christophoryová J., Henderickx H., 2013. A karyological study of four European species of Roncus (Pseudoscorpiones: Neobisiidae) // European Journal of Entomology. V. 110. № 3. P. 393–399.
- Zaragoza J.A., De Mas E., Ribera C., 2007. Pseudoescorpiones del Parque Natural del Cadí-Moixeró (Pirineo Catalán): estudio ecológico, faunístico y taxonómico (Arachnida: Pseudoscorpiones) // Revista Ibérica de Aracnología. V. 14. P. 69–95.
- Zaragoza J.A., Šťáhlavský F., 2008. A new Roncus species (Pseudoscorpiones: Neobisiidae) from Montseny Natural Park (Catalonia, Spain), with remarks on karyology // Zootaxa. V. 1693. № 1. P. 27–40.

# RONCUS LADESTANI SP. N. И RONCUS PECMLINIENSIS SP. N., ДВА НОВЫХ ВИДА ЛОЖНОСКОРПИОНОВ (PSEUDOSCORPIONES, NEOBISIIDAE) ИЗ ХОРВАТИИ, А ТАКЖЕ ИЗ БОСНИИ И ГЕРЦЕГОВИНЫ

Б. П. М. Чурчич<sup>1</sup>, Т. Раджа<sup>2, \*</sup>, Р. Н. Димитриевич<sup>1, \*\*</sup>, Н. Б. Чурчич<sup>3, \*\*\*</sup>, С. Б. Чурчич<sup>1, \*\*\*\*</sup>

<sup>1</sup>Институт зоологии, Университет Белграда — Биологический факультет, Белград, 11000 Сербия <sup>2</sup>Спелеологическое общество "Шпиляр", Сплит, 21000 Хорватия

 $^3$ Институт географии "Йован Цвиич", Сербская академия наук и искусств, Белград, 11000 Сербия

\*e-mail: tonci.radja1@gmail.com

\*\*e-mail: rajko@bio.bg.ac.rs

\*\*\*e-mail: n.curcic@gi.sanu.ac.rs

\*\*\*\*e-mail: srecko@bio.bg.ac.rs

Приведены описания и диагнозы двух новых видов ложноскорпионов, *Roncus ladestani* sp. n. и *R. pec-mliniensis* sp. n. (Pseudoscorpiones, Neobisiidae), из двух подземных биотопов [Яма више Заджа (= Яма за Зле пое), остров Ластово, Далмация, Хорватия; и Равлича пещера, гамлет Печ Млини, деревня Дриновци, неподалеку от Груде, Герцеговина, Босния и Герцеговина]. Все важные морфологические особенности новых видов перечислены и иллюстрированы. Новые таксоны сравнены с близкими родственниками, которые населяют близлежащие районы Балканского полуострова. Новые ложноскорпионы эндемичны для Динарских гор.

Ключевые слова: ложноскорпионы, карстовая фауна, Динарское нагорье, Балканский полуостров

УЛК 595.4

# TWO NEW SPECIES OF ORIBATID MITES (ACARI, ORIBATIDA) FROM MALAYSIA

© 2021 S. G. Ermilov<sup>a, \*</sup>, S. Kalúz<sup>b, \*\*</sup>

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

<sup>b</sup>Institute of Zoology, Slovak Academy of Sciences, Bratislava, 84506 Slovakia

\*e-mail: ermilovacari@yandex.ru

\*\*e-mail: stanislav.kaluz@gmail.com

Received August 28, 2019

Revised January 19, 2020

Accepted February 28, 2020

Two new species of oribatid mites (Acari, Oribatida) are described from Western Malaysia, one each in the genera *Eurhynchoribates* (Rhynchoribatidae) and *Sadocepheus* (Cepheidae). *Eurhynchoribates jendeki* sp. n. differs from *E. excelsior* (Mahunka 1985) in the larger body size; the absence of a triangular tubercle between insertions of the lamellar setae; and the presence of the following characters: thickened lamellar and interlamellar setae, cerotegumental reticulate ornamentation on notogaster, furrows on anal plates and in adanal region, and foveolae in aggenital region. *Sadocepheus sausai* sp. n. differs from *S. yakuensis* Aoki 2006 in the presence of long adanal setae, long posterior notogastral setae  $p_1-p_3$ , and some long epimeral setae.

*Keywords*: oribatid mites, Oriental region, systematics, morphology, *Eurhynchoribates*, *Sadocepheus* **DOI:** 10.31857/S0044513420120028

The goal of the paper is to describe and illustrate two new species of oribatid mites (Acari, Oribatida), which were collected from Malaysia. One species belongs to the genus *Eurhynchoribates* Miko 2016 (family Rhynchoribatidae), and the other — to *Sadocepheus* Aoki 1965 (family Cepheidae).

Eurhynchoribates includes two subgenera and 15 species, which are distributed in the Ethiopian and Oriental regions (Subías, 2019). The main morphological diagnostic characteristics of this genus were summarized by Miko (2016) and Miko et al. (2017). Sadocepheus includes 14 species and one subspecies, which are distributed in the Oriental, Neotropical and eastern Palaearctic regions, as well as in New Zealand and in the U.S.A. (Subías, 2019; Ermilov, Rybalov, 2019). The main morphological diagnostic characteristics of this genus were summarized by Ermilov and Corpuz-Raros (2017).

Prior to our study, representatives of *Eurhynchoribates* have never been registered in Malaysia, while only one species of *Sadocepheus* has been recorded (Mahunka, 1987).

This work is a part of our ongoing study of oribatid mite fauna of Malaysia (e.g., Ermilov, 2016; Ermilov, Kalúz, 2019, 2019a).

## **METHODS**

Specimens were mounted in lactic acid on temporary cavity slides for measurement and illustration. Body length was measured in lateral view, from the tip of the rostrum to the posterior edge of the notogaster. Notogastral width refers to the maximum width of the notogaster in dorsal view. Lengths of body setae were measured in lateral aspect. All body measurements are presented in micrometers. Formulas for leg setation are given in parentheses according to the sequence trochanter—femur—genu—tibia—tarsus (famulus included). Formulas for leg solenidia are given in square brackets according to the sequence genu—tibia—tarsus.

Drawings were made with a camera lucida using a Leica transmission light microscope "Leica DM 2500". SEM micrographs were made with the aid of a JEOL–JSM-6510LV SEM microscope.

Morphological terminology used in this paper follows that of F. Grandjean: see Travé and Vachon (1975) for references, Norton (1977) for leg setal nomenclature, and Norton and Behan-Pelletier (2009), for overview.

The following abbreviations are used: ro, le, in, bs, ex — rostral, lamellar, interlamellar, both ridial and exoboth ridial setae, respectively; tu — tutorium; c, la, lm, lp, h, p — notogastral setae; cr — crista; ia, im, ip, ih, ips — notogastral lyrifissures; gla — opisthonotal

gland opening; a, m, h — subcapitular setae; or — adoral seta;  $\omega$  — palp and leg solenidion; cha, chb = cheliceral setae; Tg = Trägårdh's organ; PdI, PdII — pedotecta I, II, respectively; Ia, Ib, Ic, 2a, 3a, 3b, 3c, 4a, 4b, 4c, 4d, 4e — epimeral setae; dis — discidium; g, ag, an, ad — genital, aggenital, anal and adanal setae, respectively; iad — adanal lyrifissure; po — preanal organ; Tr, Fe, Ge, Ti, Ta — leg trochanter, femur, genu, tibia, tarsus, respectively; pa — leg porose area;  $\sigma$ ,  $\varphi$  — leg solenidia;  $\varepsilon$  — leg famulus.

#### **SYSTEMATICS**

Superfamily Trizetoidea Family Rhynchoribatidae Genus *Eurhynchoribates* Miko 2016

Subgenus *Eurhynchoribates* (*Eurhynchoribates*) Miko 2016

Type species: Rhynchoribates borhidii Mahunka 1986

# *Eurhynchoribates jendeki* Ermilov et Kalúz sp. n. (Figs 1–6)

Material. Holotype (♂) and four paratypes (2♀♀, 2♂♂): Malaysia, Perak District, 50 km NE to Gerik, Titiwangsa, 05°36′17.4″ N, 101°32′34.0″ E, alt. 1100 m, forest complex Belum—Temenggor, litter, 30.III—13.IV.2015 (E. Jendek, O. Šauša).

The holotype is deposited in the collection of the Institute of Zoology, Slovak Academy of Sciences, Bratislava, Slovakia; four paratypes are deposited in the collection of the Tyumen State University Museum of Zoology, Tyumen, Russia. All specimens are in ethanol with drop of glycerol.

Diagnosis. Body size:  $929-962 \times 647-680$ . Notogastral granulate cerotegument forming partially specific reticulate pattern on notogaster. Anal plates and adanal region with furrows, aggenital region fove-olate. Rostrum pointed, with five to seven lateral teeth. Rostral and exobothridial setae short, slightly thickened, barbed, *ro* arch-like. Lamellar and interlamellar setae long, thickened, barbed. Bothridial setae setiform, barbed. Ten pairs of notogastral setae long, thickened, barbed. Epimeral setal formula: 3-1-3-5; *Ib*, *3b* and *4a* phylliform, barbed, others setiform, barbed. Genital setae setiform, barbed. Aggenital and adanal setae narrowly phylliform, barbed. Anal setae short, setiform, smooth, inserted in anterior part of anal plates. Adanal lyrifissures diagonal.

Description. *Measurements*. Body length: 929 (holotype), 929–962 (paratypes); notogaster width: 647 (holotype), 647–680 (paratypes). No difference between females and males in body size.

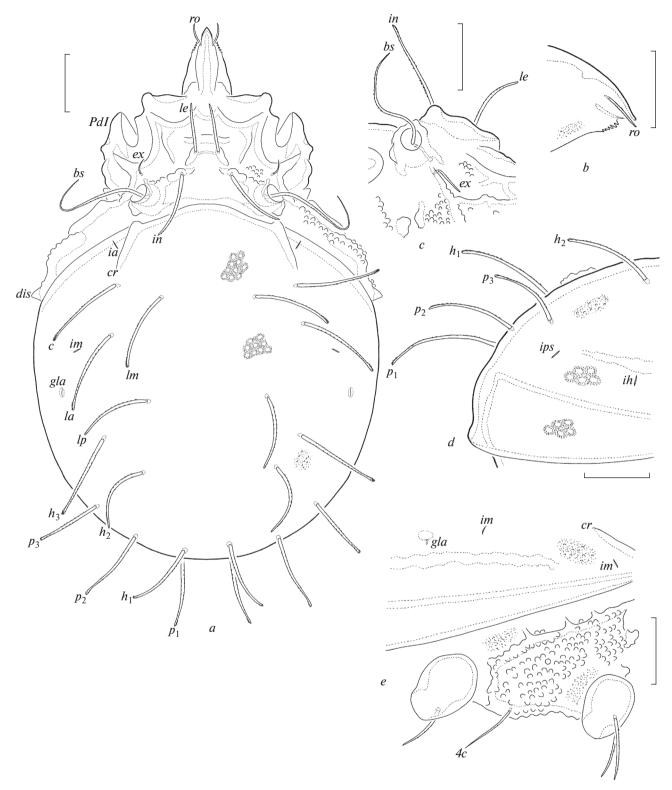
Integument (Figs 1a-1e; 2a; 3a-3d; 4a, 4c-4e; 5a, 5b; 6a, 6c, 6d). Color dark reddish brown. Surface densely microtuberculate (diameter or length of tubercles less than 1) and with larger sparse tubercles (their diameter up to 6) (Figs 4c-4e; 6a). Podosomal regions and lateral parts of prodorsum densely macrotuberculate (diameter of tubercles up to 16) (Figs 5a, 5b). Anal plates with some longitudinal furrows (Figs 2a; 4b). Adanal region with thickenings bordered by curved furrows (Fig. 4b). Oval and elongate foveolae present between genital and anal apertures (Figs 2a; 4b). All leg femora and trochanters III, IV with concavities forming reticulate pattern (Figs 5a; 6d). Body and legs covered by distinct layer of granulate cerotegument (Figs 4a, 4c-4e; 5a, 5b; 6a, 6c, 6d), which partially forming reticulate pattern on notogaster (Figs 4a; 5a, 5b), granules consist of dense microgranules (Figs. 4c-4e; 6c).

*Prodorsum* (Figs 1*a*–1*c*; 4*a*; 5*a*, 5*b*; 6*a*). Rostrum elongate triangular, pointed, with five to seven small teeth laterally. System of prodorsal ridges well-developed, anterior dorsolateral semi-oval concavities (tectopedial fields) present. Rostral (45–53) and exoboth-ridial (45–49) setae slightly thickened, barbed, *ro* arch-like and directed anteriorly or anteromedially. Lamellar (98–102) and interlamellar (135–143) setae thickened, sometimes slightly swollen distally, barbed, *le* inserted on short separate thickenings. Bothridial setae (209–217) setiform, S-form, barbed. Postboth-ridial tubercles slightly developed.

Notogaster (Figs 1a, 1d, 1e; 2b; 4a; 5a, 5b; 6b). Anterior margin convex medially, with one pair of humeral tubercles and one pair of short cristae, located posterior to bothridia. Ten pairs of notogastral setae comparatively long (143–157; up to 169 sometimes), thickened, often slightly swollen distally, barbed. Lateral notogastral porose areas absent. Lyrifissures and opisthonotal gland openings distinct.

Gnathosoma (Figs 2c-2e; 5a). Subcapitulum longer than wide ( $196-200 \times 61-69$ ). Subcapitular setae (a, 49-53; m, 28-32; h, 65-69) setiform, barbed, inserted on two long, longitudinal arch-like ridges. Adoral setae absent. Axillary sacculi large, distinctly visible. Palps (length 127-131) with setation  $0-2-1-3-8(+\omega)$ . Solenidion of palptarsi of medium size, bacilliform, pressed to the surface of palptarsi. Postpalpal setae not observed. Chelicerae (length 176-180) with one setiform, barbed seta (cha, 32-36), seta chb and Trägårdh's organ not observed.

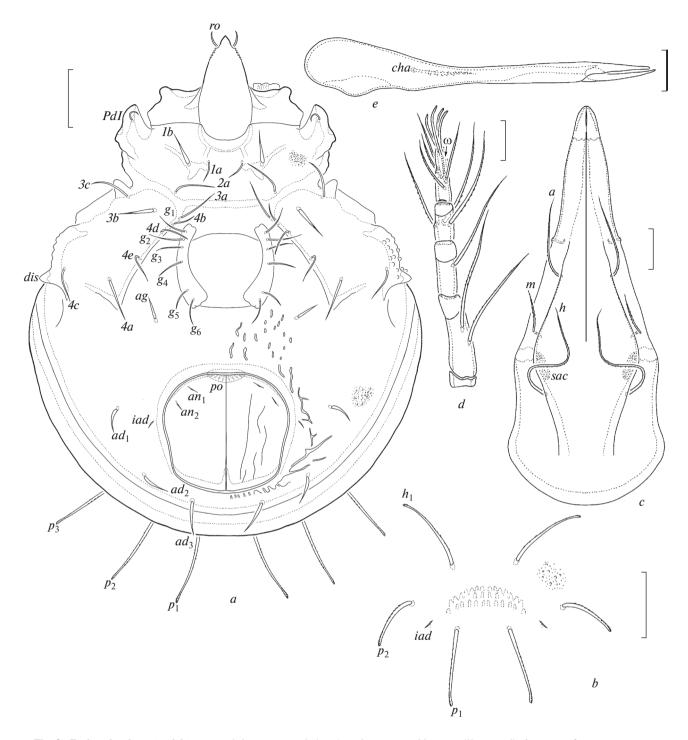
Epimeral and lateral podosomal regions (Figs 1e; 2a; 4b; 5a). Epimeral and ventrosejugal tubercles absent, but unclear thickenings present instead it. Epimeral porose areas not observed. Epimeral setal formula: 3—1—3—5. Setae 1b, 3b and 4a (86—90) narrowly phylli-



**Fig. 1.** Eurhynchoribates jendeki sp. n., adult: a — dorsal view (legs not illustrated); b — rostrum, lateral view; c — part of prodorsum, lateral view; d — part of notogaster, lateral view; e — part of notogaster and podosomal region, lateral view. Scale bar:  $100 \, \mu m$ .

form, barbed, 1a, 1c, 4b (41–49), and others (77–82) setiform, barbed. Setae 3a, 4a, 4b, 4d, and 4e located on strong diagonal ridges, 3c inserted at base of large

ventropodosomal tubercles. Pedotecta I represented by small lamina. Circumpedal ridges indistinct. Discidia triangular.

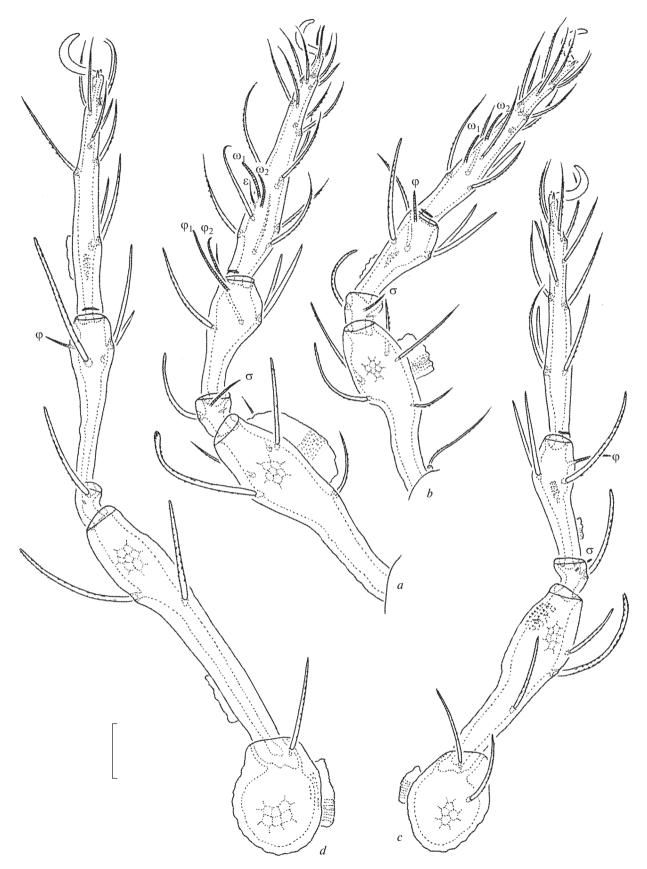


**Fig. 2.** Eurhynchoribates jendeki sp. n., adult: a – ventral view (gnathosoma and legs not illustrated); b – part of notogaster, posterior view; c – subcapitulum, ventral view; d – palp, left, ventroparaxial view; e – chelicera, right, antiaxial view. Scale bar ( $\mu$ m): a, b – 100; c–e – 20.

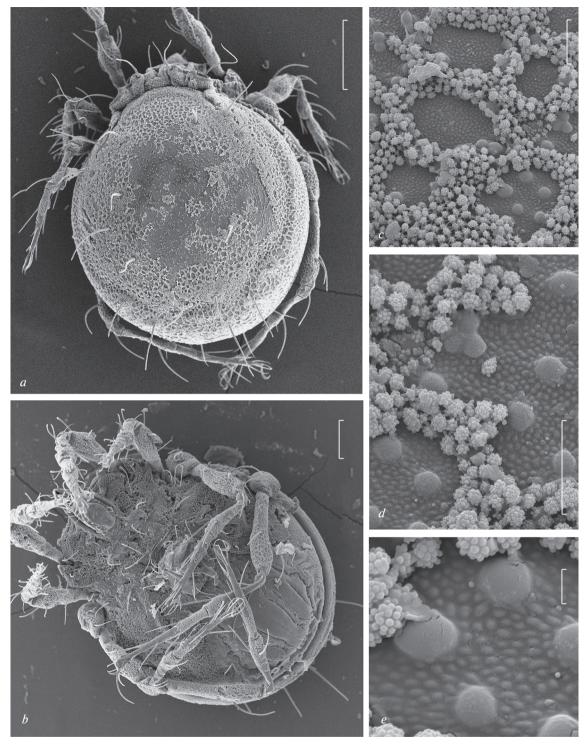
Anogenital region (Figs 2a; 4b; 5a). Six pairs of genital setae ( $g_1$ ,  $g_2$ , 61-65;  $g_3-g_6$ , 49-53) setiform, barbed. One pair of aggenital (65-69) and three pairs of adanal (61-69 up to 90 sometimes) setae narrowly phylliform, barbed. Distance of insertions  $ad_1-ad_2$  distinctly shorter than  $ad_2-ad_3$ . Two pairs of anal setae

(12–16) setiform, thin, smooth, inserted in anterior part of anal plates. Adanal lyrifissures diagonal, slightly distanced from the anal aperture.

*Legs* (Figs 3a-3d; 4a, 4b; 5a; 6d). Claw of each leg smooth. Formulas of leg setation and solenidia: I (1–5–2–4–20) [1–2–2], II (1–5–2–4–16) [1–1–2],



**Fig. 3.** *Eurhynchoribates jendeki* sp. n., adult:  $a - \log I$ , without trochanter and basal part of femur, right, antiaxial view;  $b - \log II$ , without trochanter and basal part of femur, right, antiaxial view;  $c - \log III$ , right, antiaxial view;  $d - \log IV$ , left, antiaxial view. Scale bar: 50  $\mu$ m.



**Fig. 4.** Eurhynchoribates jendeki sp. n., adult, SEM micrographs: a – dorsal view; b – ventral view; c – part of notogastral surface and cerotegument. Scale bar ( $\mu$ m): a – 200; b – 100; c, d – 10; e – 2.

III (2-3-1-3-15) [1-1-0], IV (1-2-2-3-12) [0-1-0]; homology of setae and solenidia indicated in Table 1. All solenidia of medium size, thickened, blunt-ended. Famulus of tarsi I setiform, inserted posterior to solenidion  $\omega_1$ . Setae p setiform on legs I and thorn-like on legs II—IV.

R e m a r k s. *Eurhynchoribates jendeki* sp. n. is similar to *E. excelsior* (Mahunka 1985) from the Ethiopian region (see Mahunka, 1985) in the presence of: triangular rostrum; long lamellar and interlamellar setae; long, thickened and barbed notogastral setae; narrowly phylliform aggenital and adanal setae. However, the



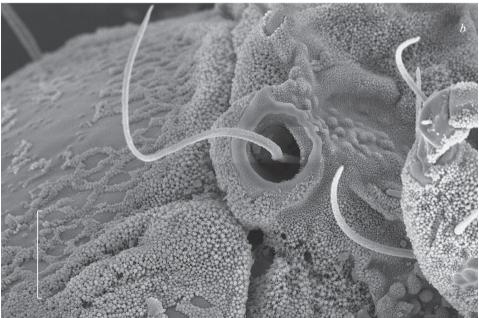
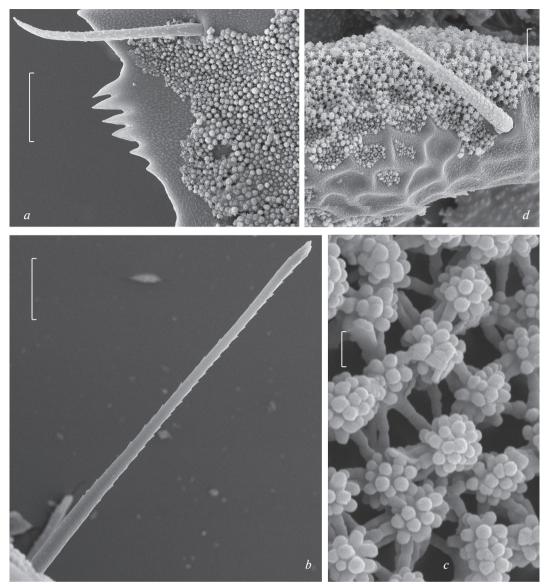


Fig. 5. Eurhynchoribates jendeki sp. n., adult, SEM micrographs: a – lateral view; b – part of prodorsum and notogaster, lateral view. Scale bar ( $\mu$ m): a – 200, b – 50.

former species differs from the latter in larger body size  $(929-962\times647-680~{\rm versus}~713-852\times460-582)$ ; the absence (versus presence) of triangular tubercle between insertions on lamellar setae; and the presence of the following: thickened (versus setiform) lamellar and interlamellar setae; cerotegumental reticulate ornamentation on notogaster, furrows on anal plates and in adanal region, foveolae in aggenital region.

Etymology. The new species is named after Dr. Eduard Jendek, entomologist from the Slovak Entomological Society, Bratislava, Slovakia.

Superfamily Eutegaeoidea Family Cepheidae Genus *Sadocepheus* Aoki 1965 Subgenus *Sadocepheus* (*Sadocepheus*) Aoki 1965 Type species: *Sadocepheus undulatus* Aoki 1965



**Fig. 6.** Eurhynchoribates jendeki sp. n., adult, SEM micrographs: a – part of rostrum, lateral view; b – notogastral seta  $h_1$ ; c – structure of notogastral cerotegumental granules; d – part of surface and cerotegument of leg femur II. Scale bar ( $\mu$ m): a, b – 20; c – 1; d – 10.

# **Sadocepheus sausai** Ermilov et Kalúz sp. n. (Figs 7–12)

Material. Holotype (♂) and 16 paratypes (8♀♀, 8♂♂): Malaysia, Perak District, 50 km NE to Gerik, Titiwangsa, 05°36′17.4″ N, 101°32′34.0″ E, alt. 1100 m, forest complex Belum—Temenggor, litter, 30.III—13.IV.2015 (E. Jendek, O. Šauša).

The holotype is deposited in the collection of the Institute of Zoology, Slovak Academy of Sciences, Bratislava, Slovakia; 14 paratypes are deposited in the collection of the Tyumen State University Museum of Zoology, Tyumen, Russia; two paratypes are deposited in the collection of the Senckenberg Institute, Görlitz, Germany. All specimens are in ethanol with drop of glycerol.

Diagnosis. Body size:  $680-796 \times 514-647$ . Lamellae with granulate rugae. Lamellae bidentate, with small medial and lateral teeth and slight, semi-oval indentation between them. Rostral and lamellar setae setiform, barbed. Interlamellar setae long, thick-ened, roughened. Bothridial setae long, with brush-like head. Nine pairs of notogastral setae long, thick-ened, roughened, dorsal setae located in two parallel dorsolateral rows. Epimeral setal formula: 2-1-3-3. Epimeral and anogenital setae setiform, roughened; adanal setae comparatively long. Leg trochanters III, IV with tooth dorsoanteriorly.

Description. *Measurements*. Body length: 680 (holotype), 680–796 (paratypes); notogaster width: 514 (holotype), 514–647 (paratypes). No clear

		C		•	3	1
-	Leg	Tr	Fe	Ge	Ti	Та
•	I	v'	d, (l), bv", v"	( <i>l</i> ), σ	$(l), (v), \varphi_1, \varphi_2$	$(ft), (tc), (it), (p), (u), (a), s, (pv), v', (pl), l'', \varepsilon, \omega_1, \omega_2$
	II	<i>v</i> '	d, $(l)$ , $bv$ ", $v$ "	( <i>l</i> ), σ	$(l), (v), \varphi$	$(ft), (tc), (it), (p), (u), (a), s, (pv), l'', \omega_1, \omega_2$
	III	l', v'	d, l', ev'	<i>l</i> ', σ	$l', (v), \varphi$	(ft), (tc), (it), (p), (u), (a), s, (pv)
	IV	V'	d, ev'	d, l	$l', (v), \varphi$	ft'', (tc), (p), (u), (a), s, (pv)

Table 1. Leg setation and solenidia of adult Eurhynchoribates jendeki sp. n.

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

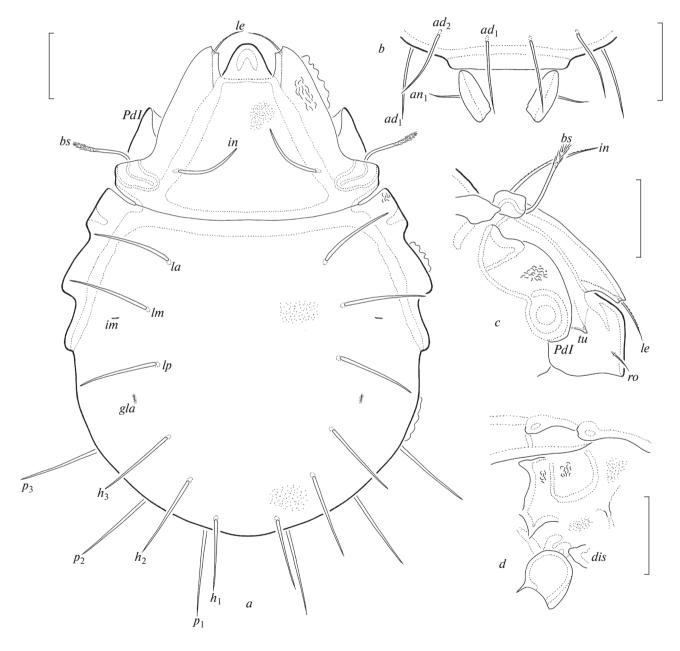
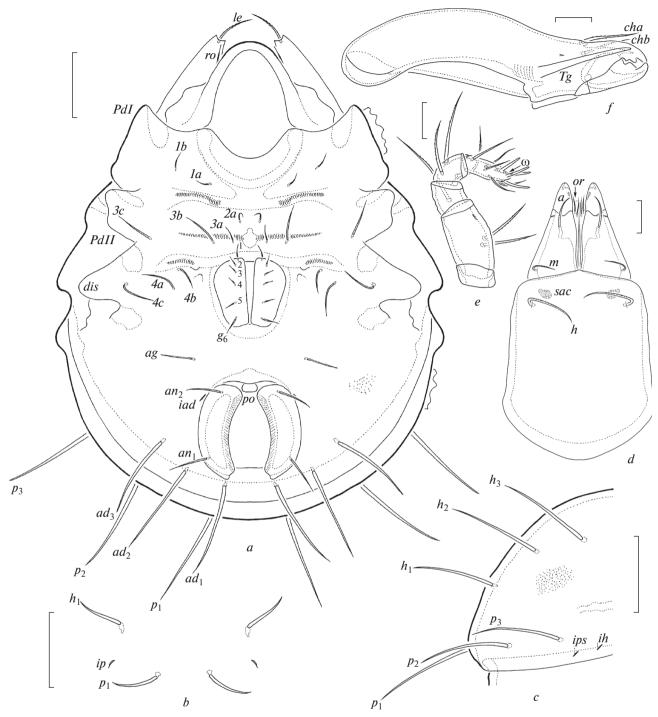


Fig. 7. Sadocepheus sausai sp. n., adult: a – dorsal view (legs not illustrated); b – part of anoadanal region, posterior view; c – part of prodorsum, lateral view; d – part of notogaster and podosomal region, lateral view. Scale bar: 100  $\mu$ m.



**Fig. 8.** Sadocepheus sausai sp. n., adult: a – ventral view (gnathosoma and legs not illustrated); b – part of notogaster, posterior view; c – part of notogaster, lateral view; d – subcapitulum, ventral view; e – palp, left, paraxial view; f – chelicera, left, paraxial view. Scale bar ( $\mu$ m): a–c – 100; d–f – 20.

difference between females and males in body size, but females usually larger.

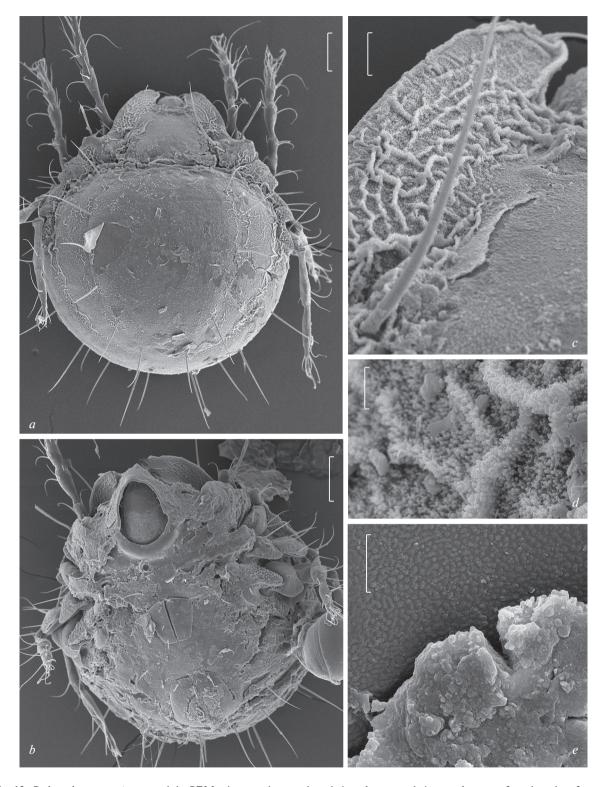
Integument (Figs 7a; 8a; 10a–10e; 11a, 11b; 12a). Color dark brown. Surface densely microtuberculate and microrugose (diameter or length of tubercles and rugae less than 1) (Fig. 10e). Lamellae, podosomal regions and lateral parts of prodorsum additionally with

larger granules which are consist from microgranules; granules sometimes forming rugae (Figs 10a-10d, 11a, 11b). Body covered by thick, block-like layer of cerotegument (Figs 10a-10e, 11a, 11b, 12a).

*Prodorsum* (Figs 7a, 7c; 8a; 10a-10c; 11a, 11b; 12b). Rostrum rounded. Rostral region hump-like. Lamellae bidentate, with small medial and lateral



**Fig. 9.** *Sadocepheus sausai* sp. n., adult:  $a - \log I$ , right, antiaxial view;  $b - \log II$ , without trochanter and basal part of femur, right, antiaxial view;  $c - \log III$ , left, antiaxial view;  $d - \log IV$ , left, antiaxial view. Scale bar: 50  $\mu$ m.



**Fig. 10.** *Sadocepheus sausai* sp. n., adult, SEM micrographs: a – dorsal view; b – ventral view; c, d – part of prodorsal surface and cerotegument; e – part of notogastral surface and cerotegument. Scale bar ( $\mu$ m): a, b – 100; c – 20; d – 5; e – 10.

teeth and slight, semi-oval indentation between them. Translamella thin, slightly developed, or not observed. Rostral (28–32) and lamellar (61–65) setae setiform, barbed. Interlamellar setae (147–155) thickened,

roughened. Bothridial setae (123–131) with long stalk and short, brush-like head. Exobothridial setae and their alveoli absent. Tutoria slightly developed, triangular distally.

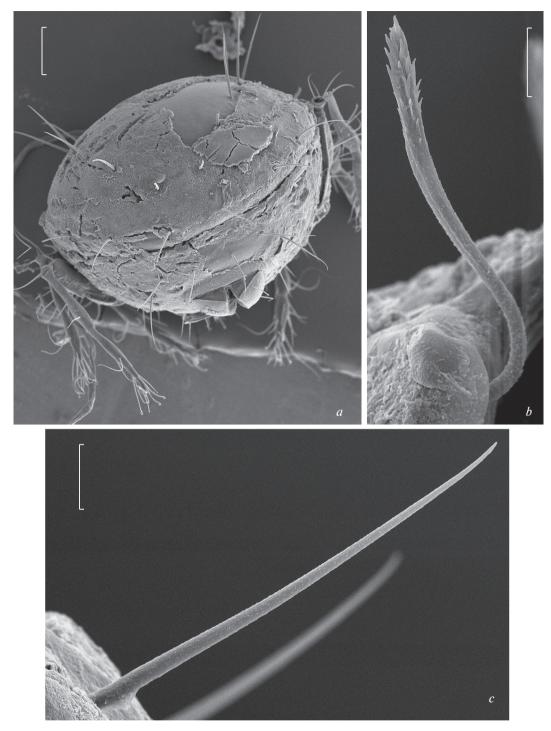




**Fig. 11.** *Sadocepheus sausai* sp. n., adult, SEM micrographs: a – lateral view; b – dorsofrontal view. Scale bar: 100  $\mu$ m.

Notogaster (Figs 7a; 8a–8c; 10a; 11a; 12a, 12c). Anterior margin of notogaster slightly concave medially. Humeral regions triangular. Nine pairs of notogastral setae (139–155) thickened, roughened, inserted on the notogastral surface, dorsal setae located in two parallel dorsolateral rows. Lyrifissures and opisthonotal gland openings distinct.

Gnathosoma (Figs 8d-8f). Subcapitulum longer than wide ( $184-188 \times 110-123$ ). Subcapitular setae (a, 24-28; m, 16-20; h, 45-53) setiform, barbed. Adoral setae (14-16) setiform, smooth. Palps (length 102-110) with typical setation  $0-2-1-3-9(+\omega)$ . Solenidion of palptarsi of medium size, bacilliform, pressed to the surface of palptarsi. Postpalpal setae (8)



**Fig. 12.** *Sadocepheus sausai* sp. n., adult, SEM micrographs: a – posterior view; b – bothridial seta; c – notogastral seta  $h_1$ . Scale bar ( $\mu$ m): a – 100; b, c – 20.

spiniform, smooth. Axillary sacculi large, distinctly visible. Chelicerae (length 164–172) with two setiform, barbed setae (28–32). Trägårdh's organ of chelicerae tapered.

Epimeral and lateral podosomal regions (Figs 7d; 8a; 10b; 11a). Epimere IV with two pairs of slight, opposite tubercles located near to genital aperture. Epime-

ral setal formula: 2-1-3-3; setae 1c and their alveoli absent. Setae setiform, roughened, 1a and 2a (16) shorter than 1b, 3a (20–24) and others (57–69). Pedotecta I represented by large lamina, pedotecta II represented by small, rectangular (in ventral aspect) lamina. Circumpedal ridges not observed. Discidia elongate triangular, rounded distally.

Leg	Tr	Fe	Ge	Ti	Та
I	<i>V</i> '	d, (l), bv"	( <i>l</i> ), <i>v</i> ', σ	$(l), (v), \varphi_1, \varphi_2$	$(ft), (tc), (it), (p), (u), (a), s, (pv), (pl), l'', \varepsilon, \omega_1, \omega_2$
II	<i>v</i> '	d, (l), bv"	( <i>l</i> ), <i>v</i> ', σ	$(l), (v), \varphi$	$(ft), (tc), (it), (p), (u), (a), s, (pv), l'', \omega_1, \omega_2$
III	l', v'	d, l', ev'	l', ν', σ	$l', (v), \varphi$	(ft), (tc), (it), (p), (u), (a), s, (pv)
IV	<i>v</i> '	d, ev'	d, l'	$l',(v),\varphi$	ft'', (tc), (p), (u), (a), s, (pv)

Table 2. Leg setation and solenidia of adult Sadocepheus sausai sp. n.

See Table 1 for explanations.

Anogenital region (Figs 7b; 8a; 10b; 11a; 12a). Six pairs of genital  $(g_1, g_6, 32, g_2-g_4, 20; g_5, 24)$ , one pair of aggenital (53–65), three pairs of adanal (110–131 up to 151 in some specimens), and two pairs of anal (53–65) setae setiform, roughened. Adanal setae inserted in posterolateral position to anal plates, equal distanced from each other. Adanal lyrifissures diagonal, located close to anal aperture.

Legs (Figs 9a-9d; 10a, 10b; 11a, 11b; 12a). Claw of each leg slightly barbed on dorsal side. Trochanters III, IV with strong tooth dorsoanteriorly. Porose areas on all femora and on trochanters III, IV distinctly visible. Formulas of leg setation and solenidia: I (1-4-3-4-19) [1-2-2], II (1-4-3-4-16) [1-1-2], III (2-3-2-3-15) [1-1-0], IV (1-2-2-3-12) [0-1-0]; homology of setae and solenidia indicated in Table 2. Solenidion on all tibiae and on genua I-III setiform, solenidia on tarsi I, II thickened, blunt-ended. Famulus of tarsi I straight, slightly truncate and swollen distally, inserted posterior to solenidion  $\omega_1$ .

R e m a r k s. *Sadocepheus sausai* sp. n. is similar to *S. yakuensis* Aoki 2006 from Japan (see Aoki, 2006) in the presence of: long interlamellar setae; slightly developed, brush-like bothridial heads; as well as long, thickened dorsal notogastral setae, located in two dorsolateral rows. However, the former species differs from the latter in the presence of long (versus short) adanal setae, posterior notogastral setae  $p_1-p_3$ , and some epimeral setae.

Etymology. The new species is named after Dr. Ondrej Šauša, entomologist from the Slovak Entomological Society, Bratislava, Slovakia.

#### **ACKNOWLEDGEMENTS**

We cordially thank Drs. E. Jendek and O. Šauša who collected the oribatid mites; Dr. Denis V. Sharapov (Tyumen State University, Tyumen, Russia) for English language editing; A.A. Gubin for SEM micrographs; and the Institute of Zoology, Slovak Academy of Sciences, Bratislava, Slovakia, which kindly provided material for our study.

This paper was partially supported by the project VEGA 2/0139/17.

#### REFERENCES

Aoki J., 2006. New and newly recorded oribatid mites (Arachnida, Acari, Oribatida) from the Ryukyu Islands, Japan // Bulletin of the National Museum of Natural Science, Tokyo, Serie A. V. 32. № 3. P. 105–124.

Ermilov S.G., 2016. Additions to the oribatid mite fauna of Malaysia, with description of a new species of the genus Lohmannia (Acari, Oribatida, Lohmanniidae) // Acarina. V. 24. № 2. P. 159–165.

*Ermilov S.G., Kalúz S.*, 2019. *Meristacarus bochkovi* (Acari, Oribatida, Lohmanniidae), a new species of oribatid mites from Malaysia // Acarina. V. 27. № 2. P. 175–182.

Ermilov S.G., Kalúz S., 2019a. New and interesting galumnoid mites (Acari, Oribatida, Galumnoidea) from Malaysia // Systematic and Applied Acarology. V. 24. № 9. P. 1711–1723.

*Ermilov S.G., Rybalov L.B.*, 2019. Oribatid mites from the vicinities of Dhati-Walal National Park, Ethiopia (Acari, Oribatida) //Spixiana. 42. № 2. P. 235–252.

Mahunka S., 1985. Description and redescription of Ethiopian oribatids (Acari, Oribatida), II // Annales Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici. V. 77. P. 233–249.

Mahunka S., 1987. Neue und interessante Milben aus dem Genfer Museum LX. Oribatids from Sabah (East Malaysia) II. (Acari: Oribatida) // Revue Suisse de Zoologie. V. 94. № 4. P. 765–817.

*Miko L.*, 2016. Oribatid mites (Acarina, Oribatida) from French Guyana: review of the genus *Rhynchoribates* and description of three new species // Zootaxa. V. 4061. № 2. P. 131–145.

Miko L., Ermilov S.G., Corpuz-Raros L., 2017. A new subgenus and two new species of the oribatid mite genus Eurhynchoribates (Acari, Oribatida, Rhynchoribatidae) from the Philippines // Systematic and Applied Acarology. V. 22. № 1. P. 125–134.

Norton R.A., 1977. A review of F. Grandjean's system of leg chaetotaxy in the Oribatei (Acari) and its application to the family Damaeidae // In: Dindal D.L., editor. Biol-

ogy of oribatid mites. Syracuse, SUNY College of Environmental Science and Forestry. P. 33–61.

Norton R.A., Behan-Pelletier V.M., 2009. Oribatida // A Manual of Acarology (TX): Lubbock, Texas Tech University Press. P. 430–564.

Subías L.S., 2019. Listado sistemático, sinonímico y biogeográfico de los ácaros oribátidos (Acariformes: Oribatida) del mundo (excepto fósiles). Online version accessed in March 2019. 536 p.

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

# ДВА НОВЫХ ВИДА ПАНЦИРНЫХ КЛЕЩЕЙ (ACARI, ORIBATIDA) ИЗ МАЛАЙЗИИ

С. Г. Ермилов<sup>1, \*</sup>, С. Калуз<sup>2, \*\*</sup>

<sup>1</sup>Тюменский государственный университет, Тюмень, 625003 Россия
<sup>2</sup>Институт зоологии, Словацкая академия наук, Братислава, 84506 Словакия
\*e-mail: ermilovacari@yandex.ru
\*\*e-mail: stanislav.kaluz@gmail.com

Описаны два новых вида панцирных клещей (Acari, Oribatida) родов *Eurhynchoribates* (Rhynchoribatidae) и *Sadocepheus* (Cepheidae) из западной части Малайзии. *Eurhynchoribates jendeki* sp. n. отличается от *E. excelsior* (Mahunka 1985) более крупными размерами тела, наличием утолщенных ламеллярных и межламеллярных щетинок, ячеистого церотегумента на нотогастре, борозд на анальных крышках и в аданальной области, ямок в аггенитальной области и отсутствием треугольной туберкулы между ламеллярными щетинками. *Sadocepheus sausai* sp. n. отличается от *S. yakuensis* Aoki 2006 присутствием длинных аданальных и задних нотогастральных щетинок  $p_1$ – $p_3$  и некоторых эпимеральных щетинок.

Ключевые слова: панцирные клещи, Ориентальная область, систематика, морфология, Eurhynchoribates, Sadocepheus

УДК 595.753(540,55)

# НОВЫЙ РОД И НОВЫЕ ВИДЫ СЕМЕЙСТВА KINNARIDAE (CICADINA) ИЗ ИНДИИ И ИРАНА

© 2021 г. А. Ф. Емельянов\*

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, 199034 Россия \*e-mail: Alexandr.Emeljanov@zin.ru
Поступила в редакцию 24.10.2019 г.
После доработки 08.12.2019 г.
Принята к публикации 15.12.2019 г.

Описаны новый род и новый вид — *Ptorthus kermanicus* gen. et sp. n. из Ирана (провинция Фарс) и новый вид — *Adolenda marusiki* sp. n. из Индии (штат Уттар Прадеш, Гималаи).

Ключевые слова: Homoptera, Cicadina, Kinnaridae, новый род, новые виды, Иран, Индия

**DOI:** 10.31857/S0044513421020203

Небольшое семейство Kinnaridae было установлено довольно поздно: его описал Муир только в 1925 г. (Muir, 1925). Вычленение этого таксона, как такового, и сразу в ранге семейства, произошло значительно позднее, чем описание, например, дочернего семейства Meenoplidae, pacпознанного Фибером еще в 1872 г. (Fieber, 1872). Но и в каталоге Меткафа (Metcalf, 1945) роды Southia Kirkaldy 1904, Micrixia Fowler 1904 и Adolenda Distant 1911 еще по-прежнему числились в семействе Cixiidae. Внешнее сходство с Cixiidae, в которое ранее помещали представителей Kinnaridae, подводило исследователей и уже после того, как были опубликованы сообщения и выводы Муира (Dlabola, 1957, 1981). Наиболее броские и веские отличия этого семейства от Cixiidae заключается в том, что у самок Kinnaridae редуцирован яйцеклад, хорошо развитый у Cixiidae и имеются поля восковых желез на VI–VIII тергитах брюшка, которых нет у Cixiidae.

Есть основания предполагать, что пределы распространения семейства еще не вполне обозначились. Об этом говорят сравнительно недавние, можно сказать неожиданные, географические находки в Афганистане (Dlabola, 1957), Иране (Dlabola, 1981; Емельянов, 1984), на Канарских островах (Remane, 1985), в горах Средней Азии (Емельянов, 1984, 1990), Южном Китае (Liang, 2001), в ОАЭ (Wilson, 2010,) в Сомали (Van Stalle, 1986), на о-вах Реюньон (Synave, 1958), а также в Чили (Emeljanov, 2016; Campodonico, Emeljanov, 2017).

Из Индии было описано два рода киннарид — *Adolenda* Distant 1911 и *Paramicrixia* Distant 1911 (Distant, 1911). Род *Adolenda* известен из Гималаев и с Тянь-Шаня; возможно, и род *Paramicrixia* ги-

малайский, т.к. он указан из Бенгалии без точного местонахождения, территория же исторической Бенгалии на севере доходит до Гималаев. В Иране первые находки семейства сделаны Н.А. Зарудным еще в 1901 г. но описаны гораздо позже (Емельянов, 1984) уже после публикации Длаболы (Dlabola, 1981).

Типовые экземпляры вновь описываемых в данной статье видов хранятся в коллекции Зоологического института РАН в С.-Петербурге (ZIN) и в музее насекомых X. Мирзаянца при иранском институте защиты растений в Тегеране (Hayk Mirzayans Insect Museum, Iranian Research Institute of Plant Protection, Tehran, Iran) (HMIM). Терминология дана в соответствии с принятой в разделе "Цикадовые" в Определителе Насекомых Дальнего Востока СССР (Ануфриев, Емельянов, 1988).

# Ptorthus Emeljanov gen. n.

Типовой вид *Ptorthus kermanicus* sp. n.

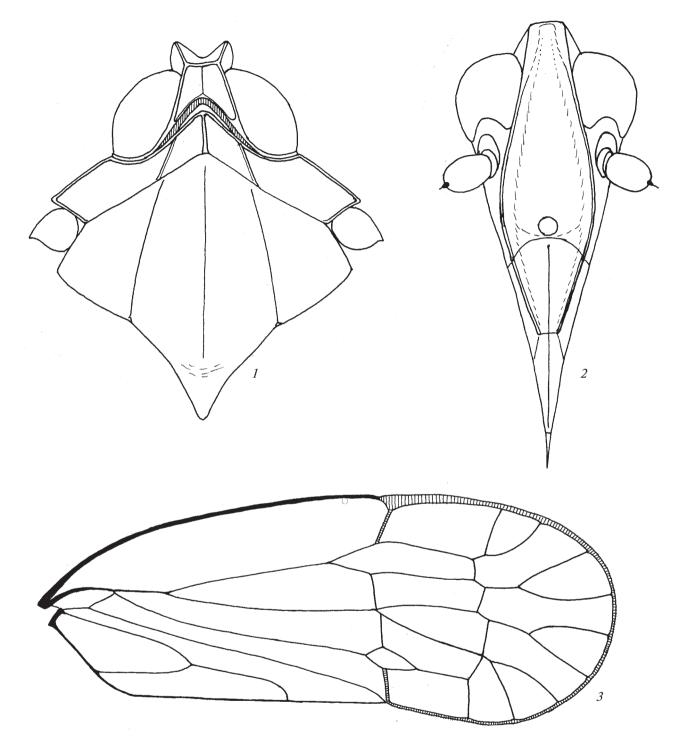
Описание. Передние крылья сложены круто-крышевидно. Голова (рис. 1, 1–2) почти в 2 раза уже переднеспинки. Корифа с резкими прямыми передним и боковыми килями, ее поверхность вогнутая, сзади к краю не приподнимается, оставаясь желобовидной, задний край глубоко прямоугольно выемчатый, с узко закругленной вершиной выемки, без ясного краевого киля. Передний край корифы сравнительно широкий, боковые края расходятся назад под острым углом, ширина корифы сзади примерно равна ее общей длине. Передний край корифы находится примерно на уровне передних краев глаз. Задняя выемка корифы занимает примерно половину ее общей длины. Средний киль не выражен. Лицо

узкое, вытянутое. Метопа желобовидная без среднего киля, более чем в 3 раза длиннее своей наибольшей ширины, приходящейся на край клипеуса, нижний край метопы слабо вогнутый. Боковые кили метопы, если смотреть сбоку, почти без перелома продолжают линию края корифы, сверху изогнуты круго, ниже полого-дуговидно. Боковые кили метопы, если смотреть спереди, слабо выпуклые, от корифы к клипеусу они удаляются друг от друга и расстояние между ними в целом увеличивается более чем в 2 раза. Средний глазок крупный, лежит у самого клипеального края. Боковые кили постклипеуса высокие, составляют единое целое с боковыми килями метопы, на постклипеусе они сближаются друг с другом к границе с антеклипеусом и подходят к нему почти вплотную, средний киль резкий, но не приподнятый. Антеклипеус без боковых килей, в базальной половине (0.45-0.55) со средним килем, продолжающим киль постклипеуса, дистальнее без килей. Постклипеус примерно на треть короче метопы, антеклипеус немного короче постклипеуса. Хоботок заходит за вершины задних тазиков, он немного короче длины краниума, вершинный членик на треть короче предвершинного, вершина последнего находится на уровне вершин задних тазиков. Щеки ниже усиков с нерезким косо-поперечным килем (ребром полого-крышевидного поднятия), идущим от нижнего края усикового отверстия к нижней части боковых килей метопы, это, по-видимому, гомолог киля, свойственного многим Derbidae. Усиковое отверстие занимает примерно половину высоты щеки. Глаза сравнительно небольшие, почковидные, их нижний край полого вогнутый, здесь к нему примыкает усиковое отверстие. Усики простые, скап кольцевидный, педицелл яйцевидный, слабо вытянутый.

Переднеспинка сравнительно протяженная спереди назад, диск сравнительно длинный с хорошо развитыми боковыми килями. Передний край диска приблизительно прямым углом выдается вперед, на вершине закруглен, занимает заднюю выемку корифы, боковые кили расходятся назад, задний край тупоугольно вогнутый. Кили переднего края резкие, высокие, боковые кили и средний умеренно выступающие, более слабые, задний край без ясного киля. В связи с крутокрышевидным положением крыльев в покое, парадискальные поля довольно круто спускаютя вниз латерально, перелом идет по боковым килям диска. Задний край верха переднеспинки перед тегулами, плавно выпукло изгибаясь, отворачивается вперед-вбок, как обычно. Резкий киль переднего края диска, как единое целое, продолжается как передний (заглазничный) киль бочков верха переднеспинки (ее парадискальных полей) и под резким углом соединяется с таким же резким латеральным килем, коллатерального киля нет. Паранотальные лопасти, сверху ограниченные латеральным килем, ромбовидные. Тегулы без килей. Среднеспинка (щиток) обширная, ее передний край выступает тупоугольно, задний приблизительно прямоугольный, продольные кили щитка четкие, боковые слегка расходятся назад. Боковые доли щитка, так же как парадискальные доли переднеспинки, довольно круто наклонены латерально.

Передние крылья почти параллельнобокие, лишь слегка расширяются к перепоночке. Костальное поле умеренно широкое, почти параллельнобокое. Перепоночка занимает около 1/3 обшей длины крыла, на вершине равномерно закругленная. Объединенное основание жилок (ScRM) в области базальной ячейки и до разделения ScR и M высоко-килевидное, особенно при базальной ячейке. Базальная жилка стигмальной ячейки (Sc) ослабленная, мембранозная, светлая (рис. 1, 3). Первые разветвления стволов ScR и Mлежат немного базальнее нодальных поперечных жилок. Стигмальная ячейка с одной поперечной жилкой, почти не расширена в области постнодальной поперечной жилки (ra-rp), медиальное поле здесь не сужено. Островная ячейка (замкнутая дистально вилка СиА) маленькая. Вершинные ветвления жилок *RP*. *MA* и *MP* лежат лишь немного отступя дистально от постнодального ряда поперечных жилок. Объединенная клавальная жилка (Pcu + AI) перед вливанием в задний край крыла довольно круто дуговидно изогнута. Поперечная жилка, лежащая у вершины клавуса, также ослаблена как базальная жилка стигмы (рис. 1. 3). Ноги средних пропорций, задние голени без боковых зубцов, на вершине с венцом зубцов по формуле 3 + 5. На задних лапках на первом членике 7 зубцов без субапикальных щетинок, боковые зубцы слабо выделяются по величине, на втором членике 6 зубцов, боковые зубцы крупные без субапикальных щетинок, 4 внутренних зубца с субапикальными щетинками.

Брюшко самки с восковыми полями на VI-VIII тергитах. Гениталии самки (не препарировались) в целом типичные для семейства. Придатки VIII сегмента (предположительно, слитые рудименты базикокситов и вальв) выглядят как цельное образование, напоминающее вершинную половину ложки. Можно различить боковые более пигментированные части (предположительно вальвиферы) и менее пигментированные и менее склеротизованные средние (пердположительно вальвы). По средней линии створки плотно сомкнуты. Впадина над первыми створками с боков ограничена краями тергита, которые сближаются дорсально к основанию анальной трубки, анальная трубка сравнительно узкая, прикрывает большую часть впадины, оставляя неприкрытой щель между нею и первыми створками.



**Рис. 1.** *Ptorthus kermanicus* Emeljanov gen. et sp. n.: 1 — передняя часть тела сверху, 2 — голова спереди-снизу (лицо), 3 — переднее крыло.

 $\Im$  т и м о л о г и я. От др. греческого  $\pi \tau o \rho \theta o \varsigma -$  отпрыск, побег.

Обсуждение и диагноз. Новый род может быть сближен с родами *Perloma* Emeljanov 1984 и *Adolenda* Distant 1911. Он отличается от них круто-крышевидно сложенными крыльями и со-

ответственно более круто наклоненными латерально боковыми частями переднеспинки и щитка среднеспинки. Тупоугольный перелом между плоскостью диска переднеспинки и плоскостью ее парадискальных долей обозначен боковыми килями диска, которых нет у других представите-

лей трибы Adolendini, у этих последних имеется единое дискально-парадискальное поле, либо плоское, либо полого поперечно выпуклое, как, например, у Adolenda marusiki sp. п. (рис. 1, 4). Кроме того, переднеспинка у нового рода более длинная, чем она напоминает переднеспинку в трибе Prosotropini, однако по степени развития и конфигурации килей сходства нет. Новый род, кроме того, несет слабо выраженный субантеннальный генальный киль, о котором уже было сказано в описании, подобный киль также имеется у представителей рода Perloma.

### Ptorthus kermanicus Emeljanov sp. n. (рис. 1)

Материал. Голотип самка: Iran, Fars Province, nr. Dashte Arzhan, 2218 m, 29°33.139′ N 51°57.058′ E, 14.VI.2019, V.M. Gnezdilov leg. (ZIN). Паратип, 1 самка: Iran, Fars Province, nr. Dashte Arzhan, 2218 m, 29°33.139′ N, 51°57.058′ E, 14 VI 2019, V.M. Gnezdilov leg. (HMIM).

Описание. Окраска. В целом, в окраске преобладают серовато-бурые тона. Ноги, а также средняя полоса вдоль тела сверху от корифы до вершины клавуса при сложенных крыльях, светлые. Корифа и верхняя часть метопы между глазами светлая, желтоватая с легким оранжево-бурым оттенком, ниже голова сероватая, переход к затемнению размытый. Глазки светлые. Над щечным килем размытое светлое пятно. Верхний край уздечек со светлым, почти белым, поперечным пятном. Диск переднеспинки белый, остальные части буровато-серые. Диск щитка среднегруди почти белый с легким буроватым оттенком, парадискальные поля буровато-серые, по бокам от светлых боковых килей окраска парадисков сгущается до черного в виде узкой полосы с размытым внешним краем. Тегулы светлые. Передние крылья в основном серовато-бурые. Кориум и перепоночка буровато-серые или серовато-бурые с неяркими мелкими светлыми пятнышками, на клавусе и в базальной половине (0.45-0.55) кубитального поля кориума крапинок нет. Жилки темные. Основание переднего крыла на уровне базальной ячейки осветлено. Впереди жилки ScR идет цепочка вытянутых светлых пятнышек, узкие темные границы между ними косые, выглядят как намечающиеся (длинные) косые линии, пересекающие все костальное поле, как у некоторых киннарид, например у Adolenda fuscofasciata Liang 2001 и других Fulgoroidea. На перепоночке между конечными жилками от края крыла идут клиновидные нечетко ограниченные светлые пятна, а на вершинах жилок затемнение усиливается. На клавусе краевое поле целиком светлое до белого, жилка A1 и продолжающая ее Pcu + A1, светлая, только на A1, немного базальнее вилки, жилка А1 на небольшом отрезке затемнена, также затемнена вершина Pcu + AI, далее до вершины

клавуса располагается светлое пятно, завершающее светлую спинную полосу, описанные темные выступы на жилке A1 и вершине Pcu + A1 образуют перетяжки на этой полосе. Брюшко темно-бурое.

Длина самки 5.6—5.8 мм.

Замечание. По свидетельству В.М. Гнездилова, вид собран кошением по деревьям в разреженном лесу с дубом, боярышником, кленом и фисташкой.

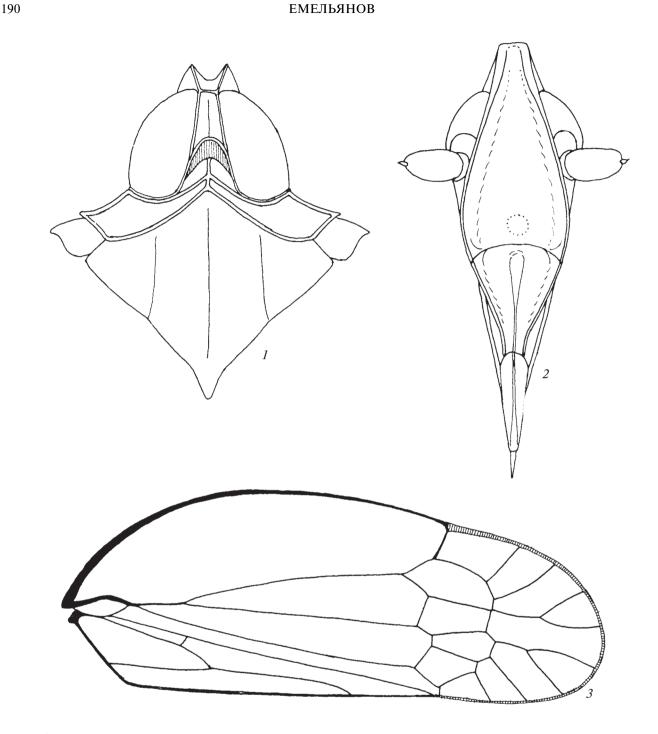
Этимология. От названия иранской провинции Керман (Kerman), по местонахождению описываемого вида.

#### Род Adolenda Distant 1911

## Adolenda marusiki Emeljanov sp. n. (рис. 2–3)

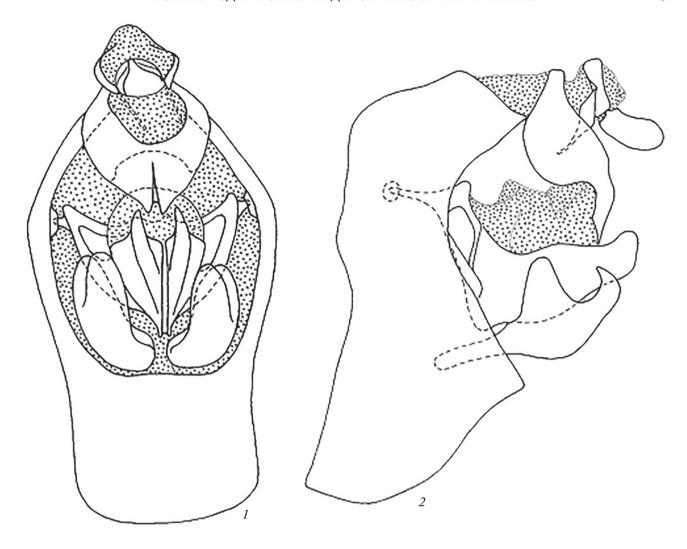
Материал. Голотип самец: India, Uttar Pradesh, Babind Ghat village, 30°37.5′ N, 79°33.5′ E, 1750—1900 m, 17—23. V 1999, Yu.M. Marusik leg. (ZIN). Паратипы: 1самец, 3 самки, India: Uttar Pradesh, Babind Ghat village, 30°37.5′ N, 79°33.5′ E, 1750—1900 m, 17—23. V 1999, Yu. M. Marusik leg. (ZIN).

Описание. Сходен с типовым видом рода — Adolenda typica Distant 1911, к которому, по-видимому, близок (гениталии A. typica не изучены). Передний край корифы узкий, корифа желобовидная, спереди отгорожена ее передним килем, сзади не замкнутая, желоб не ограничен перегородкой. Задний край глубоко остроугольно выемчатый, вершина выемки узко закруглена, выемка доходит примерно до уровня середин глаз (если смотреть сверху). Корифа и метопа в профиль соединяются под тупым углом, близким к прямому. Метопа без среднего киля, также желобовидная, ее боковые кили листовидные, в поперечном сечении она снизу трапециевидная, сверху почти клиновидная. Боковые кили в верхней половине (0.45-0.55) слегка вогнутые, в нижней — более отчетливо выпуклые, плавно, без перерыва переходят в боковые кили постклипеуса, которые сближаясь и понижаясь, подходят к антеклипеусу; перед самым антеклипеусом кили слегка отгибаются наружу и становятся параллельными. Граница метопы и клипеуса — прямая желобовидно вдавленная. Средний глазок крупный, примерно на треть своего диаметра отодвинут от шва. Хоботок умеренно длинный, у самцов почти доходит до переднего края пигофора, его основание приходится на вершины задних тазиков. Переднеспинка короткая, особенно в средней части, где передний и задний кили сближены почти на собственную толщину или на 1.5 ее. Задние и передние кили резкие, соединены по бокам боковыми килями верха переднеспинки, столь же резкими. Средний киль диска переднеспинки выходит вперед от места соединения половинок переднего киля. Щиток крупный, его видимый передний край, обозначенный задним краем пе-



**Рис. 2.** Adolenda marusiki Emeljanov sp. n.: 1 – передняя часть тела сверху, 2 – голова спереди-снизу (лицо), 3 – переднее крыло.

реднеспинки, слабо тупоугольный, задний примерно прямоугольный, боковые кили щитка расходятся назад слабее, чем у А. typica на рисунке у Дистанта (Distant, 1911, 1916). Передние крылья A. marusiki отличаются от таковых у A. typica более широким костальным полем и более круго изогнутой костальной жилкой. Первая постстигмальная жилка *RP1* отходит как вторая стигмальная жилка. Интеррадиальная жилка присоединяется сзади не к общему стволу RP, а к его перовой ветви RP1 вблизи основания ствола, апикальная интеррадиальная ячейка при этом выглядит, как часть стигмы, однако, в отличии от собственно стигмы, она не уплотнена. У А. typica, судя по рисунку Дистанта (1. с.), стигма также одноклеточная и уплотненная, но первая постстигмальная



**Рис. 3.** Adolenda marusiki Emeljanov sp. n., генитальный блок самца: I — вид сзади, 2 — вид сбоку.

жилка отходит обособленно от ствола от ствола RP или в точке соединения жилки ir с RP. На вершине задней голени 7 зубцов (3 + 4). На первом членике задних лапок 7 зубцов без субапикальных щетинок, на втором членике — 6 зубцов, из них 4 внутренних с субапикальными щетинками.

Основной тон окраски светло-бурый, кили светлые, почти белые. Боковые листовидные кили головы буроватые со светлыми гребнями. Глазки светлые. Хоботок темно-бурый. Тегулы буроватые с широко осветленными краями. Передние крылья прозрачные с буроватыми жилками. На перепоночке буровато затемнены уплотненная стигма и постклавальная краевая ячейка. Более интенсивно затемнены поперечные жилки нодального ряда и соединяющие их участки продольных жилок, в постнодальном ряду затемнены жилки *rm* и *im*. На перепоночке окрашены белым жилки *MA1* и *MA2*, окаймляющие ячейку между ними в антеапикальном ряду и жилка, отходящая

от вершины этой ячейки. Все апикальные жилки перепоночки затемнены, затемнение усиливается к краю крыла. Жилка МР между постнодальным рядом и основанием апикальной вилки также светлая. На клавусе два темных пятна, одно на его вершине и второе в вилке между жилкой Pcu + A1и краем крыла. Бедра передних и средних ног бурые со светлыми килями, голени более равномерно бурые, лапки немного темнее голеней, иногда бедра и голени почти целиком светлые. Задние бедра буроватые со светлыми килями, задние голени светло-бурые с черными зубцами на вершине, лапки также светло-бурые с черными зубцами. Брюшко темно-бурое, задние края сегментов осветлены. Гениталии у обоих полов более светлые с размытыми более темными пятнами, как бы линялые.

Гениталии самца. Пигофор короткий и высокий, его высота более чем в 2 раза превосходит наибольшую ширину. Боковая часть заднего

края полого дуговидно вогнутая, верхняя часть над сочленением с анальной трубкой также полого дуговидно вогнутая, выступ для сочленения с анальной трубкой прямоугольный с резко выраженной вершиной. Нижняя стенка пигофора продольно и поперечно выпуклая, обращенная в целом дорсо-каудально, соответственно, заднее отверстие в склеротизации пигофора меньше по высоте, чем переднее. Анальная трубка с короткой дорсальной стенкой, боковые стенки широкие с дуговидно выступающим вентрально нижним краем, перед вершинными отростками нижний край круго сужается, так что отростки служат продолжением дорсальной поверхности трубки. Отростки широкие дорсо-вентрально уплощенные, их медиальные края тесно сближенные, сросшиеся почти до самых вершин, разделены дорсальным желобком, свободные вершины заостренные. Заднее отверстие в склеротизации пигофора закругленно-пятиугольное, примерно в полтора раза выше своей ширины. На внутренней поверхности боковых стенок пигофора в его верхней трети располагается пара чашечек сочленения с фаллобазой. Фаллобаза с треугольным в очертаниях основанием, вершиной обращена вниз, вблизи ее боковых углов расположены мыщелки, входящие в вышеописанные чашечки на стенках пигофора. В верхней части бока фаллобазы имеют вид рамки благодаря утолщенным краям. Ближе к средней линии фаллобазы от нее отходит назад пара вытянутых латерально сдавленных лопастей с закругленными вершинами. Между лопастями и над ними располагается аморфная мембранозная часть пениса, имеющая вид комка. Под фаллобазой, занимая все пространство до нижнего края заднего отверстия пигофора, помещаются стилусы, они, как обычно в семействе, в целом дуговидные, толстые, отогнутые вершинами дорсально и несущие также толстые суббазальные выступы на своей дорсальной стороне.

## Длина самца 5.2, самки -5.4-5.6 мм.

С р а в н и т е л ь н ы е з а м е т к и. От типового вида, A. typica, новый вид отличается (1) более узкой слабо расширяющейся назад корифой, (2) более широкой метопой с выпуклыми, а не прямыми боковыми килями, почти параллельными, а не в значительной степени расходящимися назад боковыми килями щитка, (3) более широким костальным полем с более круто изогнутой костальной жилкой и (4) тем, что первая постстигмальная жилка RP1 отходит, как вторая стигмальная, т.к. поперечная жилка ir присоединена к RP1, а не к общему стволу RP перед его первым разветвлением, как это имеет место у A. typica.

Этимология. Вид назван в честь сборщика, известного арахнолога Ю.М. Марусика.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках гостемы № AAAA-A19-119020690101-6.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ануфриев Г.А., Емельянов А.Ф., 1988. Подотряд Cicadinea (Auchenorrhyncha) Цикадовые // Определитель насекомых Дальнего Востока СССР. Т. II. Равнокрылые и Полужесткокрылые. Л.: Наука. С. 12—485.
- *Емельянов А.Ф.*, 1984. К познанию семейств Kinnaridae и Meenoplidae (Homoptera, Fulgoroidea) // Энтомологическое обозрение. Т. 63. Вып. 3. С. 468–483.
- *Емельянов А.Ф.*, 1990. Новый вид рода *Bashgultala* (Homoptera, Kinnaridae) из Таджикистана // Зоологический журнал. Т. 69. Вып. 4. С. 137—139.
- Campodonico J.F., Emeljanov A.F., 2017. A new species of Apocathema Emeljanov, 2016 (Hemiptera, Fulgoroidea: Kinnaridae) from Coastal Central Chile // Entomological Review. V. 97. № 8. C. 1080–1084.
- Distant W.L., 1911. Description of new genera and species of Oriental Homoptera // Annals and Magazine of Natural History. Ser. 8. V. 8. P. 735–747.
- *Distant W.L.*, 1916. Rynchota. The Fauna of British India, including Ceylon and Burma. London. V. VI. Homoptera: Appendix. Vii + 248 p. 177 figs.
- Dlabola J., 1957. Die Zikaden Afghanistans (Homopt. Auchenorrhyncha) // Mitteilungen der Münchner Entomologischen Gesellschaft. Bd. 47. S. 265–303.
- Dlabola J., 1981. Ergebnisse der Tschechoslovakisch-Iranischen Entomologischen Expeditionen nach dem Iran (1970 und 1973). (Mit Angaben über einigen Sammelresultate in Anatolien). Homoptera: Auchenorrhyncha (II. Teil) // Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae. V. 40. P. 127–311.
- Emeljanov A.F., 2016. First record of the planthopper family Kinnaridae (Homoptera, Fulgoroidea) in Chile // Entomological Review. V. 96. № 9. P. 1203–1208.
- Fieber F.X., 1872. Katalog der europäischen Cicadinen, nach Originalien mit Benützung der neuesten Literatur. i–iv, 1–19.
- Fowler W.W., 1904. Order Rhynchona. Sudorder Hemiptera-Homoptera // Biologia Centrali Americana. V. 1. P. 21–139. Tabl. 4–13.
- Kirkaldy G.W., 1904. Bibliographical and nomenclatural notes on the Hemiptera. № 3 // Entomologist. V. 37. P. 279–283.
- Liang Ai-Ping, 2001. First record of the genus Adolenda Distant (Hemiptera: Fulgoroidea: Kinnaridae) from China, with description of one new species // Zoological Studies. V. 40. № 4. P. 365–370.
- *Metcalf Z.P.*, 1945. Kinnaridae. General catalogue of the Homoptera. Publ. by Smith College, Northampton, Fasc. 4. Pt. 7. P. 219–249.
- *Muir F.*, 1925. On the genera of Cixiidae, Meenoplidae and Kinnaridae // Pan-Pacific Entomologist. V. 1. № 3. P. 97–110.

- Remane R., 1985. Kinnaridae in der S-W Paläarktis: zwei neue Taxa von den Kanaren (Homoptera Fulgoromorpha) // Marburger Entomologische Publikationen. Bd. 10. Ht. 1. S. 241–264.
- Synave H., 1958. Une famille nouvelle pour la faune des îles de la Réunion et Maurice: les Kinnaridae (Homoptera-Fulgoroidea) // Bulletin et annales de la Société royale belge d'entomologie. V. 94. № 3–4. P. 118–121.
- Van Stalle J., 1986. Propleroma atrifasciata sp. n., first record of a Kinnarid on the African continent (Homoptera, Kinnaridae) // Annali del Museo Civico di Storia Naturale "G. Doria" Genova. Doriana. Suppl. V. 6. № 258. P. 1–4.
- Wilson M.R., 2010. Order Hemiptera, families Meenoplidae and Kinnaridae // Arthropod Fauna of the UAE. V. 3. P. 126–131.

### A NEW GENUS AND TWO NEW SPECIES OF THE FAMILY KINNARIDAE (CICADINA) FROM IRAN OR INDIA

#### A. F. Emeljanov\*

Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, Saint Petersburg, 199034 Russia \*e-mail: Alexandr. Emeljanov@zin.ru

A new genus, *Ptorthus* gen. n., with the type species *Ptorthus ptolerioides* sp. n., is described from Iran (Fars Province), as well as *Adolenda marusiki* sp. n. from India (Uttar Pradesh State, Himalaya).

Keywords: Homoptera, Cicadina, Kinnaridae, new genus, new species, India, Iran

УЛК 574.583:574.34

# ВЛИЯНИЕ РЫБ НА ЭФФЕКТИВНОСТЬ ПЕРЕДАЧИ УГЛЕРОДА, ПОЛИНЕНАСЫЩЕННЫХ ЖИРНЫХ КИСЛОТ И БИОГЕННЫХ ЭЛЕМЕНТОВ ОТ ФИТОПЛАНКТОНА К ЗООПЛАНКТОНУ В ЭВТРОФНЫХ УСЛОВИЯХ

© 2021 г. И. Ю. Фенева<sup>a, \*, Е. Г. Сахарова<sup>b, \*\*, М. И. Гладышев $^{c}$ , d, Н. Н. Сущик $^{c}$ , d, З. И. Горелышева $^{e}$ , М. Карпович $^{f}$ </sup></sup>

<sup>а</sup>Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, 119071 Россия <sup>b</sup>Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, пос. Борок, 152742 Россия <sup>c</sup>Федеральный исследовательский центр Красноярский научный центр СО РАН, Красноярск, 660036 Россия

<sup>d</sup>Сибирский федеральный университет, Красноярск, 660041 Россия <sup>e</sup>НПЦ НАН Беларуси по биоресурсам, Минск, 220072 Республика Беларусь <sup>f</sup>Отделение Гидробиологии, Институт Биологии, Белостокский университет, Белосток, 15-245 Польша

\*e-mail: feniova@mail.ru \*\*e-mail: katya.sah@mail.ru Поступила в редакцию 30.10.2019 г. После доработки 15.01.2020 г. Принята к публикации 24.02.2020 г.

Эффективность передачи углерода, полиненасыщенных жирных кислот (ПНЖК), азота и фосфора от фитопланктона к зоопланктону определяет функционирование всей экосистемы. Однако этот параметр зависит от условий среды. Рыбы – очень важный фактор, регулирующий планктонные сообщества, который с большой степенью вероятности может влиять на эффективность передачи основных питательных веществ от фитопланктона к зоопланктону. Эксперименты проводили в мезокосмах, наполненных водой из эвтрофного водоема с содержащимся в ней фито- и зоопланктоном. Мы исследовали влияние рыб на первичную и вторичную продукцию, а также на эффективность передачи углерода, азота, фосфора, ПНЖК и общего содержания жирных кислот (ЖК) от фито- к зоопланктону. Контрольный опыт и опыт с рыбами проводили в трех повторностях. Эффективность передачи веществ от фитопланктона к зоопланктону определяли как отношение вторичной продукции к первичной, выраженное на единицу объема воды и на единицу биомассы в процентах. Величина эффективности, выраженная на единицу объема воды, характеризует продуктивность водного объекта, тогда как величина эффективности, выраженная на единицу биомассы, свидетельствует о потенциально возможной способности гидробионтов передавать биологически ценные вещества от одного трофического уровня другому. Установлено, что взаимодействия фитопланктон — зоопланктон — рыбы определяются не только отношениями хишник — жертва, но и зависят от качества как фитопланктона, так и зоопланктона, определяемого содержанием фосфора, азота, общего содержания ЖК и отдельно ПНЖК в их биомассе. Мы показали, что в присутствии рыб эффективность передачи углерода на единицу биомассы от фитопланктона к зоопланктону повышается в два раза, фосфора — в 12.4, азота в -2.5, эйкозапентаеновой кислоты (ЭПК) в -12.4, докозагексаеновой кислоты (ДГК) — в 7.4, а общих ЖК — в 10 раз, по сравнению с контролем. Это создает устойчивость функционирования экосистемы в условиях пресса рыб. Такой механизм препятствует избыточной эксплуатации зоопланктона рыбами и позволяет продлить трофическую цепь.

*Ключевые слова*: первичная и вторичная продукция, углерод, азот, фосфор, фито- и зоопланктон, рыбы, эвтрофные условия, эффективность передачи веществ, мезокосмы

**DOI:** 10.31857/S0044513421020215

Планктонные сообщества — чрезвычайно важное звено в трофической сети, поскольку именно планктонные организмы поставляют углерод и

биологические ценные вещества на вышестоящие трофические уровни. Фитопланктон продуцирует органический углерод, полиненасыщен-

ные жирные кислоты (ПНЖК) и другие жирные кислоты (ЖК), тогда как азот и фосфор усваивается фитопланктоном, т.е. они переводятся из неорганических соединений в органические. Далее эти вещества от фитопланктона передаются зоопланктону.

Эффективность передачи этих веществ от фитопланктона к зоопланктону, которая определяется как отношение продукции зоопланктона к продукции фитопланктона, зависит от условий среды (Gladyshev et al., 2011). В основе функционирования экосистем лежит передача углерода от одного трофического уровня другому. В среднем эффективность передачи вещества и энергии с одного трофического уровня на следующий составляет 10% (Lindeman, 1942). В природе существуют эффективные и неэффективные водные экосистемы. Например, неэффективные системы (гипертрофные озера) поддерживают в 25 раз меньше биомассы зоопланктона, чем эффективные при одной и той же биомассе фитопланктона (Brett, Müller-Navarra, 1997).

Показано, что, чем выше трофность водоема, тем ниже эффективность передачи углерода от фитопланктона к зоопланктону, которая может варьировать от 30% (олиготрофные озера) до 5— 7% (эвтрофные озера) (Lacroix, 1999). Мы предполагаем, что эффективность передачи углерода и некоторых биологически ценных веществ также может меняться в зависимости от факторов среды. Важную роль в процессах метаболизма и функционирования организмов играют ЖК, включая ПНЖК (Lauritzen et al., 2001; Kris-Etherton et al., 2002; Wall et al., 2010), фосфор и азот (Prater et al., 2018). Выявление факторов среды, которые повышают эффективность передачи углерода и биологически ценных веществ от одного трофического уровня к последующему, — одна из важнейших задач современной водной экологии. Особое значение имеет передача от фитопланктона к зоопланктону незаменимых ПНЖК, которые не синтезируются животными. Поэтому для экосистемы важна не только высокая эффективность передачи углерода от фитопланктона к зоопланктону, но и высокая эффективность передачи биологически ценных веществ, т.к. от этого зависит качество ресурсов для вышестоящих трофических уровней.

Тем не менее, какие факторы и каким образом влияют на эффективность передачи углерода и биологически ценных веществ от фитопланктона к зоопланктону, остается неизвестным. Это связано с тем, что биохимический и элементный состав в фитопланктоне и зоопланктоне очень сильно различается (Brett, Müller-Navarra, 1997). Кроме того, основу зоопланктона в пресноводных водоемах составляют ракообразные-фильтраторы, которые потребляют пищевые частицы

размером меньше 30 мкм (Sommer, Sommer, 2006). Поэтому только часть биомассы фитопланктона может усваиваться зоопланктоном. Поскольку размерный состав водорослей в фитопланктоне может меняться, то и доля потребляемого фитопланктона ракообразными также будет изменяться. Кроме того, биохимический и элементный составы разных таксонов водорослей сильно различаются. Например, относительное содержание ПНЖК в зеленых водорослях может составлять до 40% от общего содержания жирных кислот, тогда как в цианобактериях — только 6% (Gulati, DeMott, 1997). Диатомовые водоросли и динофлагелляты богаты длинноцепочечными ПНЖК (Müller-Navarra, 1995).

Роль разных биологически ценных веществ для ракообразных неодинакова. Насыщенные и мононенасыщенные жирные кислоты в основном используются как источник или резерв энергии в организме, тогда как омега-3 длинноцепочечные ПНЖК влияют на физиологические процессы, являясь предшественниками для синтеза липидных медиаторов. Недостаток ключевых питательных элементов (углерода, азота, фосфора) влияет на синтез основных макромолекул, таких как липиды, протеины и нуклеиновые кислоты (Wagner et al., 2015). При лимитировании фосфором происходит замедление образования рибосомных РНК (Loladze, Elser, 2011). Такие физиологические изменения приводят к сокращению скорости соматического роста, репродукционного потенциала и выживаемости, что в итоге может приводить к сокращению продукции консументов (Loladze et al., 2000; Frost et al., 2005). Следует отметить, что ПНЖК-лимитирование вторично от Р-лимитирования (Sundborn, Vrede, 1997; Weers, Gulati, 1997). Так, недостаток фосфора вызывает изменения в биохимическом составе ПНЖК ракообразных, что в свою очередь приводит к замедлению их роста (Brett, Müller-Navarra, 1997). Поэтому эффекты влияния фосфора и ПНЖК часто взаимосвязаны.

Одним из факторов, которые могут влиять на перенос вещества и энергии от фитопланктона к зоопланктону, являются рыбы. Известно, что рыбы предпочитают более крупных индивидуумов, поэтому в их присутствии размерная структура ракообразных сдвигается в сторону мелких видов (Gliwicz, 2003). Планктоноядные рыбы потребляют с разной интенсивностью веслоногих и ветвистоусых ракообразных, т.к. веслоногие способны лучше избегать атаки хишника, чем ветвистоусые ракообразные (Bohl, 1982; Okun, Mehner, 2005). Поэтому в результате избирательности в питании, рыбы могут менять таксономическую и размерную структуру зоопланктона, тем самым косвенно влияя на структуру фитопланктона, находящуюся под контролем зоопланктона. Рыбы могут также опосредованно влиять на структуру фитопланктонных сообществ, выделяя в воду продукты жизнедеятельности и таким образом меняя химический состав веществ, доступных для фитопланктона (Happey-Wood, Pentecost, 1981; Lin, Schelske, 1981; Brabrand et al., 1984). Однако как рыбы влияют на продукционные процессы фито- и зоопланктона, а также на эффективность транспортировки основных элементов (углерода, азота, фосфора) и на общее содержание ЖК и отдельно ПНЖК, остается неизученным.

Целью нашей работы было оценить, какое влияние оказывают рыбы на первичную и вторичную продукцию и эффективность передачи основных элементов, ПНЖК и общих ЖК от фито- к зоопланктону в эвтрофных условиях. Мы предполагали, что рыбы будут влиять на эти параметры вследствие изменения таксономической структуры как зоопланктонных, так и фитопланктонных сообществ. Наибольший интерес представляло влияние рыб на эффективность передачи исследуемых элементов и веществ от фито- к зоопланктону. Несмотря на то, что рыбы увеличивают биомассу водорослей (Semenchenko et al., 2007), это не означает, что эффективность передачи веществ от фито- к зоопланктону возрастет. Кроме того, разные вещества могут передаваться с разной эффективностью (Gladyshev et al., 2011). Поэтому одной из задач настоящего исследования было сравнить эффективности перелачи разных веществ от фитопланктона к зоопланктону в присутствии и при отсутствии рыб в эвтрофных условиях.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Эксперименты проводили в аквариумах объемом 300 л  $(0.94 \times 0.64 \times 0.50$  м). Аквариумы заполняли водой, содержащей естественный фито- и зоопланктон из эвтрофного озера Йожец, относящегося к системе Мазурских озер (северо-восточная Польша, площадь 41.9 га, максимальная глубина 11.6 м, средняя глубина 5.5 м) (Gliwicz et al., 1981). Опыты включали два варианта — эвтрофные условия без рыбы (К), эвтрофные условия с рыбами (Р). Каждый вариант состоял из трех повторностей. В вариант с рыбами добавляли по одной особи ерша Gymnocephalus cernuus (Linnaeus, 1758), размером 7.5-11.0 см. Рыб выращивали в лабораторных условиях, и они были приучены потреблять планктонных ракообразных. Рыб содержали в контейнерах объемом 5 л. подвешенных в аквариумах. В контейнерах имелись крупные поперечные отверстия, через которые свободно проходили планктонные организмы, однако рыбы не могли выйти из контейнеров. Мезокосмы находились в открытом состоянии, но в случае дождя их закрывали полиэтиленовой многослойной пленкой во избежание загрязнения извне. Продолжительность эксперимента составила 30 сут.

Концентрацию хлорофилла a определяли с помощью спектрофотометра FluoroProbe (BBE-Moldaenke, Германия), который определяет концентрацию хлорофилла всего сообщества, а также хлорофилла зеленых, криптофитовых, диатомовых водорослей и цианобактерий. Отбор проб для измерения хлорофилла a проводили на 1-е, 10-е, 20-е и 30-е сут. Биомассу фитопланктона (мгС  $\pi^{-1}$ ) рассчитывали, используя концентрацию хлорофилла (мкг/л), с помощью коэффициента, предложенного Якоби и Зохари (Yacobi, Zohary, 2010), и выражали ее в единицах углерода.

Пробы фитопланктона собирали на 1-е, 10-е, 20-е и 30-е сут с помощью стакана объемом 0.5 л, воду в мезокосмах тщательно перемешивали. Пробы водорослей концентрировали осадочным методом (Кузьмин, 1975) и фиксировали раствором Утермеля с добавлением формалина. Численность водорослей подсчитывали под световым микроскопом (NikonOptiphot 2). Оценку биомассы фитопланктона (мг/л) проводили общепринятым счетно-объемным методом (Vinberg, Lavrenteva, 1982; Mikheeva, 1989). Микроскопический метод определения обилия водорослей позволил установить более детальную таксономическую структуру водорослей. Поэтому этот материал дополнял анализ структуры фитопланктона по хлорофиллу. Размеры клеток измеряли под микроскопом с помощью окуляр-микрометра. Размерная структура фитопланктона была представлена пятью диапазонами: <10, 10-30, 30-50, 50-100 и > 100 мкм.

Пробы зоопланктона собирали каждые 10 дней с помощью 2.6-литрового батометра после тщательного перемешивания воды и фиксировали 4%-ным раствором формальдегида. Среди ветвистоусых ракообразных доминировали Chydorus sphaericus (O.F. Müller 1776), Bosmina longirostris (O.F. Müller 1776), Ceriodaphnia pulchella Sars 1862, и Diaphanosoma brachvurum (Liévin 1848). Среди веслоногих наиболее многочисленными были Eudiaptomus graciloides (Lilljeborg 1888), Mesocyclops leuckarti (Claus 1857), Thermocyclops oithonoides (Sars G.O. 1863). Зоопланктон идентифицировали до вида. Для оценки сырого веса зоопланктона использовали зависимости массы особей планктонных ракообразных от их средней длины (Błędzki, Rybak, 2016).

Пробы на содержание ЖК, в том числе ПНЖК (включавших эйкозапентаеновую (ЭПК, 20:5n-3) и докозагексаеновую (ДГК, 22:6n-3) кислоты), углерода, фосфора и азота в сестоне брали в начале и конце эксперимента в трех повторностях. ЭПК и ДГК являются незаменимыми жирными кислотами, которые не синтезируются или недостаточно синтезируются животными. Эти веще-

ства главным образом используются для регуляции физиологических процессов (Lauritzen et al., 2001; Kris-Etherton et al., 2002; Wall et al., 2010). Поэтому от эффективности их передачи по трофической цепи зависит функционирование всей экосистемы. Воду (5–10 л) из мезокосмов предварительно пропускали через газ 110 мкм для удаления крупных организмов зоопланктона и других частиц, а затем фильтровали через стекловолоконные фильтры GF/F (Whatman) до интенсивного окрашивания фильтра. После подсушивания фильтры на определение ЖК помещали в стеклянный контейнер и добавляли 3 мл смеси хлороформа с метанолом (2:1) и затем хранили при температуре  $-20^{\circ}$ С. Фильтры на углерод, азот и фосфор полностью высушивали при 75°C в течение суток и далее хранили в эксикаторе для дальнейшего анализа.

Пробы зоопланктона для анализа содержания в нем ПНЖК, общего содержания ЖК, углерода, азота и фосфора отбирали в начале и конце эксперимента. Для этого 40—50 л воды пропускали через газ 100 мкм (для удаления водорослей и других посторонних частиц). Зоопланктон на сите высушивали с помощью фильтровальной бумаги. Пробы зоопланктона на содержание ЖК взвешивали, помещали в 3 мл раствора хлороформа с метанолом и хранили при температуре —20°С. Пробы на углерод, азот и фосфор взвешивали и высушивали при температуре 75°С в течение ночи. Далее пробы хранили в эксикаторе для последующего анализа.

Анализ жирных кислот подробно описан в работе (Gladyshev et al., 2011). Липиды экстрагировали хлороформом и метанолом в соотношении 2:1, далее ЖК суммарных липидов метилировали на водяной бане при температуре 85°C. Анализ метиловых эфиров жирных кислот всех проб сестона и зоопланктона выполняли на газовом хроматографе с масс-спектрометрическим детектором (модель 6890/5975C, Agilent, США). Пики метиловых эфиров жирных кислот были идентифицированы по полученным масс-спектрам, на основании сравнения их с таковыми из базы данных NIST-2005 (США) и имеющихся стандартов (Sigma-Aldrich, США). Количественное содержание индивидуальных ЖК на единицу объема пробы (сестон) или единицу биомассы (зоопланктон) рассчитывали по величине пика внутреннего стандарта, нонадекановой кислоты, известную аликвоту раствора которой добавляли в пробы перед экстракцией липидов. Во всех пробах в целом было идентифицировано 38 различных ЖК, включая насыщенные, мононенасыщенные и полиненасыщенные кислоты с количеством атомов углерода в молекуле от 12 до 24.

Содержание углерода, азота и фосфора измеряли на элементном анализаторе Flash EA 1112

NC Soil/MAS 200 (ThermoQuest, Milan, Italy) (Gladyshev et al., 2007), содержание фосфора оценивали фотоколориметрическим методом (Murphy, Riley, 1962).

Первичную продукцию (ПП) рассчитывали по содержанию хлорофилла *а* и потенциальной фотосинтетической активности планктонных микроводорослей, оцененных методом полихроматической диурон-индуцированной флуоресценции (DCMU-fluorescence). Продукцию зоопланктона (ВП) рассчитывали с использованием регрессионных моделей Стоквелла и Йоханссона (Stockwell, Johannsson, 1997). Пересчет биомассы зоопланктона на единицу углерода осуществляли с помощью коэффициента, предложенного Алимовым (Alimov, 1989), который при температуре выше 10°C равен 1/2.3.

Эффективность переноса углерода от продуцентов к консументам (%) оценивали как отношение вторичной продукции к первичной. Для определения продукции на единицу биомассы (Б) рассчитывали отношения  $\Pi\Pi/Б$  и  $B\Pi/Б$ . Эффективность передачи углерода от фито- к зоопланктону на единицу объема и на единицу биомассы оценивали как отношения  $B\Pi:\Pi\Pi$  и  $B\Pi/Б:\Pi\Pi/Б$  (%) соответственно.

Скорости аккумуляции (А на единицу объема и А' на единицу биомассы) биогенных элементов (Э), т.е. азота (N) и фосфора (P), в сестоне определяли с использованием одних и тех же уравнений. Поэтому азот или фосфор указан в уравнениях как Э. Мы называем прирост азота и фосфора на единицу углерода в биомассе сестона или зоопланктона аккумуляцией, поскольку водные организмы не производят эти элементы, а усваивают.

Скорость аккумуляции азота и фосфора в сестоне в литре:

$$\mathbf{A}\mathbf{\Theta}_{\mathbf{cecr}} = \mathbf{\Theta} : \mathbf{C}, \text{ MΓ/MΓ} \times \mathbf{\Pi}\mathbf{\Pi}, \text{ MΓC/π cyt.}$$

Скорость аккумуляции азота и фосфора в зоопланктоне в литре:

$$\mathbf{A}\mathbf{\Theta}_{\mathbf{300}} = \mathbf{\Theta} : \mathbf{C}, \text{ MF/MF} \times \mathbf{B}\mathbf{\Pi}, \text{ MFC/M} \text{ cyt.}$$

Эффективность передачи азота и фосфора от сестона к зоопланктону в литре:

$$A\Theta_{300}/A\Theta_{cect}$$
, % =  $A\Theta_{300}/A\Theta_{cect} \times 100\%$ .

Скорость аккумуляции азота и фосфора в сестоне на единицу биомассы:

Скорость аккумуляции азота и фосфора в зоопланктоне на единицу биомассы:

$$\mathbf{A'}~\mathbf{\mathfrak{Y}_{300}} = \\ = \mathbf{\mathfrak{Y}}: \mathbf{C},~\mathrm{M}\Gamma/\mathrm{M}\Gamma \times (\mathbf{B}\Pi,~\mathrm{M}\Gamma\mathrm{C}/\pi~\mathrm{cyt}: \mathbf{F_{300}},~\mathrm{M}\Gamma\mathrm{C}/\pi).$$

Эффективность передачи азота и фосфора от сестона к зоопланктону на единицу биомассы:

$$A' \ \vartheta_{300}/A' \ \vartheta_{cect}$$
, % =  $A' \ \vartheta_{300}/A' \ \vartheta_{cect} \times 100\%$ .

Основу сестона составляют водоросли и цианобактерии. Содержание органических частиц незначительно. Поэтому мы будем далее говорить об эффективности передачи веществ от фитопланктона к зоопланктону. Продукция ЖК, в том числе ПНЖК (ЭПК, ДГК) в фитопланктоне и зоопланктоне в литре, эффективность передачи ПНЖК (ЭПК, ДГК) и ЖК от фитопланктона к зоопланктону в литре, продукция ПНЖК (ЭПК, ДГК) и ЖК в фитопланктоне и зоопланктоне на единицу биомассы, эффективность передачи ПНЖК (ЭПК, ДГК) и ЖК на единицу биомассы определяли по тем же уравнениям, которые использовали для азота и фосфора, только вместо содержания элементов были поставлены содержание ПНЖК или общих ЖК. Все формулы вычисления представлены в таблицах для каждого элемента, каждой из ПНЖК и ЖК.

Для сравнения концентрации хлорофилла, размерных групп фитопланктона, биомассы зоопланктона, продукции фито- и зоопланктона, П/Б коэффициентов и их соотношений использовали t-тест Стьюдента, а при отсутствии нормального распределения данных (тест Шапиро-Уилка) — непараметрический U-тест Манна— Уитни. Скорости аккумуляции азота и фосфора фито- и зоопланктоном, эффективность передачи азота, фосфора, ПНЖК и ЖК сравнивали с помощью однофакторного дисперсионного анализа (one-way ANOVA, Тьюки тест). Данные были прологарифмированы для получения нормального распределения. Первый день эксперимента был исключен из сравнительных анализов, т.к. фактор присутствие/отсутствие рыб еще не мог вызвать изменения в планктоне. Статистический анализ экспериментальных данных был выполнен в программе Past 3.20.

#### РЕЗУЛЬТАТЫ

Концентрация хлорофилла диатомовых водорослей, цианобактерий и общего хлорофилла достоверно повышалась в варианте с рыбами по сравнению с контролем (U = 10, p = 0.01; t = 9.73, p = 0.01; U = 10, p = 0.01 соответственно) (рис. 1). Исходно в воде из озера доминировали динофитовые Ceratium hirundinella (O.F. Müller) Dujardin и золотистые водоросли Dinobryon bayaricum Imhof и D. divergens O.E. Imhof (рис. 2). На 10-е сутки опытов в контроле преобладали золотистые и динофитовые водоросли (Chrysidalis peritaphrena J. Schiller, *D*. sociale (Ehrenberg) Ehrenberg, C. hirundinella), а в варианте с рыбами помимо золотистых водорослей высокой биомассы достигла диатомовая водоросль Rhizosolenia longiseta

О. Zacharias. На 20-е и 30-е сут в контроле стали преобладать зеленые и динофлагелляты (Mougeotia sp., C. hirundinella). В вариантах с рыбами на 20-е сутки стали доминировать зеленые водоросли Mougeotia sp., диатомовые водоросли Fragilaria crotonensis Kitton и цианобактерии Aphanizomenon elenkinii Kisselev, на 30-е сутки доминирование перешло к цианобактериям Oscillatoria spp. и Limnothrix redekei (Goor) Meffert и зеленым Mougeotia sp. Таким образом, таксономическая структура фитопланктона в контроле и в варианте с рыбами к концу эксперимента сильно различалась, в основном за счет увеличения в варианте с рыбами доли цианобактерий по сравнению с контролем.

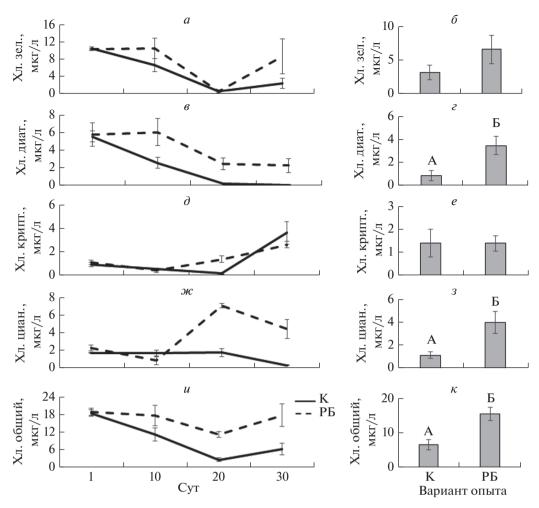
В обоих вариантах опыта в начале и конце эксперимента преобладали водоросли размерной группы 50-100 мкм (рис. 3). В начале эксперимента размерная структура фитопланктона в контроле и в варианте с рыбами не различалась (p > 0.05). Рыбы не влияли на биомассу фитопланктона размерных групп < 10 мкм, 10-30, 30-50, 50-100 мкм, однако в присутствии рыб повышалась биомасса размерной фракции > 100 мкм по сравнению с контролем (U=9, p=0.01).

Статистически значимых различий в средней биомассе ветвистоусых и веслоногих ракообразных между вариантами опыта не найдено (p > 0.05) (рис. 4).

Рыбы не влияли на величину первичной продукции водорослей (p > 0.05) (рис. 5). Продукция ракообразных также не различалась между контролем и вариантом с рыбами (p > 0.05). Значимых различий в отношении вторичной продукции к первичной продукции между вариантом с рыбами и контролем также не обнаружено (p > 0.05). В среднем эффективность передачи углерода от продуцентов к консументам в единице объема составляла 5%.

В варианте с рыбами достоверно снижалось отношение первичной продукции к биомассе водорослей (ПП/Б) (t = 2.50, p = 0.02) (рис. 6). Отношение продукции зоопланктона к его биомассе (ВП/Б) значимо повышалось в варианте с рыбами (t = 3.27, p = 0.005). Эффективность передачи углерода от фитопланктона к зоопланктону, выраженная как отношение ВП/Б: ПП/Б, была более чем в два раза выше в мезокосмах с рыбами (40%), по сравнению с контролем (15%) (t = 3.69, p = 0.002).

Скорости аккумуляции фосфора в сестоне на единицу биомассы в конце эксперимента были ниже в мезокосмах с рыбами по сравнению с контролем в среднем в 10 раз (табл. 1). Скорости аккумуляции азота и фосфора в единице объема не различались между вариантами опытов. Скорости аккумуляции азота и фосфора в зоопланктоне не различались между вариантом с рыбами и контролем. Эффективность передачи азота и фосфо-



**Рис. 1.** Динамика хлорофилла зеленых (a), диатомовых (a) и криптофитовых (a) водорослей, цианобактерий (x) и общего хлорофилла (a), мкг/л, ( $\pm SE$ ), а также сравнение средних между вариантами опыта (a, a, a, к, где a, к онтроль, РБ — вариант с рыбами. Разными буквами (a, a) обозначены достоверные различия при a0.05 (a0.05 (a0.05 стест Стьюдента, при ненормальном распределении a0.05 (a0.05 стест Манна—Уитни).

ра от фитопланктона к зоопланктону, выраженная как отношение скорости аккумуляции этих элементов на единицу биомассы, достоверно повышалась под влиянием рыб. Эффективность передачи азота от фитопланктона к ракообразным в вариантах с рыбами возрастала в среднем в 2.5 раза, а фосфора – в 12.4 раза по сравнению с контролем. Эффективность передачи азота и фосфора от фитопланктона к зоопланктону, выраженная на единицу объема, не различалась между вариантом с рыбами и контролем. Таким образом, рыбы влияли только на эффективность передачи азота и фосфора на единицу биомассы. Это свидетельствует о повышении качества зоопланктона в мезокосмах с рыбами, выраженное как скорость аккумуляции азота или фосфора на единицу биомассы. Однако скорость аккумуляции азота и фосфора в биомассе зоопланктона на единицу объема не изменялась под влиянием рыб.

Продукция ЭПК в сестоне на единицу объема и на единицу биомассы в вариантах с рыбами были достоверно ниже, чем в контроле (табл. 2). Продукция ЭПК в зоопланктоне в единице объема в конце эксперимента в варианте с рыбами не отличалась от контроля. Однако продукция ЭПК на единицу биомассы в зоопланктоне была примерно в 1.6 раза выше в варианте с рыбами, чем в контроле. Следовательно, рыбы способствовали повышению качества зоопланктона, выраженного в продукции ЭПК в зоопланктоне. Как результат этого, эффективность передачи ЭПК от фитопланктона к зоопланктону в варианте с рыбами возрастала по сравнению с контролем в среднем в 4.6 и 12.4 раза на единицу объема и на единицу биомассы соответственно.

В варианте с рыбами продукция ДГК в сестоне не отличалась от контроля. Однако продукция ДГК в зоопланктоне на единицу биомассы была выше в варианте с рыбами, чем без рыб. Эффек-

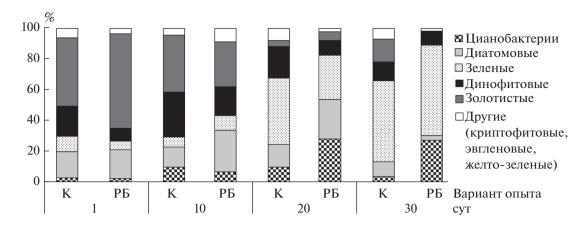


Рис. 2. Соотношение таксономических групп фитопланктона (мг/л), где К – контроль, РБ – вариант с рыбами.

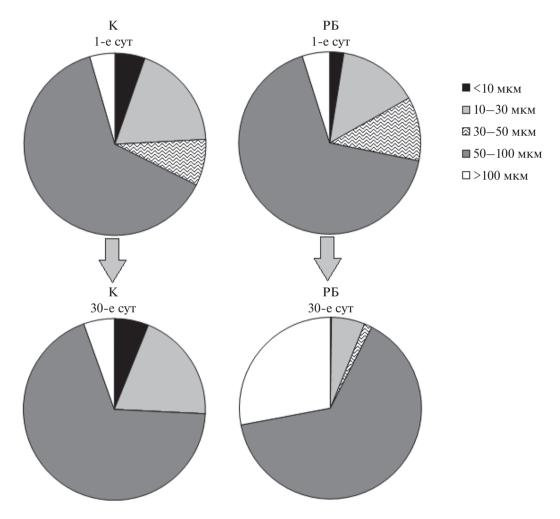
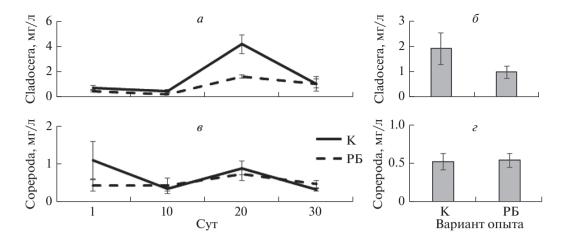


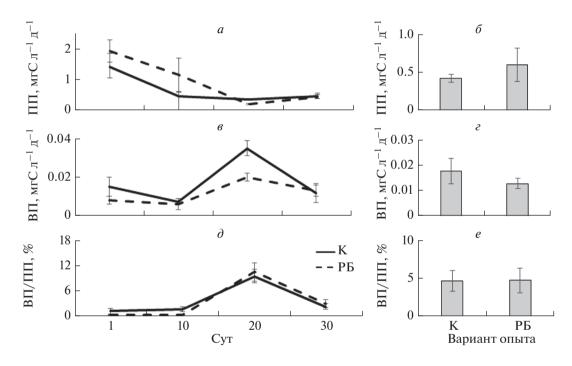
Рис. 3. Соотношение размерных групп фитопланктона (мг/л), где К – контроль, РБ – вариант с рыбами.

тивность передачи ДГК от фитопланктона к зоопланктону на единицу биомассы в варианте с рыбами была выше, чем в контроле в 7.4 раза. В ва-

рианте с рыбами продукция общих ЖК на единицу биомассы в сестоне была ниже, а в зоопланктоне, наоборот, выше по сравнению с кон-



**Рис. 4.** Динамика биомассы ветвистоусых (a) и веслоногих (s) ракообразных и сравнение средних между вариантами опыта (s, z) ( $\pm SE$ ), где K — контроль, PF — вариант с рыбами.



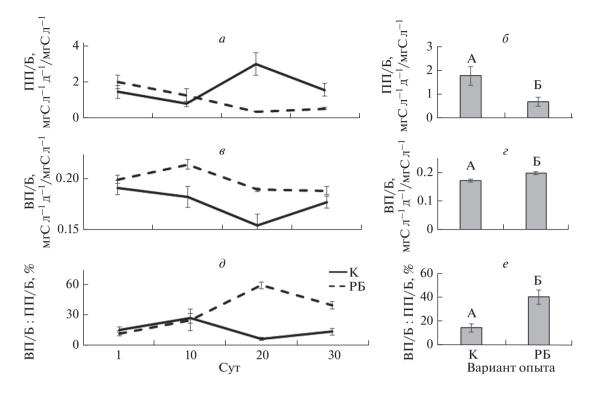
**Рис. 5.** Динамика первичной продукции (ПП) (a), вторичной продукции зоопланктона (ВП) (e), и эффективности передачи углерода от фитопланктона к зоопланктону (ВП/ПП), выраженная как отношение вторичной продукции зоопланктона к первичной продукции на единицу объема (d) ( $\pm SE$ ), а также сравнение средних между вариантами опыта (d, e, e), где K — контроль, E0 — вариант с рыбами.

тролем. Эффективность передачи ЖК от фитопланктона к зоопланктону возросла под влиянием рыб в 10 раз.

#### ОБСУЖДЕНИЕ

Рыбы оказывали неодинаковое воздействие на разные таксономические группы водорослей. Биомасса цианобактерий и диатомовых водорослей в присутствии рыб была выше, чем в контро-

ле. Концентрация общего хлорофилла в варианте с рыбами также была выше. В присутствии рыб повышалась доля крупных водорослей размером >100 мкм. Поэтому ожидалось, что первичная продукция (на единицу объема) в мезокосмах с рыбами будет выше, чем в контроле. Однако в нашем исследовании первичная продукция не различалась между вариантами опытов. Это объяснялось тем, что водоросли в варианте с рыбами были представлены более медленно растущими



**Рис. 6.** Динамика отношения первичной продукции к биомассе фитопланктона (ПП/Б) (a), отношения вторичной продукции зоопланктона к их биомассе (ВП/Б) (a) и эффективности передачи углерода от фитопланктона к зоопланктону на единицу углерода (ВП/Б): ПП/Б) (a) ( $\pm$  SE), а также сравнение средних между вариантами опыта (a), a, a), где a0.05 (a0.05 (a0.

видами, например, цианобактериями (Danielsdottir et al., 2007). Кроме того, цианобактерии, входящие в состав доминирующего комплекса в варианте с рыбами, являются миксотрофами, т.е. помимо фотосинтеза они способны к гетеротрофной ассимиляции органических веществ (Кузьменко, 1981). Это также могло привести к более высокой биомассе водорослей в варианте с рыбами. Поскольку биомасса ракообразных и вторичная продукция ракообразных не различалась между вариантами опытов, то и отношение вторичной продукции к первичной в единице объема не различалось между вариантами и равнялось примерно 5%. Согласно данным Лакроикс (Lacгоіх, 1999) эффективность переноса углерода от фитопланктона к зоопланктону в эвтрофных условиях составляет порядка 5-7%. В эвтрофном водохранилище Бугач среднее за вегетационный сезон значение эффективности переноса углерода от фитопланктона к зоопланктону составляло около 5% (Gladyshev et al., 2011), что хорошо согласуется с нашими данными и с общими представлениями о переносе вещества и энергии в эвтрофных водоемах. Однако отношение вторичной продукции к первичной продукции на единицу объема характеризует эффективность переноса вещества и энергии в водоеме. Этот показатель зависит не только от способности зоопланктонных сообществ эффективно преобразовывать потребленные вещества в биомассу, но и от концентраций водорослей или численности зоопланктонных организмов.

Показатель, который не зависит от плотности популяций и характеризует эффективность преобразования потребленного вещества в биомассу, это отношение продукции к биомассе (П/Б коэффициент). П/Б коэффициент рассматривается как основа продукционного потенциала и позволяет сравнивать между собой сообщества с разной плотностью (Ikeda et al., 2002). Результаты наших экспериментов показали, что в присутствии рыб повышение биомассы фитопланктона наблюдалось при снижении первичной продукции на единицу биомассы. Следовательно, в присутствии рыб преобладали медленно растущие виды фитопланктона, а при отсутствии рыб – быстрорастушие виды фитопланктона, что подтверждается предсказаниями математической модели, описывающей взаимодействия фитопланктон зоопланктон – планктоноядные рыбы (Danielsdottir et al., 2007). К быстрорастущим водорослям относятся критофитовые и диатомовые водоросли, к медленно растущим — цианобактерии (Danielsdottir et al., 2007). Вторичная продукция на

**Таблица 1.** Скорость аккумуляции (A) азота (N) и фосфора (P) в сестоне и зоопланктоне, эффективность передачи азота и фосфора от фитопланктона к зоопланктону ( $M \pm SE$ )

	Скорость аккумуляции азота и фосфора											
Варианты опыта	Сестон											
		азот (N)	фосфор (Р)									
	(N: C, мг/мг × × ПП, мгС/л сут)	(N : C, мг/мг × × (ПП, мгС/л сут : Б, мгС/л))	(Р: С, мг/мг × ПП, мгС/л сут)	(Р : С, мг/мг × × (ПП, мгС/л сут : Б, мгС/л))								
K <sub>H</sub>	$0.17 \pm 0.05$	$0.17 \pm 0.04$	$0.01 \pm 0.003$	$0.01 \pm 0.002^{A}$								
$K_{\kappa}$	$0.06 \pm 0.02$	$0.19 \pm 0.05$	$0.01 \pm 0.001$	$0.02 \pm 0.006^{\mathrm{A}}$								
$PE_{K}$	$0.07 \pm 0.01$	$0.07 \pm 0.01$	$0.006 \pm 0.002$	$0.002 \pm 0.001^{\mathrm{B}}$								
F	4.97	2.72	2.98	9.3								
p	0.053	0.14	0.13	0.01								
Варианты		Зоопл	анктон	·								
		азот (N)	(	фосфор (Р)								
опыта	(N : C, мг/мг × × ВП, мгС/л сут)	(N : C, мг/мг × × (ВП, мгС/л сут : Б, мгС/л))	(Р: С, мг/мг× ВП, мгС/л сут)	(Р : С, мг/мг × × (ВП, мгС/л сут : Б, мгС/л))								
$\overline{K_{H}}$	$0.003 \pm 0.001$	$0.043 \pm 0.004$	$0.0003 \pm 0.0001$	$0.004 \pm 0.001$								
$K_{\kappa}$	$0.003 \pm 0.001$	$0.042 \pm 0.003$	$0.0003 \pm 0.0001$	$0.004 \pm 0.000$								
$PE_{K}$	$0.003 \pm 0.001$	$0.046 \pm 0.002$	$0.0003 \pm 0.0000$	$0.004 \pm 0.000$								
F	0.06	0.39	0.05	0.07								
p	0.95	0.69	0.95	0.93								
		Эффективность пере	дачи азота и фосфор	a								
Варианты опыта		азот (N)	(	фосфор (Р)								
	AN	N <sub>300</sub> : A N <sub>cect</sub> , %	A P <sub>300</sub> : A P <sub>cect</sub> , %									
	(N: C, мг/мг × ВП, мгС/л сут): (N: C, мг/мг × ПП, мгС/л сут) × 100%	(N: C, мг/мг × (ВП, мгС/л сут: Б, мгС/л): (N: C, мг/мг × (ПП, мгС/л сут: Б, мгС/л)) × 100%	(P: C, мг/мг × ВП, мгС/л сут): (P: C, мг/мг × ПП, мгС/л сут) × 100%	(P: C, мг/мг × (ВП, мгС/л сут: Б, мгС/л): (P: C, мг/мг × (ПП, мгС/л сут: Б, мгС/л)) × 100%								
K <sub>H</sub>	$2.49 \pm 1.16$	$26.63 \pm 3.34^{A}$	$5.28 \pm 2.23$	$57.62 \pm 12.69^{A}$								
$K_{\kappa}$	$4.84 \pm 1.28$	$25.39 \pm 6.11^{A}$	$3.96 \pm 1.32$	$20.64 \pm 6.24^{A}$								
$PE_{K}$	$5.43 \pm 1.73$	$63.86 \pm 6.59^{\mathrm{B}}$	$24.41 \pm 10.26$	$256.55 \pm 71.69^{\mathrm{B}}$								
F	1.21	15.6	3.51	9.05								
p	0.36	0.004	0.10 0.02									

Примечания. K — контроль, PБ — вариант с рыбами, H — начало эксперимента, K — конец эксперимента. Разными буквами (A, B) обозначены достоверные различия при p<0.05 (однофакторный дисперсионный анализ, Тьюки тест).

единицу биомассы, напротив, в присутствии рыб повысилась. Это значит, что зоопланктон стал потреблять более качественные пищевые частицы, чем в отсутствие рыб. В результате таких изменений эффективность перехода углерода (продукция, выраженная в углероде на единицу углерода) от фитопланктона к зоопланктону повысилась в присутствии рыб более чем в два раза. Такой механизм препятствует избыточной эксплуатации зоопланктона рыбами и направлен на

поддержание биомассы зоопланктона. Видимо по этой причине биомасса ветвистоусых и веслоногих ракообразных не различалась между контролем и вариантом с рыбами, несмотря на пресс планктоноядных рыб.

Однако не только биомасса зоопланктона определяет функционирование вышестоящих трофических уровней, но и его качество, выражаемое в содержании ЖК, включая ПНЖК, и ос-

**Таблица 2.** Продукция (П) ПНЖК в сестоне и зоопланктоне, эффективность передачи ПНЖК (ЭПК, ДГК) и общих ЖК от фитопланктона к зоопланктону ( $M \pm SE$ )

- 777) (1101	(					
			Продукция	/КЦИЯ		
Варизнин	17		Сестон	тон		
опыта		ЭПК	Щ	ДГК		ЖК
	$(\exists\Pi K:C, M\Gamma/\Gamma \times \Pi\Pi, M\Gamma/\Pi C, $	$(\Im\Pi K: C, M\Gamma/\Gamma \times (\Pi\Pi, M\Gamma/\Pi C))$	$(\Pi\Gamma K : C, M\Gamma/\Gamma \times \Pi\Pi, M\Gamma C/\Pi CMT)$	$(\Pi\Gamma K:C, M\Gamma/\Gamma \times \Pi\Pi, (\Pi\Gamma K:C, M\Gamma/\Gamma \times (\Pi\Pi, M\Gamma/\Pi C)\Pi))$ $M\Gamma C/\Pi C M\Gamma C M C M C M C M C M C M C M C M C $	$(KK: C, M\Gamma/\Gamma \times \Pi\Pi, M\Gamma/\Pi \cap CM\Gamma)$	$(XK: C, M\Gamma/\Gamma \times (\Pi\Pi, M\Gamma/\Pi C))$
1	0.12 L 0.15 L	0.04 · 0.02	712   0.10A	7 00 1 1 00 E	402 07 1 70 501	(100 / mi , 2 : 15 i o o i mi
$\mathbf{K}_{\mathrm{H}}$	$8.13 \pm 2.76^{A}$	$8.04 \pm 2.27$ A	$7.12 \pm 2.10^{4}$	$7.08 \pm 1.69^{A}$	$183.06 \pm 72.69^{43}$	$180.15 \pm 61.27$
$\mathbf{K}_{\mathbf{k}}$	$2.14 \pm 0.20^{5}$	$7.51 \pm 1.57^{\mathrm{A}}$	$0.58 \pm 0.13^{5}$	$1.93 \pm 0.45^{\mathrm{B}}$	$71.46 \pm 11.12^{AB}$	$246.50 \pm 54.31^{A}$
$\mathrm{PB}_{\kappa}$	$0.83 \pm 0.09^{\mathrm{B}}$	$1.03\pm0.36^{\rm B}$	$0.67 \pm 0.15^{5}$	$0.87\pm0.36^{\rm B}$	$36.42 \pm 4.30^{\mathrm{b}}$	$43.84 \pm 12.52^{\mathrm{B}}$
F	29.06	5.90	26.49	10.43	9.47	10.8
d	0.001	0.04	0.001	0.01	0.01	0.01
			Зоопланктон	ІНКТОН		
Варианты		ЭПК	Щ	ДГК		ЖК
опыта	$(\exists \Pi K : C, M\Gamma/\Gamma \times B\Pi,$	$(\exists \Pi K : C, M\Gamma/\Gamma \times (B\Pi,$	$(\Pi\Gamma K: C, M\Gamma/\Gamma \times B\Pi,$	$(\Pi\Gamma K: C, M\Gamma/\Gamma \times (B\Pi,$	$(KK:C, M\Gamma/\Gamma \times B\Pi,$	$(KK: C, M\Gamma/\Gamma \times (B\Pi),$
	мгС/л сут)	$M\Gamma C/\Pi \ CYT : \mathbf{b}, M\Gamma C/\Pi))$	мгС/л сут)	$\mathrm{MrC}/\mathrm{\pi}\mathrm{cyt}:\mathrm{E},\mathrm{MrC}/\mathrm{\pi}))$	мгС/л сут)	$M\Gamma(\pi \text{ Cyt}: \mathbf{b}, M\Gamma(\pi))$
$K_{_{\rm H}}$	$0.013 \pm 0.005$	$0.175 \pm 0.010^{A}$	$0.014 \pm 0.005$	$0.190 \pm 0.014^{A}$	$0.175 \pm 0.063$	$2.212 \pm 0.046^{A}$
$\mathbf{X}_{\mathbf{x}}$	$0.006 \pm 0.002$	$0.095 \pm 0.003^{\mathrm{B}}$	$0.004 \pm 0.003$	$0.065 \pm 0.018^{5}$	$0.062 \pm 0.025$	$0.943 \pm 0.088^{ m E}$
$\mathrm{P}\mathrm{b}_{\mathrm{k}}$	$0.011 \pm 0.003$	$0.154 \pm 0.013^{\mathrm{A}}$	$0.013 \pm 0.004$	$0.169 \pm 0.023^{\mathrm{A}}$	$0.129 \pm 0.041$	$1.750 \pm 0.165^{A}$
F	1.04	17.74	1.76	12.69	1.54	33.13
d	0.41	0.003	0.25	0.01	0.29	0.001
		Эффек	гивность передачи ПНХ	Эффективность передачи ПНЖК (ЭПК, ДГК) и общих ЖК	IX ЖК	
	(T)	ЯПЕ	IT I	ДГК		ЖК
	ПЭПК <sub>зоо</sub> :	ПЭПК <sub>300</sub> : ПЭПК <sub>сет</sub> , %	ПДГК <sub>300</sub> : I	ПДГК <sub>300</sub> : ПДГК <sub>сест</sub> , %	ПЖК <sub>300</sub> :	ПЖК <sub>зоо</sub> : ПЖК <sub>сест</sub> , %
Варианты опыта	ы (ЭПК:С, мг/г × ВП, мгС/л сут): (ЭПК:С, мг/г × ВП, мг/г × ПП, мгС/л сут) × 100%	(ЭПК: С, мг/г × (ВП, мгС/л сут: Б, мгС/л): (ЭПК: С, мг/г × (ПП, мгС/л сут: Б, мгС/л)) × 100%	(ДГК: С, мг/г × ВП, мгС/л сут) : (ДГК: С, мг/г × ПП, мгС/л сут) × × 100%	(ДГК: С, мг/г × (ВП, мгС/л сут: Б, мгС/л): (ДГК: С, мг/г × (ПП, мгС/л сут: Б, мгС/л)) × 100%	(ЖК: С, мг/г × ВП, мгС/л сут): (ЖК: С, мг/г × ПП, мгС/л сут) × 100%	(ЖК: C, MΓ/Γ × (ВП, MΓC/π сут: Б, MΓ(/π)): (ЖК: C, MΓ/Γ × (ΠΠ, MΓC/π суг: Б, MΓ(/π)) × 100%
K	$0.24 \pm 0.11^{A}$	$2.44 \pm 0.47^{A}$	$0.28 \pm 0.13$	$2.90 \pm 0.44^{A}$	$0.15 \pm 0.07$	$1.47 \pm 0.36^{A}$
$\mathbf{X}_{\mathbf{x}}$	$0.28 \pm 0.08^{A}$	$1.42 \pm 0.37^{\mathrm{A}}$	$0.78 \pm 0.34$	$4.15 \pm 1.72^{A}$	$0.09 \pm 0.03$	$0.45 \pm 0.14^{ m A}$
$\mathrm{PB}_{\scriptscriptstyle \mathrm{K}}$	$1.30 \pm 0.27^{\rm B}$	$17.61 \pm 3.81^{5}$	$2.52 \pm 1.45$	$30.79 \pm 16.77^{\mathrm{B}}$	$0.34 \pm 0.07$	$4.48 \pm 0.88^{5}$
F	11.56	16.57	1.86	6.75	4.52	14.24
d	0.01	0.004	0.24	0.03	90.0	0.01
02	K - voutnous PE.	Olenen — H Megua Thendea -	Hahoa — A ETHAMAGHIZAE OLENEH	эксперимента Разными бу	льэми (А Б В) обознач	монен эменемименте Везинии бителии (А. Е. В) обозивнени постовенине нестини

Примечания. K — контроль, PB — вариант c рыбами, n — начало эксперимента,  $\kappa$  — конец эксперимента. Разными буквами  $(A, \, B, \, B)$  обозначены достоверные различия при p < 0.05 (однофакторный дисперсионный анализ, Тьюки тест).

новных биогенных элементов, т.е. азота и фосфора. Если углерод выполняет в основном строительную и энергетическую функции, то ПНЖК главным образом используются для регуляции физиологических процессов. Длинноцепочечные ПНЖК семейства омега-3, а именно ЭПК и ДГК, признаны необходимыми для животных разных таксономических групп, включая человека (Lauritzen et al., 2001; Kris-Etherton et al., 2002; Wall et al., 2010). Показано на рыбах, что отсутствие ПНЖК в пище приводит к различным патологиям функционирования органов сердечно-сосудистой системы, работы печени, кишечника, снижению репродуктивного потенциала (Sargent et al., 2002), увеличению смертности (Glencross, 2009). Синтезируются ЭПК и ДГК в основном водорослями. Поэтому крайне важно для вышестоящих трофических уровней, с какой эффективностью они передаются от фитопланктона к зоопланктону и далее по трофической цепи.

В сестоне наблюдалась тенденция снижения продукции ПНЖК и общего содержания ЖК в вариантах с рыбами по сравнению с контролем. Продукция ЭПК на единицу биомассы была в 7.5 раз, а ЖК в 5.6 раз ниже в вариантах с рыбами, чем в контроле. Таким образом, качество фитопланктона, выраженное как продукция ЭПК на единицу объема и на единицу биомассы, и продукция ЖК на единицу биомассы в вариантах с рыбами было хуже, чем в контроле. Это может быть связано с изменением таксономической и размерной структуры фитопланктона под влиянием рыб. Так, в вариантах с рыбами возросла доля цианобактерий, которые не содержат ЭПК и ДГК (Gulati, DeMott, 1997). Однако, несмотря на ухудшения качества фитопланктона, продукция ПНЖК (ЭПК и ДГК) и общих ЖК в зоопланктоне на единицу биомассы возросла в варианте с рыбами, по сравнению с контролем. Это означает, что качество зоопланктона, выраженное как продукция этих веществ на единицу биомассы, увеличилось. Как результат повышения качества зоопланктона, возросла эффективность переноса ПНЖК и общих ЖК от фитопланктона к зоопланктону в присутствии рыб по сравнению с контролем. Повышение эффективности переноса ПНЖК и общих ЖК в присутствии рыб на фоне снижения содержания этих веществ в сестоне может быть связано с избирательным потреблением пищевых ресурсов ракообразными. Ветвистоусые ракообразные известны как неселективные фильтраторы, чья диета ограничивается размером пищевых частиц (DeMott, 1986). Показано, что ветвистоусые ракообразные потребляют частицы размером меньше 30 мкм (Sommer, Sommer, 2006). Кроме того, ракообразные могут поразному накапливать или ассимилировать пищевые частицы. Так, показано (Taipale et al., 2016), что значения  $\delta^{13}\mathrm{C}$  у ветвистоусых ракообразных

не коррелируют со значениями  $\delta^{13}$ С в сестоне, но зато коррелируют со значениями  $\delta^{13}$ С отдельных таксономических групп фитопланктона. Селективное питание дафний также экспериментально продемонстрировано Гладышевым с соавторами (Гладышев и др., 2000). Селективность потребления связана не с активным выбором пищевых частиц во время фильтрационного процесса, а с различной усвояемостью разных таксонов водорослей (Feniova et al., 2018). Пресс хищников уменьшает плотность крупных ракообразных (экз./л), вследствие чего концентрация съедобной фракции фитопланктона возрастает. Таким образом, в присутствие рыб возможности селективного потребления пищевых частиц ракообразными могут расширяться из-за снижения их пресса на фитопланктон.

Нелостаток ключевых биогенных элементов (фосфора, азота) приводит к нарушению синтеза белков, липидов, нуклеиновых кислот и в итоге отрицательно влияет на репродукционный потенциал и выживаемость популяций (Prater et al., 2018). Поэтому крайне важно знать, с какой эффективностью эти элементы передаются от фитопланктона к зоопланктону. Скорость аккумуляции азота и фосфора в фитопланктоне в единице объема не различалась между вариантами с рыбами и без рыб. Однако скорость аккумуляции фосфора на единицу биомассы в сестоне была в среднем в десять раз меньше в варианте с рыбами. Известно, что рыбы являются дополнительными источниками биогенных элементов (в том числе фосфора) для фитопланктона (Brabrand et al., 1990; Attayde, Hansson, 1999). Лехман (Lehman, 1980) показал экспериментально, что поглощение и выделение фосфатов и аммонийного азота водорослями зависит от содержания фосфора и азота в их клетках. При дефиците этих элементов в клетках, водоросли увеличивают скорость их поглощения и снижают скорость их выделения. Возможно, поэтому в контроле скорость аккумуляции фосфора в сестоне была выше, чем в варианте с рыбами, которые обеспечивали более высокое его содержание в водорослях в результате экскреции в процессе жизнедеятельности.

В зоопланктоне скорости аккумуляции фосфора и азота не различались между вариантами. Однако эффективность передачи фосфора и азота на единицу биомассы была выше в 12.4 и 2.5 раза, соответственно, в варианте с рыбами, чем в контроле. Это, по нашему мнению, связано со способностью зоопланктона аккумулировать биогенные элементы (Кагроwicz et al., 2019). Однако остается непонятным, почему эффективность передачи фосфора и азота от фитопланктона к зоопланктону в присутствии рыб была выше, чем без рыб. Возможно, это связано со смещением размерной структуры зоопланктона в сторону преоб-

ладания видов меньших размеров (Brooks, Dodson, 1965; Gliwicz, 2013; Feniova et al., 2015). Азот и фосфор участвуют в процессах соматического роста ракообразных (Prater et al., 2018) и активно расходуются в процессах роста. Мелкие виды растут не так быстро, и возможно больше фосфора и азота остается в их массе тела. Возможно также, что в присутствии рыб доля съедобной фракции водорослей возрастает. Поэтому у ракообразных появляется больше шансов накопить фосфор в своем теле. Однако этот вопрос требует отдельного исследования.

В заключение отметим, что взаимодействия фитопланктон—зоопланктон—рыбы связаны не только отношениями хищник—жертва, но и зависят от качества фитопланктона и зоопланктона как пищевых ресурсов. Мы показали, что в присутствии рыб эффективность передачи углерода на единицу биомассы от фитопланктона к зоопланктону повышается в два раза, фосфора — в 12.4, азота в — 2.5, ЭПК в — 12.4, ДГК — в 7.4, общих ЖК — в 10 раз по сравнению с контролем. Это создает устойчивость функционирования системы в условиях пресса рыб. Такой механизм препятствует избыточной эксплуатации зоопланктона рыбами и позволяет продлить трофическую цепь.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Проведение экспериментов и сбор биологического материала выполнены при поддержке Национального центра науки Польши (UMO-506 2016/21/B/NZ8/00434). Обработка проб фитопланктона осуществлялась при финансовой поддержке РФФИ (18-54-00002 Бел\_а), обработка проб зоопланктона и их анализ — при финансовой поддержке Белорусского республиканского фонда фундаментальных исследований (БРФФИ № Б18Р-004), статистическая обработка и анализ данных — в рамках государственного задания АААА-А18-118012690096-1, а интерпретация полученных результатов, обзор литературы и подготовка материалов для публикации — при финансовой поддержке Российского научного фонда (№ 16-14-10323).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гладышев М.И., Колмаков В.И., Дубовская О.П., Иванова Е.А., 2000. Изучение микроводорослевого спектра питания *Daphnia longispina* в периоды цветения евтрофного водоема // Доклады Академии наук. Т. 371. Р. 556—558.
- Кузьменко М.И., 1981. Миксотрофизм синезеленых водорослей и его экологическое значение. Киев: Наукова думка. 212 с.
- *Кузьмин Г.В.*, 1975. Фитопланктон // Методика изучения биогеоценоза внутренних водоемов. М.: Наука. С. 73-87.
- *Alimov A.F.*, 1989. An introduction to production hydrobiology. Leningrad: Gidrometeoizdat. 152 p.

- Attayde J.A., Hansson L.A., 1999. Effects of nutrient recycling by zooplankton and fish on phytoplankton communities // Oecologia. № 121. P. 47–54.
- Błędzki L.A., Rybak J.I., 2016. Freshwater crustacean zooplankton of Europe. Switzerland, Basel: Springer. 918 p. https://doi.org/10.1007/978-3-319-29871-9
- Bohl E., 1982. Food supply and prey selection in planktivorous Cyprinidae // Oecologia. V. 35. P. 134–138.
- Brabrand A., Bjorn F., Torsten K., Nilssen P.J., 1984. Can iron defecation from fish influence phytoplankton production and biomass in eutrophic lakes? // Limnology and Oceanography. V. 29. P. 1330–1334.
- Brabrand A., Faafeng B.A., Nilsen J.P.M., 1990. Relative importance of phosphorus supply to phytoplankton production: fish excretion versus external loading // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. V. 47. P. 364–372.
- Brett M., Müller-Navarra D., 1997. The role of highly unsaturated fatty acids in aquatic foodweb processes // Freshwater Biology. V. 38. P. 483–499. https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.1997.00220.x
- Brooks J.L., Dodson S.I., 1965. Predation, body size and composition of plankton // Science. V. 150. P. 28–35.
- Danielsdottir M.G., Brett M.T., Arhonditsis G.B., 2007. Phytoplankton food quality control of planktonic food web processes // Hydrobiologia. V. 589. P. 29–41.
- DeMott W.R., 1986. The role of taste in food selection by freshwater zooplankton // Oecologia. V. 69. P. 334–340
- Feniova I., Dawidowicz P., Gladyshev M.I., Kostrzewska-Sz-lakowska I., Rzepecki M. et al., 2015. Experimental effects of large-bodied Daphnia, fish and zebra mussels on cladoceran community and size structure // Journal of Plankton Research. V. 37. P. 611–625. https://doi.org/10.1093/plankt/fbv022
- Feniova I., Dawidowicz P., Ejsmont-Karabin J., Gladyshev M., Kalinowska K. et al., 2018. Effects of zebra mussels on cladoceran communities under eutrophic conditions // Hydrobiologia. V. 822. P. 37—54. https://doi.org/10.1007/s10750-018-3699-4
- Frost P.C., Evans-White M.A., Finkel Z.V., Jensen T.C., Matzek V., 2005. Are you what you eat? Physiological constraints on organismal stoichiometry in an elementally imbalanced world // Oikos. V. 109. P. 18–28. https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2005.14049.x
- Gladyshev M.I., Sushchik N.N., Anishchenko O.V., Makhutova O.N., Kolmakov V.I. et al., 2011. Efficiency of transfer of essential polyunsaturated fatty acids versus organic carbon from producers to consumers in a eutrophic reservoir // Oecologia. V. 165. P. 521–531. https://doi.org/10.1007/s00442-010-1843-6
- Gladyshev M.I., Sushchik N.N., Kolmakova A.A., Kalachova G.S., Kravchuk E.S. et al., 2007. Seasonal correlations of elemental and v-3 PUFA composition of seston and dominant phytoplankton species in a eutrophic Siberian Reservoir // Aquatic Ecology. V. 41. P. 9–23.
  - https://doi.org/10.1007/s10452-006-9040-8
- Glencross B.E., 2009. Exploring the nutritional demand for essential fatty acids by aquaculture species // Reviews in Aquaculture. V. 1. № 2. P. 71–124. https://doi.org/10.1111/j.1753-5131.2009.01006.x

- Gliwicz Z.M., 2003. Between hazards of starvation and risk of predation: the ecology of off-shore animals Excellence in Ecology, Book 12. International Ecology Institute, Oldendorf/Luhe, Germany. p. 379. ISSN 0932-2205
- Gliwicz Z.M., Ghilarov A., Pijanowska J., 1981. Food and predation as major factors limiting two natural populations of *Daphnia cucullata* Sars. // Hydrobiologia. V. 80. P. 205–218. https://doi.org/10.1007/BF00018359
- Gulati R.D., DeMott W.R., 1997. The role of food quality for zooplankton: Remarks on the state -of-the-art, perspectives and priorities // Freshwater Biology. V. 38. P. 753-768. https://doi.org/0.1046/j.1365-2427.1997.00275.x
- Happey-Wood C.M., Pentecost A., 1981. Algal bioassay of the water from two linked but contrasting Welsh lakes // Freshwater Biology. V. 11. P. 473–491.
- Ikeda T., Hirakawa K., Shiga N., 2002. Production, metabolism and production/biomass (P/B) ratio of Metridiapacifica (Crustacea; Copepoda) in Toyama Bay, southern Japan Sea // Plankton Biology and Ecology. V. 49. P. 58–65.
- Karpowicz M., Feniova I., Gladyshev M.I., Ejsmont-Karabin J., Górniak A. et al., 2019. The stoichiometric ratios (C:N:P) in a pelagic food web under experimental conditions // Limnologica. V. 77. P. 125690. https://doi.org/10.1016/j.limno.2019.125690
- Kris-Etherton P.M., Harris W.S., Appel L.J., 2002. Fish consumption, fish oil, omega-3 fatty acids, and cardiovascular disease // Circulation. V. 106. P. 2747–2757.
- Lacroix G., 1999. Biomass and production of plankton in shallow and deep lakes: are there general patterns? // Annales de Limnologie. V. 35. № 2. P. 111–122.
- Lauritzen L, Hansen H.S, Jørgensen M.H, Michaelsen K.F., 2001. The essentiality of long chain n-3 fatty acids in relation to development and function of the brain and retina // Progress in Lipid Research. V. 40. P. 1–94.
- *Lehman T.J.*, 1980. Release and cycling of nutrients between planktonic algae and herbivores // Limnology and Oceanography. V. 25. P. 620–632.
- Lin C.K., Schelske C.L., 1981. Seasonal variation of potential nutrient limitation to chlorophyll production in southern Lake Huron // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. V. 38. P. 1–9.
- *Lindeman R.L.*, 1942. The trophic—dynamic aspect of ecology // Ecology. V. 23. P. 399—418.
- Loladze I., Elser J.J., 2011. The origins of the Redfield nitrogen-to-phosphorus ratio are in a homoeostatic protein-to-RNA ratio // Ecology Letters. V. 14. P. 244—250.
  - https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01577.x
- Loladze I., Kuang Y., Elser J.J., 2000. Stoichiometry in producer—grazer systems: Linking energy flow with element cycling // Bulletin of Mathematical Biology. V. 62. P. 1137–1162.
  - https://doi.org/10.1006/bulm.2000.0201
- Mikheeva T.M., 1989. Methods of quantitative estimates of nanophytoplankton (review) // Hydrobiological Journal. V. 25. P. 3–21.

- Müller-Navarra D.C., 1995. Biochemical versus mineral limitation in Daphnia // Limnology and Oceanography. V. 40. P. 1209–1214.
- *Murphy J., Riley J.P.*, 1962. A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters // Analytica Chimica Acta. V. 27. P. 31–36.
- *Okun N., Mehner T.,* 2005. Distribution and feeding of juvenile fish on invertebrates in littoral reed (Phragmites) stands // Ecology of Freshwater Fish. V. 14. P. 139–149.
- Prater C., Wagner N.D., Frost P.C., 2018. Seasonal effects of food quality and temperature on body stoichiometry, biochemistry, and biomass production in *Daphnia* populations // Limnology and Oceanography. V. 63. P. 1727– 1740.
  - https://doi.org/10.1002/lno.10803
- Sargent J.R., Tocher D.R., Bell J.G., 2002. The lipids // Fish Nutrition, 3rd edn. Ed. J. Halver E., Hardy R.W. San Diego: Academic Press. P. 181–257.
- Semenchenko V.P., RazJutskij V.I., Feniova I. Yu., Aibulatov D.N., 2007. Biotic relations affecting species structure in zooplankton communities // Hydrobiologia. V. 579. № 1. P. 219–231.
- Sommer U., Sommer F., 2006. Cladocerans versus copepods: the cause of contrasting top-down controls on freshwater and marine phytoplankton // Oecologia. V. 147. P. 183–194.
- Stockwell J.D., Johannsson O.E., 1997. Temperature-dependent allometric models to estimate zooplankton production in temperate freshwater lakes // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. V. 54. P. 2350–2360.
- Sundbom M., Vrede T., 1997. Effects of fatty acid and phosphorus content of food on the growth, survival and reproduction of Daphnia // Freshwater Biology. V. 38. P. 665–674.
- Taipale S.J., Vuorio K., Brett M.T., Peltomaa E., Hiltunen M., Kankaala P., 2016. Lake zooplankton <sup>813</sup>C values are strongly correlated with the <sup>813</sup>C values of distinct phytoplankton taxa // Ecosphere. V. 7. e01392. https://doi.org/10.1002/ecs2.1392
- Vinberg G.G., Lavrenteva G.M., 1982. Guidelines for the collection and processing of materials for hydrobiological studies in freshwater bodies // Phytoplankton and its products. Leningrad. USSR: GOSNIORKH. P. 1–33.
- Wagner N.D., Lankadurai B.P., Simpson M.J., Simpson A.J., Frost P.C., 2015. Metabolomic differentiation of nutritional stress in an aquatic invertebrate // Physiological and Biochemical Zoology. V. 88. P. 43–52. https://doi.org/10.1086/679637
- Wall R., Ross R., Fitzgerald G., Stanton C., 2010. Fatty acids from fish: the anti-inflammatory potential of long-chain omega-3 fatty acids // Nutrition Research. V. 68. P. 280–289.
- Weers P.M.M., Gulati R.D., 1997. Growth and reproduction of Daphnia galeata in response to changes in fatty acids, phosphorus, and nitrogen in Chlamydomonas reinhardtii // Limnology and Oceanography. V. 42. № 7. P. 1584—1589. https://doi.org/10.4319/lo.1997.42.7.1584
- Yacobi Y.Z., Zohary T., 2010. Carbon: chlorophyll a ratio, assimilation numbers and turnover times of Lake Kinneret phytoplankton // Hydrobiologia. V. 639. P. 185—196. https://doi.org/10.1007/s10750-009-0023-3

#### EFFECTS OF FISH ON THE TRANSFER EFFICIENCY OF CARBON, PUFA AND NUTRIENTS FROM PHYTOPLANKTON TO ZOOPLANKTON UNDER EUTROPHIC CONDITIONS

I. Yu. Feniova<sup>1, \*</sup>, E. G. Sakharova<sup>2, \*\*</sup>, M. I. Gladyshev<sup>3, 4</sup>, N. N. Sushchik<sup>3, 4</sup>, Z. I. Gorelysheva<sup>5</sup>, M. Karpowicz<sup>6</sup>

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

<sup>2</sup>Papanin Institute for the Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok, 152742 Russia

<sup>3</sup>Institute of Biophysics, Federal Research Centre, Krasnoyarsk Science Centre, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Krasnoyarsk, 660036 Russia

<sup>4</sup>Siberian Federal University, Krasnovarsk, 660041 Russia

<sup>5</sup>The Scientific and Practical Center for Bioresources, National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, 220072 Republic of Belarus <sup>6</sup>Department of Hydrobiology, Institute of Biology, University of Białystok, Białystok, 15-245 Poland

> \*e-mail: feniova@mail.ru \*\*e-mail: katya.sah@mail.ru

The efficiency of the transfer of carbon, polyunsaturated fatty acids (PUFA), nitrogen and phosphorus from phytoplankton to zooplankton determines the functioning of the entire ecosystem. However, this parameter depends on environmental conditions. Fish as a very important factor to regulate planktonic communities are very likely to affect the efficiency of the transfer of basic elements and substances from phytoplankton to zooplankton. In experimental mesocosms filled with water from an eutrophic lake and containing phyto- and zooplankton, we investigated how fish affect both primary and secondary production and the efficiency of transfer of carbon, nitrogen, phosphorus, PUFA and fatty acids (FA) from phytoplankton to zooplankton. Two treatments (control and fish treatment) were repeated in three replicates. The transfer efficiency of substances from phytoplankton to zooplankton was measured as the ratio of secondary to primary production. expressed in liters and per biomass unit in percent. The efficiency expressed per liter characterizes the productivity of the water body, while the efficiency expressed per biomass unit indicates the effectiveness of aquatic species to transfer biologically valuable substances from one trophic level to another. We found that phytoplankton—zooplankton—fish interactions are determined not only by predator—prey relationships, but also are affected by the quality of both phytoplankton and zooplankton, measured as the contents of phosphorus, nitrogen, PUFA and FA in their biomass. We showed that, in the presence of fish, the transfer efficiency of carbon, phosphorus, nitrogen, eicosapentaenoic acid (EPA), docosahexaenoic acid (DHA), FA per biomass unit from phytoplankton to zooplankton was increased two-fold, 12.4-fold, 2,5-fold, 12.4-fold, 7.4-fold, and 10-fold, respectively, relative to control. This provides the sustainability of the functioning of the ecosystem under fish pressure. Such a mechanism prevents zooplankton over-exploitation by fish and enables to prolong the food chain.

*Keywords:* primary and secondary production, carbon, nitrogen, phosphorus, phyto- and zooplankton, fish, eutrophic conditions, efficiency of substance transfer, mesocosm

УДК 591.545:598.8

## БИОЛОГИЯ И ЭКОЛОГИЯ ЧЕЧЕТКИ (*ACANTHIS FLAMMEA* SENSU LATO, PASSERIFORMES, FRINGILLIDAE) НА ЯМАЛЕ И В ПРИОБСКОЙ ЛЕСОТУНДРЕ

© 2021 г. В. Н. Рыжановский<sup>а, \*</sup>, В. К. Рябицев<sup>а, \*\*</sup>

<sup>а</sup>Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург, 620144 Россия
\*e-mail: ryzhanovskiy@yandex.ru
\*\*e-mail: riabits@yandex.ru
Поступила в редакцию 15.09.2019 г.
После доработки 12.01.2020 г.
Принята к публикации 04.02.2020 г.

Рассмотрены особенности биологии, экологии и годового цикла чечетки в Приобской лесотундре и субарктических тундрах Ямала: распространение, местообитания, плотность гнездования, сроки и характер весенней миграции, предгнездовой период. Дается характеристика размножения: сроки гнездования на разных широтах, гнездостроение, расположение и устройство гнезд, гнездовой материал, порядок откладки яиц, размер кладки, длительность насиживания и выкармливания птенцов, вторые и третьи кладки. Описание послегнездового периода содержит сведения о длительности пребывания в окрестностях гнезда и переход к кочевкам, ход линьки молодых и взрослых при естественном освещении и в экспериментах с искусственным фотопериодом. Исследовали миграционное состояние и ход осенней миграции, влияние на нее условий среды, переход к зимним кочевкам. Подтверждено отсутствие у чечеток привязанности к местам гнездования и рождения.

*Ключевые слова:* обыкновенная чечетка, тундряная чечетка, биология, экология, Приобская лесотундра, полуостров Ямал

**DOI:** 10.31857/S0044513420120077

В настоящее время для пространства Северной Евразии на основе внешних признаков, прежде всего – окраски оперения, выделяют обыкновенную чечетку (Acanthis flammea L.) с подвидами A. cabaret u A. f. flammea и тундряную (пепельную) чечетку (Acanthis hornemanni Holboell) (Cramp, Perrins, 1994; Коблик и др., 2006). Другие авторы объединяют их в один вид с рядом подвидов (Портенко, 1939). В нашем районе, на севере Западной Сибири, встречаются обе формы. Мы поймали и осмотрели свыше 6000 чечеток, прилетающих в Нижнее Приобье, десятки гнездящихся пар в лесотундре Нижнего Приобья, кустарниковых тундрах Южного и Среднего Ямала. И пришли к выводу о непрерывном ряде изменчивости птиц по таким внешним признакам как размеры тела, длина крыла, окраска оперения - от крупных темных var. A. f. holboellii Brehm (Портенко, 1939) до мелких светлых A. f. exilipes/A. hornemanni (Данилов и др., 1984; Алексеева, 1988; Рябицев, 2008, 2014).

Многие полевые орнитологи на практике вышли из проблемы "неопределимости" большей или меньшей части встреченных птиц обсуждае-

мой группы путем объединения всех встречающихся чечеток под одним названием — обыкновенная чечетка, или просто чечетка (например, Головатин, Пасхальный, 2005; Минеев, Минеев, 2012). Другие делят их по подвидам, но осторожно: "...все встреченные птицы [Анадыря], скорее всего, принадлежали к подвиду *А. f. exilipes...*" (Кречмар и др., 1991, с. 248). Или, выделяя пепельную чечетку как отдельный вид, отмечают, что "...многие птицы обладали переходными признаками, и таких было много больше, чем "чистых" тундряных чечеток" (Рогачева и др., 2008, с. 636).

В предлагаемой статье не обсуждается таксономический статус чечеток. Мы называем их обыкновенными чечетками, как в нашей монографии "Птицы Ямала" (Данилов и др., 1984) и в более поздних публикациях. Мы поставили перед собой задачу обобщить результаты многолетнего изучения чечеток Acanthis flammea sensu lato в лесотундре и тундрах Ямала, чтобы познакомить коллег с характеристиками биологии и экологии этих массовых птиц севера Западной Сибири.

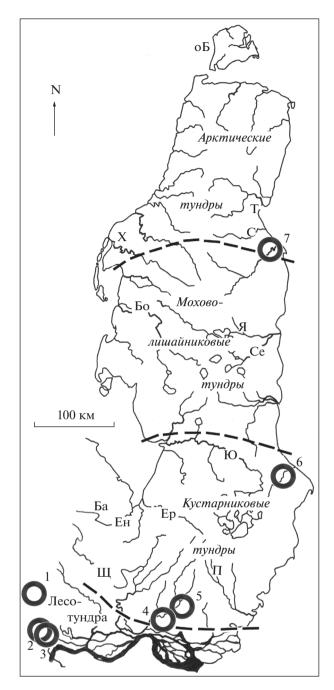


Рис. 1. Район исследований. Кружки с цифрами — многолетние стационары: 1- Собь, 2- Харп, 3- Октябрьский, 4- Хадыта, 5- Ласточкин берег, 6- Хановэй, 7- Яйбари. Буквами обозначены сезонные стационары и пункты исследований коллег: Щ — Щучья, Ба — Байдарата, Ен — Ензоръяха, Ер — Еркутаяха, П — Порсыяха, Ю — Юрибей, Се — Сеяха, Я — Ясавэйяха, Бо — Бованенково, Х — Харасавэй, С — Сабетта, оБ — о-в Белый. Штриховыми линиями обозначены границы подзон.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Статья основана на результатах полевых наблюдений в Нижнем Приобье и на п-ове Ямал; на

материалах, полученных при обработке птиц, пойманных паутинными сетями и ловушками (свыше 6000 птиц), на результатах поиска и обследования гнезд (свыше 750), на результатах экспериментальных исследований - выкармливания птенцов и последующей передержки при разных фотопериодических условиях. Полевыми наблюдениями охвачена территория (рис. 1) от широты г. Лабытнанги (66°40' с.ш) в Нижнем Приобье и долины р. Собь на Полярном Урале (67°00' с.ш.) до широты фактории Тамбей (71°30′ с.ш.) на Северном Ямале в период с 1971 по 1995 и 2006 гг. Отловы птиц проводили в среднем течении р. Собь в 1976-1978 гг., в долине Нижней Оби (стационар Октябрьский 66°42′ с.ш.) в 1978—1990 гг. и 2002—2017 гг. Птиц отлавливали паутинными сетями, начиная с 1976 г. по настоящее время, а в 1979-1988 гг. на берегу протоки Выл-Посл стояла большая ловушка "рыбачинского" типа, обращенная входом на юг весной, на север — во второй половине лета. У отловленных птиц регистрировали вес, упитанность, пол, возраст, длину крыла, описывали состояние оперения по известной методике (Носков, Рымкевич, 1977).

В среднем течении р. Хадытаяха в 1970—1973, 1978—1983 гг. функционировали стационары: фактория Хадыта (67°00′), Ласточкин берег (67°08′). Здесь учитывали пары на пробных площадках, ловили птиц паутинными сетями, отыскивали и прослеживали гнезда. В нижнем течении р. Нурмаяха на Среднем Ямале в 1974, 1975, 1982—1993 гг. на стационаре Хановей (68°40′ с.ш.) учитывали пары, отыскивали гнезда и регулярно их контролировали, ловили у гнезд и метили птиц цветными кольцами, подробно описывали признаки гнездящихся пар. На Северном Ямале в 1988—1995 гг. на стационаре Яйбари (71°04′ с.ш.) учитывали птиц на контрольных площадках, отыскивали гнезда.

Помимо этого, было организовано несколько сезонных стационаров, указанных на рис. 1: Порсыяха, Сеяха (Зеленая), Ясавэйяха. Указаны также пункты исследований коллег на Ямале: Щучья, Байдарата, Ензоръяха, Еркутаяха, Юрибей, Бованенково, Харасавэй. Не указаны на картосхеме маршруты наших "ходовых" экспедиций разных лет, которые охватывали большую часть Ямала от его южной оконечности до окрестностей пос. Харасавэй и фактории Тамбей.

При обработке материалов применялись общепринятые методы статистики программы Statistika v. 6.0 (StatSoft Ink., 1984—2003).

#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В предгорьях Полярного Урала, в Приобской лесотундре и в тундрах Ямала чечетки гнездятся

регулярно. Наиболее северная точка нахождения гнезд — стационар Яйбари. Несомненно, в качестве редкого вида чечетки гнездятся на Ямале и севернее, до предела кустарниковой растительности в подзоне арктических тундр. Но при маршрутном обследовании окрестностей Харасавэя, Сабетты и Тамбея мы чечеток не встречали, в публикациях по северному Ямалу и о-ву Белый чечетка не упоминается (Пасхальный, 1985; Морозов, Савинецкий, 1986; Сосин, Пасхальный, 1995; Дмитриев и др., 2006; 2015; Низовцев, 2017).

Биотопическое распределение. В северной тайге и лесотундре чечетки предпочитают гнездиться в пойменных смешанных лесах, в лиственничных редколесьях, зарослях ивняков по берегам озер и ручьев. В горах Полярного Урала беспокоящиеся птицы и гнезда не встречены выше 380 м над ур. м., кочующие попадались до 650 м над ур. м. (Головатин, Пасхальный, 2005). В Нижнем Приобье и на Ю. Ямале 71 из 85 найденных гнезд были в пойменном лесу, 10 — в лиственничном редколесье плакора, 4 — в ивняках и ерниках разной высоты по берегам водоемов. В кустарниковых и мохово-лишайниковых тундрах Среднего Ямала все гнезда (n = 523) были в зарослях ив (чаще – ивы сизой и ивы мохнатой) и карликовой березки на склонах балок разной экспозиции, в поймах. по берегам ручьев и озер. В лесотундре с началом послегнездовых кочевок птицы встречались повсеместно, от пойм рек до горных тундр Полярного Урала. Осенью стаи концентрируются в зарослях ольхи и в березняках, зимой небольшие стайки эпизодически встречаются в поймах.

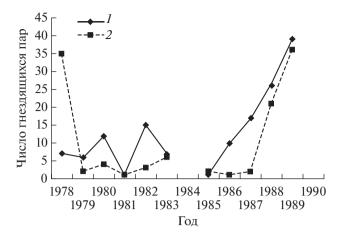
Плотность гнездования. Чечетке свойственны значительные колебания численности гнездящихся птиц по годам, от полного отсутствия пар на контрольных участках до весьма высокой плотности. Причем в большей мере такие колебания и максимальная плотность характерны для лесотундры. На тундровом, с ивняками и отдельными лиственницами участке стационара Харп площадью 300 га (без озер), в 1982 и 2004 гг. гнездящихся пар не обнаружили, в 1970–1984, 2002, 2003 гг. было от 1 до 22 пар  $(0.3-7.4 \text{ пар/км}^2)$ . В долине Оби на участке леса стационара Октябрьский площадью 22.4 га в 2004 г. чечеток не было, в 1978-1982, 2002-2003 гг. они гнездились с плотностью 2.1-187 пар/км<sup>2</sup> (1-42 пары на участке). На участке пойменного леса стационара Хадыта площадью 14 га в 1978—1981 гг. гнездились 11-14 пар (78.6-107.1 пар/км<sup>2</sup>). На тундровом участке площадью 77 га гнездилось не более 5 пар  $(0-6.5 \text{ пар/км}^2)$ . На лесном участке стационара Ласточкин берег площадью 13 га в 1971—1973 гг. гнездились 4-25 пар (30.8-192 пар/км<sup>2</sup>). Максимально высокая плотность гнездования чечеток в лесотундре приводится для долины р. Щучья:

в лиственничниках с ольхой в 1973 г. учтено 270 пар/км $^2$  (Кучерук и др., 1975).

Севернее границы лесной растительности, в подзоне кустарниковых тундр, плотность гнездования существенно ниже. В среднем течении р. Еркутаяха, впадающей в Байдарацкую губу, чечетка названа обычным гнездяшимся видом (Штро и др., 2000), по данным Соколова (2006) в 2005 г. чечетки гнездились здесь с плотностью  $6.3 \text{ пар/км}^2$ , в 2006 г. –  $4.2 \text{ пар/км}^2$ . В верховьях р. Порсыяха в 1976 г. в пойменных ивняках на участке 41 га нами учтено 10 пар ( $22.4 \text{ пар/км}^2$ ), на окружающем тундровом плакоре мы их не нашли. В нижнем течении р. Нурмаяха (стационар Хановей) на участке площадью 1.46 км<sup>2</sup>, включавшем пойму и плакор, в 1974, 1975, 1982-1993 гг. гнездились от 8 до 40 пар, т.е. 4.4-25.0 пар/км<sup>2</sup>. По данным Головатина и Пасхального (2008), в бассейне р. Юрибей в 2004 и 2005 гг. на всем протяжении реки на плакоре чечетки гнездились с плотностью 1.4-2.9 пар/км<sup>2</sup>, в пойме -6.6-12.8 пар/км<sup>2</sup>. Севернее, на р. Ясавейяха в 1975 г. чечетки найдены нами только в пойме – 2 пары на площадке 50 га  $(4 \text{ пар/км}^2)$ . Практически в том же районе, в низовьях р. Сеяха—Зеленая в 2006 г. чечетки были обычны, найдены гнезда в пойме и в овражной сети плакора (Рябицев, Примак, 2006). Несколько северо-западнее этого участка, на территории Бованенковского ГКМ чечетки в 1988—1990 гг. были обычны в пойменных ивняках  $(8.7-27.2 \text{ пар/км}^2)$ , ивняках плакора (6.1-30.1 пар/км<sup>2</sup>) (Мониторинг ..., 1997). В 2006 г. здесь же чечетка была обычным гнездящимся видом в ивняках (Слодкевич и др., 2007). На Северном Ямале, в районе стационара Яйбари чечетка зарегистрирована на гнездовании только в два года из 8 (1990 и 1993) как редкий вид, найдено по одному гнезду в пойме за пределами учетной площадки 3 км<sup>2</sup>. В другие годы на Яйбари эпизодически регистрировали одиночных птиц и пары.

Для чечеток характерно одиночное и групповое гнездование. Последнее влияет на результаты учетов, т.к. группа гнезд может быть за пределами небольшой учетной площадки или, напротив, может занимать всю площадку. Поэтому приходится говорить о локальной плотности гнездования (число пар на участке концентрации гнезд) и плотности для достаточно большой территории. В лесотундре в пойменных лесах чечетки тяготеют к колониям дроздов-рябинников (*Turdus pilar-is*), но не всегда (Рыжановский, 1999).

В районе стационара Октябрьский в 1978—1990 гг. колонии рябинников были в течение 8 из 10 лет работы с дроздами. Поселения чечеток в колониях были в течение 4 разных лет, в остальные годы чечетки гнездились разреженно (рис. 2). Некоторые пары устраивали гнезда в нескольких



**Рис. 2.** Динамика числа пар рябинников (1) и чечеток (2) на участке  $1 \text{ км}^2$  в долине Нижней Оби.

метрах от гнезда дрозда и соседнего гнезда своего вида. В результате такой концентрации в 1978 г. 33 гнезда чечеток, из 42 контрольных, находились на площадке 4.5 га совместно с 7 гнездами рябинников. В 1988 г. на 26 гнезд рябинников в трех колониях было 21 гнездо чечеток по 3-7 гнезд в каждой колонии. В 1989 г — на 39 гнезд рябинников в двух больших колониях (по 10-12 гнезд) и четырех группах из 2-3-x гнезд пришлось 36 гнезд чечеток, расположенных преимущественно недалеко от гнезд дроздов (рис. 2).

В тундрах Среднего Ямала колоний рябинников не было, но групповые поселения чечеток были обычны. Чаще они были приурочены к поросшим кустарниками склонам оврагов с удалением гнезд друг от друга на 10 и более м. На территории стационара Хановэй, на учетной площадке 1.46 км<sup>2</sup> удалось выделить 12 участков, где в 1982-1993 гг. чечетки занимали гнездовые территории в большинстве лет наблюдений, а в трех точках чечетки гнездились ежегодно в количестве от 2 до 19 пар с локальной плотностью 3–10 пар/10 га. В подзоне мохово-лишайниковых тундр, в бассейне р. Мордыяха (район пос. Бованенково), было до 30 пар/км<sup>2</sup> при гнездовании небольшими группами и одиночно. В окрестностях Яйбари регистрировали только одиночные гнезда.

Весенняя миграция. Обыкновенная чечетка имеет большой зимовочный ареал, выраженное стремление к стайности, благодаря чему особь может быть увлечена за сотни и тысячи километров от гнездового района. Но некоторое число чечеток, преимущественно светлой окраски, первую половину зимы проводит в лесотундре и с усилением морозов откочевывает в тайгу. В теплые зимы мы встречали чечеток в пойме Оби и долине р. Собь в январе—феврале.

Весной в Приобской лесотундре наблюдали два периода прилета чечеток: в конце марта — ап-

реле и в конце мая - начале июня. Первый период был растянут на 2-4 недели, птицы появлялись при первом потеплении после весеннего равноденствия, иногда – раньше (14.04.1976, 28.04.1982, 7.04.1986, 18.03.1987, 2.04.1988, 5.04.2003, 28.04.2005, 26.04.2008, 14.04.2017), летели небольшими стайками и поодиночке. Появление птиц второго периода прилета наблюдали 27.05.1972, 22.15.1974. 30.05.1975, 15.05.1976, 20.05.1978, 22.05.1979, 20.05.1980, 23.05.1981, 16.05.1982. 24.05.1983, 30.05.1986, 15.05.1987, 18.05.1988, 26.05.1989, 21.05.2002, 17.05.2004. Начало второй волны обычно совпадало с ледоходом на Оби и снеготаянием; в отдельные годы это был массовый прилет, иногда его практически не наблюдали. Среднесуточная температура воздуха при начале прилета чечеток первой волны -17.8-3.2, в среднем -6.2°C (n = 8), при начале прилета второй волны -7.5-4.9, в среднем  $-0.7^{\circ}$ С (n = 16). Продолжался прилет второй волны от 6 до 34 сут, в среднем 24.1 сут (n = 10).

Число пойманных мигрирующих чечеток в долине Нижней Оби из второй волны по годам различалось значительно. В 1978 г. линией из шести паутинных сетей в период с 26 мая по 10 июня поймано 1513 чечеток (2596 особей/100 м. сетей), в 1986 г. этой же линией и большой ловушкой за весь период прилета поймана 1 чечетка. Но чаще мы ловили от 10 до 100 птиц за весну. Самцы и самки прилетали одновременно, совпадали и периоды их массового отлова. В сетях и ловушке преобладали самцы, суммарно — 1180 самцов: 897 самок. Чем меньше было поймано птиц, тем ниже была доля самок: 7:0 (1977 г.), 14:3 (1987 г.),  $20:7(1982 \Gamma), 113:72(1979 \Gamma.), 823:690(1978 \Gamma.).$ Возможно, в годы с низкой численностью мигрантов мы ловили чечеток первой волны, где самцы при более раннем прилете активно разыскивали самок и чаше попадали в сети. В 1978 г.. когда наблюдался интенсивный пролет, соотношение полов в стаях было близко к 1 : 1; в 1979 г. пролет был выражен в меньшей мере, но это также был пролет на север и соотношение полов было соответствующим.

Прилет чечеток на Средний Ямал (стационар Хановей) начинался в сроки, близкие к срокам, характерным для лесотундры, в конце мая. В начале июня чечетки были обычны все годы наблюдений (1982—1994 гг.), но прилет первых чечеток мы не регистрировали в связи с относительно поздним началом наблюдений. На Северном Ямале регистрировали начало прилета по голосам: 31.05.1989; 31.05.1990; 25.05.1991; 31.05.1993. При благоприятной погоде чечетки из лесотундры до арктических тундр долетали за 3—5 сут.

**Предгнездовой период**. Первое время после прилета чечетки держатся небольшими стайками, в которых происходит формирование пар, но не-

которые птицы прилетали парами. Данных о гонадах птиц из первой волны нет, самцы второй волны прилетали с полностью сформированными гонадами, вес их колебался от 51 до 93 мг, в среднем 83.0 мг (n=35). Яичники самок были слабо развиты, размеры наибольших фолликулов 0.4-1.0 мм, иногда 2.0 мм (Данилов и др., 1984).

Среди чечеток, пойманных в конце мая — начале июня, иногда встречались самки с наседными пятнами. Как правило, такие птицы попадали в сети и ловушку в составе стаи, где соотношение полов было близким к 1: 1. Например, 1.06.1981 г. сетью поймана стайка чечеток из 8 самцов и 10 самок, где все самки имели наседные пятна стадии яйцекладки — начала насиживания; 30.05.1989 г., на третий день с начала прилета чечеток, в ловушку залетела стая из 11 самцов и 7 самок, причем 6 самок имели наседные пятна 4-й стадии (выкармливание птенцов), что позволяет предполагать утрату гнезд с птенцами где-то в тайге. Но в 1978 г. среди 760 самок особей с наседными пятнами не было.

Гнездостроение и яйцекладка. Расположение гнезд зависит от биотопа. В редколесьях плакора гнезда (n = 16) находили на ивах, лиственницах, березах, карликовой березке на высоте от 0.3 до 1.5 м. В пойменных лесах из 187 гнезд 120 были построены на елях, 20 – на березах, 19 – на ивах, 13 — на ольхе, 10 — на лиственницах, 3 — на жимолости, 2 — на пнях. Гнезда на деревьях располагались у ствола или на боковых ветвях на высоте от 0.3 до 14 м, в среднем  $2.54 \pm 0.37$  м (n = 110). В кустарниковых тундрах единично находили гнезда на земле: в корнях ив и карликовой березки, в пучках сухой осоки, в старых наземных гнездах дроздов-белобровиков. Но подавляющая часть гнезд в тундрах была построена в развилках и переплетениях ветвей ив и карликовой березки ближе к вершине куста, на средней высоте  $0.49 \pm 0.02$  м (n = 180). В низинах были обычны гнезда над водой. В тех оврагах стационара Хановей, где чечетки гнездились регулярно, некоторые гнезда сооружались над прошлогодними или брошенными не достроенными гнездами текущего года. На северном Ямале (Яйбари) оба найденных гнезда были устроены на земле в пойменных ивняках высотой всего около 20 см.

Строили гнезда только самки. Каркас образовывали тонкие веточки, стебли сухих трав, мох, пух ивы. Выстилка лотка была из перьев (чаще — из перьев белых куропаток) растительного пуха, шерсти, прошлогодней хвои лиственниц. Большинство гнезд являются плотной компактной постройкой со значительным количеством перьев и пуха, но встречались и рыхлые, неряшливые, просвечивающие, плохо укрепленные на ветвях. Строительство гнезда занимало от 2 до 7, обычно 3—4 сут, наиболее активно строили в пер-

**Таблица 1.** Сроки начала откладывания яиц на разных широтах в некоторые годы

Год	Широта, град.							
1 ОД	66°40′	68°40′	70°10′					
1974	14.06 (5)	18.06 (9)	_					
1975	14.06 (7)	17.06 (5)	20.06 (7)					
1983	20.06 (3)	20.06 (25)	_					
1984	8.06 (13)	16.06 (54)	_					
1985	10.06 (3)	10.06. (49)	_					
1988	2.06 (9)	8.06 (58)	16.06 (5)					
1989	28.05 (27)	18.06 (18)	25.06 (2)					

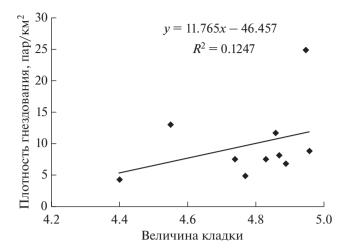
Примечания. В скобках число контрольных кладок. Прочерк — нет данных.

вой половине дня. Защита территории у чечеток практически не выражена, что и позволяет им селиться очень плотными группировками, где гнезда располагаются всего в нескольких метрах одно от другого.

Формирование яиц в яйцеводе певчих птиц продолжается 4-5 сут (Зимин, 1988) и происходит одновременно со строительством гнезда. В лесотундре овогенез и гнездостроение начинается при среднесуточной температуре -1.0-8.1, в среднем  $3.2^{\circ}$ С (n=15), яйцекладка в эти же годы начиналась при 1.6-13.3, в среднем  $6.4^{\circ}$ С (n=15). Несмотря на зимовку при низких температурах и достаточно ранний прилет части птиц, чечетки имеют те же температурные пороги начала строительства гнезда и откладывания яиц, что отлетающие в низкие широты коньки, трясогузки, овсянки (Рыжановский, 2001).

В Нижнем Приобье в 1971-1989 гг. первые яйца в контрольных гнездах появлялись между 28.05 (1989) и 20.06 (1983), средняя за 16 лет наблюдений дата начала яйцекладки – 10.06. На Среднем Ямале в 1974-1994 гг. начало сезона откладывания яиц зарегистрировано между 1.06 (1991) и 23.06 (1975), средняя дата -13.06 (n = 15). Таким образом, на пространстве от широты Полярного круга (66°30′ с.ш.) до широты стационара Хановей (68°40′ с.ш.) среднее запаздывание сроков начала откладывания яиц 1.5 сут на 1° широты, что меньше величины широтного градиента Гопкинса 4 сут (Hopkins, 1938 цит. по: Шульц, 1981). Но сопоставление дат начала яйцекладки в отдельные годы свидетельствует, что она может начаться как одновременно, так и с запаздыванием на севере до двух декад (табл. 1) в связи с поздним прилетом.

В годы с достаточно большим числом контрольных гнезд (20 и более) период начала яйцекладки в лесотундре продолжался 10—37 сут, на Среднем Ямале — 18—31 сут. Главный период

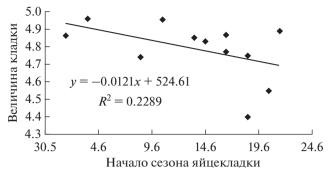


**Рис. 3.** Связь величины кладки чечетки с плотностью гнездования на Среднем Ямале.

начала яйцекладки, во время которого в 80% конпоявляется трольных гнезд первое (Väisanen, 1977), продолжался 13-28 сут в разные годы при длительности главного периода у других северных видов 5-11 сут (Рыжановский, 2001). Значительная растянутость начала гнездового периода чечетки связана не только с повторным гнездованием после утраты гнезда, но и со вторым нормальным гнездованием небольшой части пар (Алексеева, 1986) или поздним прилетом птиц, вероятно, выкормивших птенцов первого выводка или утративших кладку в более южных районах (Hilden, 1969). В лесотундре не наблюдали прилет чечеток для второй кладки с севера, показанной для тайги окрестностей г. Архангельска (Андреев, 2016).

По объединенным данным в полной кладке чечетки было  $4.79 \pm 0.02$  яйца (n=757): 2 яйца было в 7 гнездах, 3 яйца — в 24 гнездах, 4 — в 146, 5 — в 522, 6 — в 58 гнездах. В лесотундре в полной кладке было  $4.63 \pm 0.04$  (n=228), в тундрах Среднего Ямала в кладке было  $4.82 \pm 0.03$  (n=525). Во втором районе было больше кладок с 5 и 6 яйцами, но увеличение величины кладки к северу не достоверно. На севере Скандинавии (Jarvinen, 1986) в гнездах было недостоверно больше яиц, чем на Ямале  $4.98 \pm 0.08$  (n=59), а в Северной Лапландии кладка была достоверно больше, чем в Южной Финляндии, что объясняют (Hilden, 1969) большей длиной светового дня.

Для чечеток кустарниковых тундр Ямала отмечен положительный недостоверный тренд связи размера кладки с плотностью гнездования (рис. 3) и отрицательный недостоверный тренд связи размера кладки и сроков начала сезона гнездования (рис. 4). На участке Хановей в гнездах было больше яиц в годы с высокой плотностью пар, но чем позднее начинался сезон откладывания яиц, в ос-



**Рис. 4.** Связь величины кладки чечетки со сроками начала сезона откладывания яиц на Среднем Ямале.

новном в связи с поздним прилетом, тем меньше яиц было в гнездах.

Насиживание и выкармливание. Самки откладывают яйца в ночное время, сразу после окончания строительства, иногда в недостроенное, без пуховой выстилки, гнездо, иногда — на 2—4-е сутки после окончания строительства. В лесотундре чечетки чаще приступали к регулярному насиживанию в середине—конце периода яйцекладки, но в тундре Среднего Ямала в гнездах с 1 яйцом в дневное время самки отсутствовали в трети посещений, кладки с 2 и более яйцами насиживали обычно плотно.

Период от первого яйца до вылупления первого птенца длился 10-15, в среднем  $12.9 \pm 0.19$  сут (n = 36). При соответствии порядка вылупления порядку яйцекладки это длительность инкубации первого яйца. Сопоставление длительности развития первого яйца чечетки с развитием яиц других северных воробьиных (Рыжановский, 2001) выявило достоверно более короткую длительность инкубации первого яйца чечетки по сравнению с длительностью инкубации первого яйца краснозобого конька (Anthus cervinus), варакушки (Luscinia svecica), овсянки-крошки (Ocvris pusillus), подорожника (Calcarius lapponicus), юрка (Fringilla montifringilla). Период от откладки первого яйца до вылупления последнего птенца (суммарный период насиживания) длился 12–18, в среднем  $14.23 \pm 0.18$  сут (n = 36) и также был короче, чем у перечисленных выше видов. Мы объясняем такие темпы развития очень плотным насиживанием кладки. Вылупление в гнезде в связи с ранним началом насиживания обычно растягивается на 2-3 сут. Потревоженные наблюдателем птенцы сидят в гнезде не менее 8 сут, на 9–10-е сутки хорошо перепархивают, улетают из гнезда и вскоре возвращаются или держатся рядом с гнездом. Не потревоженные птенцы сидят в гнезде максимально 15 сут, средняя длительность гнездового выкармливания  $12.3 \pm 0.39$  сут (n = 23).

Общая продолжительность периода от первого яйца до вылета последнего птенца из гнезда составляет 20-31 сут, в среднем 25.6  $\pm$  0.47 сут (n = 31). Три пары выкормили по 2 выводка за 55-60 сут, одна пара в конце августа насиживала третью кладку из 3 яиц с расчетным вылетом птенцов в первых числах сентября, через 75-80 сут после начала размножения 20.06.1993. В лесотундре в разные годы сезон размножения длился 39-62, в среднем 47.1  $\pm$  1.6 сут (n = 8), в субарктических тундрах -35-75 сут, в среднем  $51.1 \pm 3.4$  сут (n = 11). Растянутость сезона до 75 сут связана с нахождением третьей кладки в 1993 г. В отловах количество чечеток поздних сроков вылупления, из вторых и даже третьих выводков, не превышало нескольких процентов: 12 из 311 в 1978 г.; 3 из 260 в 1982, 0 из 242 в 1985 г.

Послегнездовые кочевки. Два окольцованных в соседних гнездах слетка пойманы на участке в возрасте 18 и 23 сут. Два других слетка, окольцованных в возрасте 17–20 сут, пойманы повторно через 35 и 56 сут. Судя по возрасту первого отлова, это были птицы местного происхождения, т.е. чечетки могут находиться в районе вылупления свыше двух месяцев. С учетом послегнездового стайного поведения, где группы постоянно перемешаются по пойменному лесу и редколесью плакора, распадаются и объединяются, не должно быть территориальной привязанности к небольшому району. Но она есть: из 1305 первогодков, окольцованных в 1977—1981 гг., повторно поймано 68 (5.2%). Большинство повторно пойманных находились на участке не более 10 сут, но 5 молодых особей были пойманы через 16-56 сут (Рыжановский, 1997). Анализ повторных отловов и состояния линьки чечеток из долины р. Собь показал, что в июле—августе 1977 г. в районе отлова были местные, начинающие линьку, птицы. В середине августа они перестали отлавливаться, но в большом числе появились чечетки на средних этапах линьки, предположительно, прилетевшие из тайги, так как в середине-конце августа в некоторые годы в лесотундре мы неоднократно наблюдали весьма активный пролет стай на север.

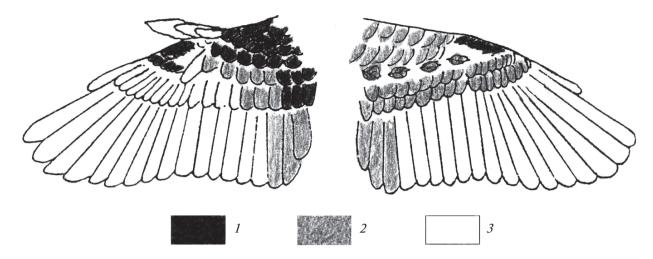
Взрослые птицы, окольцованные в гнездовой период, отлавливались на контрольном участке в лесотундре повторно до середины сентября, две особи пойманы через 69 и 75 сут после кольцевания на гнездах в июне, т.е. находились на участке все лето. Большинство взрослых чечеток, перелетев совместно с молодыми птицами из тайги в лесотундру, также ограничивают подвижность. Например, в 1977 г. долине р. Собь из 427 окольцованных птиц повторно пойманы 42 (9.84%) через 2—49 сут, до снятия сетей в середине сентября (Рыжановский, 1997). На маршрутах стаи чечеток встречались до октября—ноября с постепенно убывающей численностью. В Северной Англии

во время линьки взрослые чечетки живут оседло (Ewans, 1969), в Приобской лесотундре период послегнездовой оседлости чечеток также долгий.

Постювенальная линька охватывает все контурное оперение головы и туловища, большую часть кроющих крыла (рис. 5) и пуховые перья на аптериях. Карпальное перо, большие верхние кроюшие первостепенных маховых, маховые крыла и крылышка, рулевые остаются юношескими. Из больших верхних кроющих второстепенных маховых обычно заменяется меньше половины перьев, но иногда не линяют все. Часть птиц не сменяет средние верхние кроющие второстепенных маховых. Из нижних кроющих маховых чаще линяют кроющие второстепенных и третьестепенных маховых, но иногда — все (Рымкевич, Рыжановский, 1987). У 11 из 260 осмотренных в 1982 г. чечеток дополнительно линяли третьестепенные маховые, но в 1977 и 1978 гг. птиц с такой линькой не ловили. Не найдено отличий полноты линьки чечеток Нижнего Приобья от чечеток Приладожья (Носков, Смирнов, 1990) при большой индивидуальной изменчивости, вызванной фотопериодическими условиями.

В Приладожье и Карелии, в зависимости от экспериментальных фотопериодических условий, линька начиналась в возрасте 28-70 сут (Носков, Смирнов, 1986). Чечетки, взятые из гнезд слетками в Нижнем Приобье, начинали линьку при короткодневном фотопериоде (16C:8T) в возрасте 25, 25, 26 сут (n = 3), при естественном фотопериоде широты Полярного круга – в возрасте 37, 44, 45 сут (n = 3), при длиннодневном фотопериоде (24С: 0Т) линька начиналась в 47-64, в среднем  $54.6 \pm 2.4$  сут (n = 7). Таким образом, возраст начала линьки у чечеток лесотундры, как и у чечеток северной тайги Карелии, контролируется фотопериодом. Чечетки, взятые из гнезд на Среднем Ямале, выкормленные и передержанные при 24-часовом дне, начали линьку в возрасте 24, 32, 34 сут. Небольшая выборка не позволяет углубляться в последние данные, но полученные результаты позволяют сделать предположение об эндогенном контроле возраста начала линьки чечеток из субарктических тундр, как у ряда северных видов и популяций (Рыжановский, 2007).

В лесотундре чечетки в юношеском наряде отлавливались до начала сентября (последняя регистрация 8.09.1978 г.), значительно дольше других северных воробьиных. Связано это со вторым циклом гнездования и достаточно поздним в условиях фотопериода высоких широт возрастом начала линьки. Вступающих в линьку чечеток отлавливали с третьей декады июля (20.07.1982 г. первая регистрация) до начала сентября. Период вступления в линьку в разные годы был растянут на 25—35 сут. Закончивших постювенальную линьку чечеток отлавливали, начиная с третьей



**Рис. 5.** Полнота постювенальной линьки кроющих крыла обыкновенной чечетки в Нижнем Приобье: 1 – линяет у всех птиц, 2 – линяет у части птиц, 3 – не линяет.

декады августа: 25.8.1977, 10.09.1978, 28.08.1979, 23.08.1982 гг. Индивидуальную продолжительность линьки в клетках установить сложно, т.к. птицы постепенно ощипывали друг друга. При коротком дне три особи, жившие одиночно, перелиняли за 45, 50, 50 сут. Примерная длительность при естественном фотопериоде лесотундры — 50—70 сут, как и в опытах, проведенных Носковым и Смирновым (1986). Сезон линьки продолжался до начала октября, в частности, 5.10.1982 пойманы 2 особи на завершающих этапах регенерации оперения.

Послебрачная линька полная, т.е. заменяется все оперение. В лесотундре начинающих линьку чечеток ловили со второй декады июля, не начавшие линьку птицы встречались до конца августа. Средние, по регрессии, даты начала линьки в течение ряда лет отличаются незначительно -6.07.1977; 1.08.1978; 1.08.1979; 3.08.1980; 26.07.1982 гг., средние даты окончания -15.09.1977; 25.09.1978; 13.09.1979: 22.09.1980: 4.09.1982 гг. (Рыжановский. 1997). Среди четырех взятых с птенцами чечеток одна самка, кормившая 10-дневных птенцов августовского (второго) выводка, находилась на 2-й стадии линьки, две самки начали линьку через 25—27 сут после вылупления птенцов первого выводка, самец — через 29 сут. В случае моноцикличного гнездового сезона линька не совмещается с выкармливанием птенцов, при полицикличном сезоне такое совмещение должно быть обычным. Связанных с полом различий в сроках линьки у стайных птиц не выявлено, среди первых в сезон линяющих чечеток ловили самцов и самок. Среднесезонная длительность линьки в течение 5 разных лет составляла 42-56, в среднем  $46.6 \pm 2.6 \text{ cyt.}$ 

Осенняя миграция. Южное направление полета стай чечеток преобладает со второй половины

сентября, но в отдельные годы стайки летели в окрестностях Октябрьского на юг уже в середине августа, возможно, в процессе кочевок. В середине октября чечеток серой окраски в лесотундре не наблюдали, стайки светлых (пепельных) встречали зимой. Миграционное ожирение у трех первогодков в клетках начиналось в возрасте 50, 55, 65 сут. Птицы с запасами жира "больше среднего" начинали регулярно отлавливаться с третьей декады августа, на последних этапах постювенальной линьки. В середине сентября в отловах доля жирных и заканчивающих линьку первогодков достигла 67%. Увеличение массы тела взрослых птиц началось в последней пятидневке августа, продолжилось в сентябре. К середине сентября доля среднежирных птиц достигала 40%.

В низовьях р. Ензоръяха (южный "угол" Байдарацкой губы) интенсивные перемещения чечеток в южном и юго-западном направлениях в 1992 г. отмечены 31.07, 2.08 и 22.08 (Черничко и др., 1997). В междуречье Байдараты и Ензоръяхи в 1980 г. размножение было явно неудачным и основная масса чечеток отлетела на юг еще в июле, последние пролетные стайки встречены 1.09. (Калякин, 1986). На р. Еркутаяха в 2001 и 2002 гг. Соколов (2003) отмечал чечеток как обычных птиц кустарниковых зарослей до конца сентября, когда он заканчивал полевые работы.

Зимние кочевки. На зиму серые чечетки откочевывают в таежные и смешанные леса, что подтверждают два зимних возврата от птиц, окольцованных осенью в Нижнем Приобье: Рыбинский р-н Ярославской обл. и г. Нижний Тагил Свердловской обл. Пепельные чечетки зимой встречаются в пойме Нижней Оби и значительно южнее, в частности в бассейне р. Малая Сосьва (Васин и др., 2015). Местные жители юго-западного Ямала отмечали стайки чечеток в январе—феврале на

р. Еркатаяха (Соколов, 2003а). Пиминов (2005) неоднократно встречал чечеток в конце ноября и в марте в период с 1977 по 1989 г. в нижнем течении р. Щучьей и предполагает, что они держались там всю зиму.

Верность месту и филопатрия. Чечетка — типичный представитель группы лабильных видов, не имеющих территориального консерватизма или привязанности взрослых птиц месту гнездования (Рябицев, 1993). Из более чем 1000 взрослых особей, окольцованных нами в гнездовое время, в последующие годы не вернулась ни одна птица. По известной закономерности (Соколов, 1991), уровень филопатрии, т.е. верности месту рождения молодых птиц, многократно ниже верности взрослых птиц месту гнездования. От чечетки как ярко выраженного номадного вида не приходится ожидать возвратов к месту рождения молодых. Тем не менее, мы зарегистрировали возвращение одной молодой птицы на стационар Октябрьский весной на следующий год после ее рождения. Это была единственная особь из 3.5 тыс. окольцованных первогодков.

Питание. Нерегулярное гнездование и инвазии чечеток в Европе связывают с состоянием растительных кормов: семян ели, березы, ольхи, трав (Peiponen, 1967; Eriksson, 1970). В лесотундре Западной Сибири в желудках взрослых птиц помимо семян трав были мелкие беспозвоночные (цикады, червецы, комары, личинки жуков Curculionidae), а в пробах корма птенцов доминировали тли, медяницы, червецы, хирономиды и семена пушицы (Данилов и др., 1984). Корм такого состава в летний период есть всегда и повсеместно, влияние его на динамику обилия чечеток не должно быть значительным. Осенью в долине Оби чечетки концентрируются в зарослях ольхи, питаясь ее семенами; зимой кормятся по краям соров с зарослями арктофилы рыжеватой, вейника Лангсдорфа, вейника незамечаемого, осоки острой. В зимнем питании чечеток существенную роль играют мелкие семена трав. Пиминов (2005) главным зимним кормом называет семена ольхи.

#### **ЗАКЛЮЧЕНИЕ**

Данилов (1966) включил обыкновенную чечетку в группу птиц, связанную происхождением с Субарктикой. Прилет растянут на две волны — сначала прилетают зимующие в лесотундре птицы, затем кочующие по средним широтам. В некоторые годы в лесотундре весенней миграции и гнездования чечеток практически не было, интенсивная миграция в другие годы сопровождалась высокой плотностью гнездования. В кустарниковых тундрах миграция мало заметна, но на контрольной территории чечетки гнездились все годы наблюдений с плотностью на порядок ниже, чем в лесотундре.

Прилет в лесотундру чечеток с развитыми наседными пятнами свидетельствует о попытке гнездования в тайге. Успешно гнездившиеся в тайге птицы в лесотундру для второго цикла гнездования, вероятно, прилетали редко, поэтому не отлавливались. Возвращение для второго гнездования из тундр в лесотундру также не наблюдали, т.е. гнездовое население чечеток региона относительно стабильно. Групповое гнездование чечеток в лесотундре привязано к колониям рябинников, защищающих свою территорию от врановых, что повышает успех размножения. Но в тундрах, где рябинников нет, чечетки также тяготеют к формированию групп, проецируя стремление к стайности на гнездовой период.

На пространстве Нижнего Приобья и Ямала широтной изменчивости числа яиц в гнезде не выявлено, кладка была несколько больше при раннем ее начале и высокой плотности пар. Для чечеток Субарктики характерны высокие темпы роста-развития эмбрионов и птенцов, что позволяет выкормить два, иногда — три выводка. После распадения выводков взрослые птицы в связи с началом линьки частью остаются в гнездовом районе, частью перелетают в другой район, где останавливаются на период линьки. Молодые птицы в связи с линькой значительной полноты не должны совершать больших перелетов, но в некоторые годы в августе линяющие чечетки в массе появлялись в лесотундре, предположительно, из тайги.

Вид адаптирован к фотопериодическим условиям высоких широт. Выражается это в созревании гонад на подлете к широте Полярного круга, высоких темпах линьки при 24-часовом дне, в частичном совмещении послебрачной линьки с выкармливанием птенцов второго выводка, относительно раннем начале формирования миграционного состояния у первогодков. Фотопериодический контроль сроков начала постювенальной линьки чечеток, родившихся в лесотундре, и предполагаемый эндогенный контроль линьки чечеток, взятых из гнезд в субарктических тундрах, требует дополнительных исследований. Зимой на широте Полярного круга чечетки начинали кормовую активность при освещенности менее 1 люкс и минимальной длине кормового дня 5 час (Рыжановский, Пасхальный, 2008), что достаточно для обеспечения энергией на ночь, но, несомненно, ограничивает зимовку севернее, в зоне полярных ночей субарктических тундр Ямала.

Спектр питания и места сбора корма, вероятно, не ограничивают распространение вида. Птенцам требуется частично животная пища, взрослые питаются семенами, которых достаточно в тундрах и тем более в средней и южной тайге. Различия в величине клюва между морфами — чем светлее особь, тем короче клюв — вероятно,

связаны с разной величиной объектов питания. Клюв пепельной чечетки слишком мал для обработки шишек ольхи в тайге и лесотундре, но удобен для шелушения зерновок и колосков тундровых трав. Помимо этого, маленький клюв снижает теплоотдачу в соответствии с правилом Дж. Аллена.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Наибольший вклад в сбор материала по чечеткам в ходе наших исследований внесла Н.С. Алексеева. Кроме нее в этих работах участвовали Ю.А. Тюлькин, Э.А. Поленц, С.В. Шутов, В.В. Тарасов, С.П. Пасхальный, Ю.М. Малафеев, Г.Н. Бачурин, В.А. Соколов, М.Г. Головатин, студенты нескольких российских университетов. Выражаем коллегам искреннюю благодарность.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеева Н.С., 1986. Вторая кладка у обыкновенной чечетки на Ямале // Орнитология. М.: Изд-во Московского ун-та. Вып. 21. С. 145.
- Алексеева Н.С., 1988. Морфологическая изменчивость чечетки на Ямале // Изучение и охрана птиц в экосистемах Севера. Владивосток. С. 5—7.
- Андреев В.А., 2016. Чечетка Acanthis flammea в Архангельске и его пригородной зоне // Русский орнитологический журнал. Т. 25. № 1274. С. 1359—1367.
- Васин А.М., Лыхварь В.П., Буйдалина Ф.Р., Загузов А.В., Сыжко В.В., 2015. Позвоночные животные заповедника "Малая Сосьва" (Северное Зауралье). Аннотированный список и краткий очерк. Ижевск: Издво Пермяков. 136 с.
- Головатин М.Г., Пасхальный С.П., 2005. Птицы Полярного Урала. Екатеринбург: Изд-во Уральского унта. 560 с.
- Головатин М.Г., Пасхальный С.П., 2008. Современное состояние орнитофауны долины р. Юрибей (Южный Ямал) и перспективы создания в бассейне реки природного парка // Научный вестник ЯНАО. № 8. С. 81—102.
- Данилов Н.Н., 1966. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике. Т. 2. Птицы // Труды Ин-та биологии. Вып. 56. Свердловск: Изд-во Уральский рабочий. 140 с.
- Данилов Н.Н., Рыжановский В.Н., Рябицев В.К., 1984. Птицы Ямала. М.: Наука. 334 с.
- Дмитриев А.Е., Емельченко Н.Н., Слодкевич В.Я., 2006. Птицы острова Белого // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Вып. 11. С. 57—67.
- Дмитриев А.Е., Низовцев Д.С., Харитонов С.П., 2015. Птицы острова Белый (Ямало-Ненецкий автономный округ) результаты исследований 2014 года // Фауна Урала и Сибири. № 2. С. 61—71.
- Зимин В.Б., 1988. Экология воробьиных птиц северозапада СССР. Л.: Наука. 184 с.
- Калякин В.Н., 1986. Птицы междуречья Байдараты и Ензор-яхи // Фауна позвоночных Урала и сопредельных территорий. Свердловск: Изд-во Уральского ун-та. С. 96—102.

- Коблик Е.Ф., Редькин Я.А., Архипов В.Ю., 2006. Список птиц Российской Федерации М.: Товарищество научных изданий КМК. 281 с.
- Кречмар А.В., Андреев А.В., Кондратьев А.Я., 1991. Птицы северных равнин. СПб.: Наука. 288 с.
- Кучерук В.В., Ковалевский Ю.В., Сурбанос А.Г., 1975. Изменения населения фауны птиц Южного Ямала за последние 100 лет // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отд-ние биол. Т. 80. № 1. С. 141—148.
- Минеев Ю.Н., Минеев О.Ю., 2012. Птицы Большеземельской тундры и Югорского полуострова. СПб.: Наука. 384 с.
- Мониторинг биоты полуострова Ямал в связи с развитием объектов добычи и транспорта газа, 1997. Под ред. Добринского Л.Н. Екатеринбург: Изд-во Аэрокосмоэкология. 191 с.
- *Морозов В.В., Савинецкий А.Б.*,1986. К авифауне С. Ямала // Орнитология. М.: Изд-во Московского ун-та. Вып. 21. С. 139—140.
- Низовцев Д.С., 2017. Дополнения к орнитофауне острова Белый (Ямало-Ненецкий автономный округ) // Фауна Урала и Сибири. № 2. С. 171—172.
- Носков Г.А., Рымкевич Т.А., 1977. Методика изучения внутривидовой изменчивости линьки у птиц // Методика исследования продуктивности и структуры видов в пределах их ареалов. Вильнюс: Изд-во Мокслас. Т. 1. С. 37—48.
- Носков Г.А., Смирнов Е.Н., 1986. Некоторые особенности фотопериодического контроля сроков и полноты постювенальной линьки обыкновенной чечетки // Актуальные проблемы орнитологии. М.: Наука. С. 69—75.
- Носков Г.А., Смирнов Е.Н., 1990. Чечетка Acanthis flammea (L) // Линька воробьиных птиц Северо-Запада СССР. Л.: Изд-во Ленинградского ун-та. С. 131—135.
- Пасхальный С.П., 1985. К фауне куликов и воробьиных арктической тундры Ямала // Распределение и численность наземных позвоночных полуострова Ямал. Свердловск: УНЦ АН СССР. С. 34—38.
- Пиминов В.Н., 2005. К зимней орнитофауне Южного Ямала // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург: Изд-во Уральского ун-та. С. 225—228.
- Портенко Л.А., 1939. Фауна Анадырского края. Птицы. Ч. 1. Л.: Изд-во Главсевморпути. 209 с.
- Рогачева Э.В., Сыроечковский Е.Е., Черников О.А., 2008. Птицы Эвенкии и сопредельных территорий. М.: Товарищество научных изданий КМК. 754 с.
- Рыжановский В.Н., 1997. Экология послегнездового периода жизни воробьиных птиц Субарктики. Екатеринбург: Изд-во Уральского ун-та. 288 с.
- Рыжановский В.Н., 1999. Взаимоотношение чечеток *Acanthis flammea* и дроздов-рябинников *Turdus pilar-is* в Нижнем Приобье // Русский орнитологический журнал. Т. 8. № 58. С. 9—14.
- Рыжановский В.Н., 2001. Гнездовой сезон как часть годового цикла воробьиных Субарктики // Гнездовая жизнь птиц. Пермь: Пермский гос. пед. ин-т. С. 3—22.
- Рыжановский В.Н., 2006. Доказательства существования и границы распространения на п-ве Ямал высокоширотной популяции белой трясогузки // Экология. № 2. С. 134—139.
- Рыжановский В.Н., 2007. Роль фотопериодических условий высоких широт в дифференциации попу-

- ляций воробьиных птиц // Русский орнитологический журнал. Т. 16. № 380. С. 307—314.
- Рыжановский В.Н., Пасхальный С.П., 2008. Фотопериод в жизни воробьиных птиц Субарктики // Сибирский экологический журнал. № 1. С. 145—159.
- Рымкевич Т.А., Рыжановский В.Н., 1987. Линька птиц на Полярном Урале // Орнитология. М.: Изд-во Московского ун-та. Вып. 22. С. 84—95.
- Рябицев В.К., 1993. Территориальные отношения и динамика сообществ птиц в Субарктике. Екатеринбург: Наука. 297 с.
- Рябицев В.К., 2008. Птицы Урала, Приуралья, и Западной Сибири: справочник определитель. 3-е изд., испр. и доп. Екатеринбург: Изд-во Уральского унта. 634 с.
- Рябицев В.К., 2014. Птицы Сибири: справочник-определитель в 2 т. М.— Екатеринбург: Кабинетный ученый. Т. 1. 438 с. Т. 2. 452 с.
- Рябицев В.К., Примак И.В., 2006. К фауне птиц Среднего Ямала // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург: Изд-во Уральского ун-та. С. 184—191.
- Слодкевич В.Я., Пилипенко Д.В., Яковлев А.А., 2007. Материалы по орнитофауне долины реки Мордыяха // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург: Изд-во Уральского ун-та. С. 221—234.
- Соколов В.А., 2003. Осенний аспект населения птиц на юго-западном Ямале // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург: Изд-во Уральского ун-та. С. 170—175.
- Соколов В.А., 2003а. К орнитофауне юго-западного Ямала // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург: Изд-во Уральского ун-та. С. 167—169.
- Соколов В.А., 2006. Население птиц на юго-западном Ямале и его динамика. Дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург. 16 с.
- Соколов Л.В., 1991. Филопатрия и дисперсия птиц. Л.: Труды Зоологического ин-та. Т. 230. 232 с.

- Сосин В.Ф., Пасхальный С.П., 1995. Материалы по фауне и экологии наземных позвоночных о. Белый // Современное состояние растительного и животного мира полуострова Ямал. Екатеринбург: Наука. С. 100—140.
- Черничко И.И., Громадзкий М., Дядичева Е.А., Гринченко А.Б., 1997. Летне-осенний состав птиц восточного побережья Байдарацкой губы // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург: Изд-во Уральского ун-та. С. 149—155.
- Штро В.Г., Соколов А.А., Соколов В.А., 2000. Орнитофауна реки Еркатаяха // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург: Изд-во Уральского ун-та С. 183— 187.
- *Шульц Г.Э.*, 1981. Общая фенология. Л.: Hayka. 188 с.
- Cramp S., Perrins C.M. (Eds)., 1994. Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. The birds of the Western Palearctic. V. 8. Crows to finches, Oxford: Oxford Univ. Press. 899 p.
- *Eriksson K.*, 1970. Ecology of the irruption and wintering of Fennoscandian redpolls (*Carduelis flammea* coll) // Annali Zoolgici Fennici. V. 7. № 3. P. 273–282.
- Ewans P.R., 1969. Ecological aspects of migration and premigratory fat deposition in the Lesser Redpoll Carduelis flammea carabet // Condor. № 3. P. 316–330.
- Hilden O., 1969. Ueber Vorkommen und Brutbiologie des Birkenzeisigs (*Carduelis flammea*) in Finisch-Lappland im Sommer 1968 // Ornis fennica. V. 46. № 3. P. 93–112
- *Jarvinen A.*, 1986. Clutch size of passerines in harsh environment // Oikos. № 46. P. 365–371.
- Peiponen V.A., 1967. Südliche Fortpflanzung und Zug von Carduelis flammea (L.) in Jahre 1965 // Annales Zoologici Fennici. V. 4. № 4. P. 547–559.
- Väisanen R.A., 1977. Geographic variation in timing of breeding and egg sizes eight European specials of waders // Annales Zoologici Fennici. V. 14. P. 1–25.

## BIOLOGY AND ECOLOGY OF THE REDPOLL (*ACANTHIS FLAMMEA* SENSU LATO, PASSERIFORMES, FRINGILLIDAE) ON THE YAMAL PENINSULA AND IN THE NEAR-OB FORESTED TUNDRA

V. N. Ryzhanovskiy<sup>1, \*</sup>, V. K. Ryabitsev<sup>1, \*\*</sup>

<sup>1</sup>Institute of Plant and Animal Ecology, Urals Branch, Russian Academy of Sciences, Ekaterinburg, 620144 Russia
\*e-mail: ryzhanovskiy@yandex.ru
\*\*e-mail: riabits@yandex.ru

Redpolls arrive to the forested tundra in two waves: first ones that winter in the forested tundra, then those wandering in the middle latitudes. Considerable oscillations in nesting density are typical of redpolls. High rates of the growth and development of embryos and nestlings are revealed. This allows them to rear two or sometimes three broods. After the brood break up, this being associated with the beginning of molting, adults partly remain within the nesting area, but partly migrate to other localities for the molting period. The species is adapted to the photoperiodic conditions of high latitudes, as redpolls arrive towards the Polar circle with mature gonads, show high rates of molting during a 24-hour daytime, are capable of partly combining the post-nuptial molt with rearing the second brood, and the yearlings acquire migration conditions rather early.

Keywords: redpolls, biology, ecology, near-Ob forested tundra, Yamal Peninsula

УДК 591.524:599.735.3(571.56-191.2)

#### МАРКИРОВОЧНАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ ЛОСЯ (ALCES ALCES) В ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЯКУТИИ

© 2021 г. А. В. Аргунов\*

Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, Якутск, 677007 Россия
\*e-mail: argal2@yandex.ru
Поступила в редакцию 23.12.2019 г.
После доработки 10.07.2020 г.
Принята к публикации 14.07.2020 г.

Рассмотрен феномен маркировочного поведения самцов лося в Центральной Якутии. В период гона лоси повреждают рогами древесно-кустарниковую растительность и выкапывают в грунте "гонные" ямки. Обнаружено 8 видов деревьев и кустарников, маркируемых лосями. Среди них преобладают представители лиственных пород. Средняя толщина маркированных стволов составляет  $12.5\pm2.7$  см (макс. 24 см). Маркировочная деятельность лося включает 4 типа повреждений деревьев и кустарников. Сигнальные метки лося на земле представляют собой сильно пахнущие выделениями животных углубления в грунте. Их размеры составляют в среднем  $50.3\pm8.0$  см в длину,  $32.7\pm8.7$  см в ширину. Лось играет определенную средопреобразующую роль в лесных биоценозах, в частности наносит вред древесно-кустарниковым растениям в результате маркировочной деятельности. Однако при относительно низкой плотности вида (0.44 экз. на 10 км²) в лесах Центральной Якутии вред, причиняемый лосем древесным насаждениям во время маркировочной деятельности, незначителен.

*Ключевые слова:* лось, сигнальное поле, маркировочная деятельность, деревья, кустарники, "гонная" ямка, ольфакторная метка

**DOI:** 10.31857/S0044513421020161

Лось (Alces alces L.) – самый крупный представитель современных оленей. Нанося различного рода повреждения фитоценозам, лось играет определенную роль в сукцессиях древесно-кустарниковой растительности в биоценозах средней и северной тайги. В течение жизненного цикла лось, независимо от пола и возраста, оставляет в окружающем пространстве различные ольфакторно-оптические метки, играющие важную роль во внутривидовой коммуникации. Это могут быть лежки, тропы, экскременты, повреждения растений, возникающие в результате трофической и маркировочной деятельности и т.п. В данной статье из всего многообразия следов жизнедеятельности лося мы рассмотрим элементы маркировки, которые присущи самцам в период гона и которые имеют четко выраженную коммуникативную функцию. К ним относятся обдиры и заломы деревьев и кустарников, а также "гонные" ямки самцов. Эти метки выполняют функцию сигнальных и участвуют в опосредованной коммуникации.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал собран в 2011—2017 гг. в Центральной Якутии. Полевые работы проводились в сен-

тябре-октябре в разных пунктах Лено-Вилюйского (далее – І) и Лено-Амгинского междуречий (далее – II). На I работы проводились в бассейне р. Ханчалы (левый приток Лены) и на прилежащих территориях Лено-Кенкеминского водораздела. На II исследованиями охвачены бассейны рек Мыла и Хомпу (правые притоки Лены). В бассейне р. Ханчалы лесные стации были представлены обширными лиственничными гарями 10-15-летнего возраста, на некоторых участках были распространены зрелые лиственничные леса с участием сосны на возвышенностях. Открытые и полуоткрытые стации лося встречались по ерниковым марям и мелкодолинным травяным ручьям. На II на водораздельной территории рек Мыла и Хомпу лесные стации были представлены также как и в бассейне р. Ханчалы, молодыми лиственничными гарями с примесью сосны. Здесь отсутствовали обширные ерниковые поляны, открытые и полуоткрытые биотопы встречались только по долинам ручьев и малых водотоков. Плотность населения лося колебалась от 0.23 до 0.65 экз. на  $10 \text{ км}^2$  (в среднем 0.44 экз. на  $10 \text{ км}^2$ ) (Аргунов, 2012). Маршруты (пешие и верховые) прокладывались произвольно. Общая их протяженность составила 280 км. Фиксировали только свежие (текущего года) повреждения деревьев и кустарников, нанесенные рогами лосей. Измерения параметров поврежденных объектов производились мерной лентой, с точностью до 1 мм. Описание маркированных деревьев и кустарников проводили по схеме для благородного оленя (Смирнов, 2007), с некоторыми изменениями. Измерения проводили по четырем параметрам: обхват ствола дерева в середине обдира; высота нижнего края обдира от земли: высота верхнего края от земли; общая длина повреждения ствола (обдир — это сдирание коры дерева рогами копытного животного). Также у заломленных рогами животных деревьев и кустарников замеры брали по двум параметрам: обхват ствола на месте залома и высота ствола на месте залома. Метки лося на земле ("гонные" ямки) описывали с указанием местности и биотопа, глубины, ширины и длины. Всего зарегистрировано 8 видов древесно-кустарниковых растений, используемых лосем в качестве маркировочных объектов. Описано 187 экз. маркированных лосями древесно-кустарниковых растений и 28 "гонных" ямок. Расчеты проведены по общепринятым методам вариационной статистики (Ивантер, 1979), с использованием пакета программы Microsoft Excel. Различия параметров маркировочных объектов приведены по критерию Стьюдента.

#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Первые признаки маркировочной деятельности самцов лося перед гоном появлялись с первой декады сентября и совпадали с периодом очистки рогов. Разгар маркировочного поведения наблюдался с середины сентября по начало октября в период активной фазы гона. В местах обитания половозрелых самцов, как основные элементы сигнального поля животных, повсеместно встречались повреждения деревьев и кустарников, нанесенные рогами и "гонные" ямки, выбитые копытами.

Маркировка деревьев и кустарников. Отмечено 8 видов древесно-кустарниковых растений (табл. 1), которые используют лоси для маркировки территории. Большая их часть (90.3%) — лиственные породы. Из них наиболее часто маркировалась береза повислая (31%). Далее шли разные виды ив. На долю ивы Бебба приходилось 19.7%, ивы ложнопятитычинковой — 17.1%, ивы грушанколистной — 14.9%, в соответствии с их встречаемостью в древостоях. Меньше маркировались береза кустарниковая ( $Betula\ fruticosa$ ) (4.8%) и ольха кустарниковая (2.6%), независимо от их обилия в фитоценозах.

На долю хвойных пород приходилось 9.5% меток: лиственница (*Larix cajanderi*) — 5.8%, сосна обыкновенная — 3.7%. Редкие встречи меток на сосне соответствовало и ее редкости в составе насаждений. Небольшое внимание к лиственнице Каяндера — главной лесообразующей породы в Центральной Якутии — свидетельствует об изби-

рательности маркировочного поведения лося. Интересно, что, по нашим данным, изюбри (*Cervus elaphus* L.) в Якутии, в отличие от лосей, предпочитали маркировать хвойные деревья — сосну, лиственницу и ель. В бассейне р. Буотама, например, среди помеченных ими деревьев сосны составляли 77%, а остальные помеченные деревья — лиственницы, ели, ивы и березы (Степанова, Охлопков, 2009). По наблюдениям Глушкова (1991), самцы европейского подвида лося в период гона метят не только ивы, но и хвойные породы — пихты и ели.

Все маркированные деревья и кустарники были живыми и имели только свежие повреждения, старых и прошлогодних меток не было. Случай мечения сухого дерева отмечен только один раз. Лось наклонил рогами молодые высохшие лиственницы, терся о них, затем вырвал одну из них с корнем и протащил на рогах 13 м. Использование сухих деревьев или кустарников для мечения описывалось и в других частях ареала (Глушков, 1991), но в целом встречалось нечасто. При маркировке лось отдает предпочтение свежим деревьям и кустарникам, обдиры и заломы которых более заметны на фоне леса. Метки лося не возобновляются. Такое поведение связано с присущей виду пространственной организацией и отсутствием круглогодично используемых самцами индивидуальных участков (Глушков, 2001). Возможно, сезонные и локальные кочевки и миграшии. v какой-то части населения (Данилкин. 1999; Глушков, 2001; Собанский, 2008; Смирнов, 2014), обусловили появление нового стереотипа маркировочного поведения, при котором покинувшие прежние места гона особи осваивают новые территории и маркируют новые объекты.

Максимальная толщина обхвата ствола маркируемых лосем деревьев и кустарников не превышала 24 см. Толщина стволов хвойных пород больше чем лиственных, различия достигают высокой статистической значимости по критерию Стьюдента (t = 4.3, df = 141, p < 0.001; табл. 1). Средняя толщина окружности стволов у обеих пород составила  $12.5 \pm 2.7$  см  $(X \pm SD, n = 143)$ . Среди поврежденных лосем хвойных пород преобладали деревья с толшиной ствола от 14 до 24 см (66.6%), деревьев толщиной 12-13 см было меньше (33.3%). На лиственных породах лоси использовали для мечений преимущественно деревца толщиной до 13 см (86.9%), доля деревьев от 14 см и более составляла всего 7.6% всех помеченных объектов этих пород.

Параметры повреждений на разных породах несколько различаются по нанесению рогами лося ран на поверхности стволов (табл. 1). На хвойных породах средние значения высоты нижнего и верхнего края обдира заметно выше, а протяженность обдира по стволу достоверно меньше, чем у лиственных пород, различия статистически значимы (p < 0.001). Оставляемые лосем метки на хвойных деревьях довольно симметричны и нахо-

**Таблица 1.** Видовой состав и параметры повреждений древесно-кустарниковых растений лосем (всего 143) в Центральной Якутии

-		Обхват	ствол	ав	Высота них	кнего	края	Высота вер	хнего	края	Общая	длина	ì
Вид породы	N	середине с	обдир	оа, см	обдира от	землі	и, см	обдира от	земли	, см	повреждени	я ство	ла, см
		$X \pm SD$	min	max	$X \pm SD$	min	max	$X \pm SD$	min	max	$X \pm SD$	min	max
Сосна обыкно-	7	$15.8 \pm 3.7$	12.7	23.2	$122.1 \pm 37.8$	58.6	149.3	$169.5 \pm 6.0$	162.7	180	$47.3 \pm 42.5$	18.1	121.4
венная (Pinus													
sylvestris L.)		466149	44.0	242	11201206		4 40 =	1677100		100 1	~ ~ · · · · · · · ·	26.6	
Лиственница	11	$16.6 \pm 4.3$	11.8	24.2	$112.0 \pm 29.6$	61	148.7	$167.7 \pm 9.3$	153	183.4	$55.9 \pm 32.2$	26.6	122.4
Каяндера													
(Larix cajanderi) Береза повис-	23	$13.5 \pm 2.9$	9.5	21.7	81.2 ± 39.4	23	149.2	159.2 ± 24.7	110	205.6	$78.1 \pm 29.7$	22.1	132.1
лая ( <i>Betula</i>	23	13.3 ± 2.9	9.3	21.7	01.2 ± 39.4	23	140.2	139.2 ± 24.7	110	203.0	70.1 ± 29.7	22.1	132.1
лая (Beiuia pendula)													
ренаціа) Ива Бебба	37	11.4 ± 1.6	7.8	14.2	$66.2 \pm 28.7$	18.7	116.6	$147 \pm 36.2$	62.3	209	$81.7 \pm 29.3$	23.4	131
(Salix bebbiana)		111.1 = 110	,,,	1	00.2 = 20.7	1017	110.0	117 = 0012	02.0		01.7 = 27.0	2011	101
Ива ложнопя-	32	$12.1 \pm 1.2$	9.3	15.2	$58.6 \pm 26.2$	24.6	142.1	$156.5 \pm 32.6$	89	196	$96.7 \pm 36.3$	23.0	146.1
титычинковая													
(Salix pseu-													
dopentandra)													
Ива грушанко-	28	$11.2 \pm 1.5$	7.2	14	$65 \pm 31.3$	27	154.7	$153.2 \pm 35.3$	78.2	194.2	$88.2 \pm 33.2$	28.2	145.1
листная (Salix													
pyrolifolia)	_	12.1   0.0	10.0	140	501   112	27	74.6	127.0   10.0	102 (	1.40.0	77.7   14.0	- 4 4	02.2
Ольха кустар-	5	$13.1 \pm 0.8$	12.3	14.2	$50.1 \pm 14.3$	37	74.6	$127.8 \pm 18.0$	102.6	148.3	$77.7 \pm 14.8$	54.4	92.2
никовая (Alnus													
<i>crispa</i> (Aiton)) Хвойные	18	$16.3 \pm 4.0$	11 Q	24.2	115.6 ± 31.9	58 6	140.3	160 1 + 0 1	153	183.4	$52.9 \pm 35.1$	18.1	122.4
	10	10.3 ± 4.0	11.0	24.2	113.0 ± 31.9	36.0	149.3	106.4 ± 6.1	133	103.4	32.9 ± 33.1	10.1	122.4
породы Лиственные	125	$12.0 \pm 2.0$	7.2	21.7	66.1 ± 31.2	18.7	154.7	152.7 ± 31.9	62.3	209	$86.2 \pm 32.4$	22.1	146.1
породы		-2.0 _ 2.0			22.12	10.7	10		02.0		23.2 = 22.1		
E - 7 1		l						l .			l .		

Примечания. N — число деревьев и кустарников,  $X \pm SD$  — среднее  $\pm$  стандартное отклонение, min — минимальный показатель, max — максимальный показатель.

дятся практически на одинаковой высоте, как у сосны, так и у лиственницы.

В районе исследований маркированные лосями деревья и кустарники были обнаружены преимущественно на открытых и полуоткрытых стациях по долинам ручьев и ерниковых марей. В период гона эти стации служат основными магистральными путями для перемещений лосей и, по-видимому, главной ареной коммуникативных взаимоотношений. В этих биотопах обнаружено 76.4% всех меченых лосем деревьев и кустарников. В лесных биотопах маркированные лосями древесно-кустарниковые растения встречались на наиболее открытых участках: на лесных прогалинах, вдоль звериных троп и просек. Здесь обнаружено 44 экз. (23.5%) маркированных объектов, состоящих из лиственницы, сосны, березы повислой, ив и ольхи кустарниковой.

По характеру наносимых лосем повреждений на деревья и кустарники можно выделить 4 типа меток: кольцевой обдир по окружности ствола; вертикальный обдир по стволу; скручивание и заламывание ствола; заламывание ствола (рис. 1). Кольцевой обдир в основном встречается у хвойных пород деревьев. У сосны такой тип меток от-

мечен на двух из семи деревьев (28.5%), у лиственницы на четырех из 11 деревьев (36.3%). У остальной части этих деревьев отмечен вертикальный обдир по стволу: сосна (71.4%), лиственница (63.6%). Среди лиственных пород кольцевой обдир встречается гораздо реже. На березе повислой он отмечен всего у 10.3% описанных деревьев (n=58), на трех видах ив -8.2% деревьев (n=97). На других видах - березе и ольхе кустарниковой - кольцевой обдир не отмечен.

Вертикальный обдир по стволу у лиственных пород отмечен у всех маркированных видов, кроме ерника (березы кустарниковой). На березе повислой такой тип повреждения зарегистрирован у 29.3% меченых деревьев. На ивах вертикальный обдир присутствовал у 58.7% деревьев, а у ольхи кустарниковой — все 5 описанных кустарников имели следы данного типа повреждения.

Скручивание и заламывание ствола зарегистрировано только на ивах. На долю такого типа мечения на трех видах ив приходилось 32.9% всех описанных ив. Самцы лосей повреждают таким способом в основном только молодые низкорослые кустарники высотой ствола до 2—3 м. При этом для маркировки животные выбирают, как



**Рис. 1.** Типы меток лося на деревьях и кустарниках: a — кольцевой обдир на лиственнице, b — вертикальный обдир на сосне, c — скрученный и заломленный ствол ивы, d — залом стволов березы.

правило, отдельно стоящие кусты, произрастающие на открытой местности. Вокруг помеченного куста напочвенный покров вытаптывается животными и представляет собой площадку из помятой травы и иного субстрата (рис. 1c). Такая демонстрация маркировочного поведения лося, очевидно, имеет и вторую функцию для передачи визуальной информации оставленной им метки.

В открытых и полуоткрытых биотопах в условиях густой травянисто-кустарниковой растительности, такие истоптанные круговые площадки самцов с поврежденными кустами хорошо выделялись на фоне окружающей местности.

Повреждения, которые представляли собой только заламывания ствола без повреждения дру-

гих его частей, отмечены у березы повислой и березы кустарниковой. У березы повислой данный тип мечения является доминирующим, на его доприходилось 60.3% следов маркировки (n = 58). Медианное значение толщины обхвата заломленных стволов составляла  $11.8 \pm 1.0$  см  $(X \pm SD, \min 9.7, \max 13.7; n = 35),$  а параметры высоты стволов на месте залома  $-153 \pm 14.0$  см  $(X \pm SD, \min 119.6, \max 175)$  Заломы стволов этой березы, как правило, встречались только в открытых биотопах по долинам ручьев и ерниковых марей. При мечении этого дерева лоси обычно поочередно заламывали отстоящие одно от другого на 2-5 м стволы. Участок поврежденных лосем объектов выглядел в виде извилистой линии или дуги. Иногда лоси выбирали для меток куртины отдельно стоящих берез и заламывали весь подрост (рис. 1*d*). Такие заломы лося встречались в центре открытого участка или несколько ближе к периферии, но не на краю открытых мест. За счет произведенной таким способом маркировки метка на этой березе хорошо заметна и обнаруживается с довольно большого расстояния.

На березе кустарниковой наблюдалось только заламывание ствола. Заломы ствола обнаружены на всех 9 описанных кустарниках. Их параметры составляют в обхвате по окружности ствола в среднем  $3.1 \pm 0.2$  см  $(X \pm SD, \min 2.7, \max 3.5; n = 9),$ в высоту – 111.4  $\pm$  8.1 см ( $X \pm SD$ , min 94.3, тах 124.1). Метки лося на этом кустарнике зарегистрированы только два раза в открытых биотопах вдоль звериной тропы. Мечение кустарников лось производил по ходу следования, отламывая рогами тонкие стволы ерника. Поврежденные лосем участки на стволах выделялись на темном фоне зарослей кустов в виде мелких белесых образований размером 2-3 см, заломленных на одинаковой высоте. Хотя такой тип метки, так же как и другие типы меток лося, дает информацию для визуального восприятия, его малая доля в составе маркировочных объектов указывает на второстепенное значение этого кустарника в сигнальном поле лося. Недостаточная толщина стволов и небольшие размеры кустов не позволяют лосю осуществить на этом кустарнике другие виды маркировки.

Число мечений деревьев самцами лося колебалась на разных участках от 0.4 до 1.2 дерева на 1 км маршрута, в среднем 0.6 дерево на 1 км маршрута. Из общего числа меченых лосями объектов дендрофлоры (n = 187), к погибшим или погибающим относились 44 экз. древесных растений (23.5%), у которых были заломлены стволы. Несомненно, лось играет определенную средопреобразующую роль в лесных биоценозах, повреждая деревья и кустарники в процессе кормления и в результате маркировочной деятельности. Однако при относительно низкой плотности вида (0.44 экз. на 10 км²) в лесах Центральной Якутии, вред, причиняемый лосем во время маркировочной деятельности, незначителен.

Сигнальные метки на грунте. Наряду с метками на древесно-кустарниковой растительности, важную роль играют вырытые в земле "гонные" ямки животных. Они представляют собой сильно пахнущие мочой животных эллипсоидные углубления (рис. 2). Длина ямок от 37 до 65 см, в среднем  $50.3 \pm 8.0$  см (n = 28); ширина — от 19 до 57 см, в среднем  $32.7 \pm 8.7$  см. Глубина ямок от 1 до 17 см, в среднем  $5.2 \pm 5.5$  см (n = 28). Преобладающая часть обнаруженных "гонных" ямок имела глубину до 5 см (78.5%), доля ямок глубиной более 9 см была меньше — 21.4%.

Все ямки небольшой глубины были обнаружены в открытых биотопах. На твердой поверхности открытых мест при копании ямок лоси чаще всего удаляли копытами только самый верхний напочвенный слой из травянистой ветоши, оголяя место копки. При этом в зависимости от твердости грунта появлялись углубления различной глубины, но не превышающей 5 см. В лесных биотопах лоси выкапывали гораздо более глубокие ямки, что, видимо, связано с большей мягкостью верхних слоев лесного грунта. Большинство "гонных" ямок располагались около звериных троп или чуть в стороне. В редких случаях лоси копали их прямо на тропе.

На поверхности "гонных" ямок встречались следы мочи зверей, которые при недавних мечениях оставались влажными. Более давние ямки лося были сухими, следы выделений животных на некоторых из них сохранялась в виде белых пятен, образованных проступающими на глинистом субстрате солями мочи животного. От всех "гонных" ямок исходил сильный едкий запах. Запах от свежих ямок ошущался на расстоянии 5—10 м.

Ольфакторная метка у млекопитающих является элементом опосредованной хемокоммуникации и направлена на поддержание информационных связей между особями в популяции (Рожнов, 2004, 2011). У разных видов копытных функциональная ее значимость заключается в выполнении двух функций – территориальной и коммуникативной (Bakke, Figenschou, Miguelle, 1991). У лося в отличие от других видов оленьих территориальное поведение не выражено (Глушков, 1991; Данилкин, 1999; Приходько, 2015). Например, у самцов косули, обладающих ярко выраженным территориальным консерватизмом (Смирнов, 1978; Данилкин, 1999, 2014), оставленная ими сигнальная метка передает широкий спектр информации, при этом "территориальная" сигнализация (Смирнов, 1978) служит для оповещения других особей популяции о занятости конкретной территории. У лося запаховая метка не связана с территориальным поведением и предназначена, главным образом, для поиска полового партнера в брачный период (Miguelle. 1991; Van Ballenberghe, Miquelle, 1993). Известно, что самцы европейского и аляскинского подвидов лося валяются в вырытой ими ямке, чтобы помазаться на собственной моче и пропитаться





**Рис. 2.** Сигнальные метки лося на грунте: a — на открытой местности, b — в лесу.

специфическим запахом секрета (Глушков, 1991; Смирнов, 2014; Miquelle, 1991). Интересно, что и самки аляскинского лося, участвующие в гоне, также валяются на "гонных" ямках самцов (Bowyer et al., 1994). Считается, что запах феромонов, содержащийся в моче самцов, способствует быстрому наступлению у них эструса и овуляции (Whittle et al., 2000). Подобное явление присуще в брачный сезон и другим видам копытных (Соblentz, 1976). Однако нами не обнаружено ни одной "гонной" ямки, где валялся бы зверь. Травянистый покров или иная поверхность вокруг ямки ни в одном случае не были примяты телом валяющегося животного. Как правило, на поверхности таких ямок встречались только следы копыт маркировавшей особи. Различия в использовании разных стратегий в брачном репертуаре лося на ольфакторной метке, вероятно, могут свидетельствовать о различиях поведенческих реакций в половом поведении у разных подвидов лося.

Как показывают наши наблюдения, лось после завершения всех актов маркировки на сделанной им ямке разбрасывает передними конечностями грунт и топчется, чтобы пропитать пахучим секретом основания конечностей. Возможно, некоторая часть запахового компонента попадает и на другие части тела животного. Химические ингредиенты от "гонной" ямки, пропитавшие тело животного, распространяют запаховую метку на большие расстояния от основного источника сиг-

нальной метки по пути перемещения зверя. При этом именно прилипший к конечностям животного устойчивый специфический запах, вероятно, является дублирующим источником распространения ольфакторной информации об особи в окружающую среду. В ходе полевых исследований замечено, что в период активной фазы гона самцы лося, идут, периодически обнюхивая землю по пути следования. То же самое проделывают и самцы косули в период гона для поиска полового партнера по следу (Аргунов и др., 2015). Безусловно, "ольфакторный" след самцов является немаловажным атрибутом брачного репертуара лося и выполняет важную функцию в поиске половозрелыми самцами своего оппонента в брачной паре, или в поиске самок для проведения брачного ритуала.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при поддержке базового проекта: VI.51.1.11. "Структура и динамика популяций и сообществ животных холодного региона Северо-Востока России в современных условиях глобального изменения климата и антропогенной трансформации северных экосистем: факторы, механизмы, адаптации, сохранение (рег. номер AAA-A17-117020110058-4)" и Государственного задания ИБПК СО РАН по проекту V.54.1.2. "Выявление причинно-следственных основ динамики почвенного покрова, растительного и жи-

вотного мира криолитозоны на территории распространения легких пород в Центральной Якутии для разработки фундаментальных основ их охраны в условиях возрастающего антропогенного пресса и глобальных изменений" (0376-2019-0006); рег. номер ААААА19-119040990002-1.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аргунов А.В., 2012. Половозрастная структура и плотность населения лося в Центральной Якутии // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства: материалы Междунар. науч.-практ. конф., посвящ. 90-летию ВНИИОЗ (22—25 мая 2012 г.) ГНУ ВНИИОЗ, РАСХН. Под общ. ред. Ширяева В. В. Киров. С. 497—498.
- Аргунов А.В., Кривошапкин А.А., Боескоров Г.Г., 2015. Косуля Центральной Якутии. Новосибирск: Издательство СО РАН. 123 с.
- Глушков В.М., 1991. Гон лосей и охота на вабу. (Биологические основы организации, техники и технологии добычи лосей-самцов во время гона. Методические рекомендации. Киров. 86 с.
- *Глушков В.М.*, 2001. Лось. Экология и управление популяциями. Киров: ГИПП "Вятка". 317 с.
- Данилкин А.А., 1999. Оленьи (Cervidae). Млекопитающие России и сопредельных регионов. М.: Геос. 552 с.
- Данилкин А.А., 2014. Косули (биологические основы управления ресурсами). М.: Товарищество научных изданий КМК. 337 с.
- Ивантер Э.В., 1979. Основы практической биометрии. Изд-во "Карелия". 92 с.
- *Приходько В.И.*, 2015. Территориальность как фактор разделения видов в сообществах парнокопытных // Доклады Академии наук. Т. 461. № 6. С. 733—737.
- Рожнов В.В., 2004. Опосредованная коммуникация млекопитающих: о смене парадигмы и новом концептуальном подходе в исследовании маркировоч-

- ного поведения // Зоологический журнал. Т. 83. № 2. С. 132—158.
- Рожнов В.В., 2011. Опосредованная хемокоммуникация в социальном поведении млекопитающих. М.: Товарищество научных изданий КМК. 288 с.
- *Смирнов М.Н.*, 1978. Косуля в Западном Забайкалье. Новосибирск: Наука.189 с.
- Смирнов М.Н., 2007. Благородный олень в Южной Сибири: монография. Ч. 2. Красноярск: Сибирский федеральный ун-т; Ин-т естественных и гуманитарных наук. 260 с.
- Смирнов М.Н., 2014. Лось и кабан в Центральной Сибири. М.Н. Смирнов. Красноярск: Сиб. федерал. ун-т. 298 с.
- Собанский Г.Г., 2008. Звери Алтая. Ч. 1. Крупные хищники и копытные. Новосибирск-М.: Товарищество научных изданий КМК. 414 с.
- Степанова В.В., Охлопков И.М., 2009. Экология благородного оленя Якутии. Новосибирск: Наука. 136 с.
- Bakke J. M., Figenschou E., 1990. Volatile compounds from the red deer (Cervus elaphus). Substances secreted via the urine // Comp. Biochem. Physiol. V. 97. P. 427– 431.
- Bowyer R.T., Van Ballenberghe Y., Rock K.R., 1994. Scent marking by Alaskan moose: characteristics and spatial distribution of rubbed trees // Canadian Journal of Zoology. V. 72. P. 2186–2192.
- Coblentz B.E., 1976. Functions of scent-urination in ungulates with special reference to feral goats (*Capra hircus* L.) // American Naturalist. V. 110. P. 549–557.
- Miquelle D.G., 1991. Are moose mice? The function of scent urination in moose // The American Naturalist. V. 138. P. 460–477.
- Van Ballenberghe, V., Miquelle D.G., 1993. Mating in moose: Timing, behavior, and maleaccess patterns // Canadian Journal of Zoology. V. 71. P. 1687–1690.
- Whittle C.L., Bowyer R.T., Clausen T.P., Duffy L.K., 2000. Putative pheromones in urine of rutting male moose (Alces alces): evolution of honest advertisement? // Journal of Chemical Ecology. V. 26. P. 2747–2762.

#### MOOSE (ALCES ALCES) MARKING ACTIVITIES IN CENTRAL YAKUTIA

#### A. V. Argunov\*

Institute for Biological Problems of the Cryolithozone, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Yakutsk, 677007 Russia \*e-mail: argal2@yandex.ru

The marking behavior and mediated communication of moose males in central Yakutia are studied. During the rut period, moose damage the tree and shrub vegetation with their horns and dig "rut" pits in the ground. Eight species of tree and shrub marked with moose are found. Among them, hardwood representatives predominate. The maximum thickness of a marked tree does not exceed 24 cm, the thickness of trunks averaging  $12.5 \pm 2.7$  cm. The moose marking activity concerns four types of damage to the marked tree or shrub trunks. Moose signal marks on the ground represent strongly smelling animal secretions left in depressions in the ground. Their dimensions average  $50.3 \pm 8.0$  cm long and  $32.7 \pm 8.7$  cm wide.

Keywords: elk, marking activity, tree, shrub, "rut" pits, olfactory mark

#### — ПОТЕРИ НАУКИ —

#### К СТОЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ Н.Н. КАРТАШЕВА

© 2021 г. К. В. Авилова\*

Биологический факультет Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, Москва, 119234 Россия
\*e-mail: wildlife@inbox.ru

**DOI:** 10.31857/S0044513421020173

Николай Николаевич Карташев, будущий известный орнитолог, родился 29 сентября 1919 г. в городе Красноярске, тогда Енисейской губернии, крупном по тем временам центре с населением в 27 тысяч человек. Это был сложный период, когда власть в городе переходила то к красным, то к белым. Зимой 1919—1920 годов проходила Красноярская наступательная операция Красной армии против сил Колчака, обстановка была напряженной и опасной. Но и после восстановления советской власти жизнь оставалась очень трулной: в городе царила разруха, население голодало, свирепствовал тиф. Немного легче стало осенью, когда с низовьев Енисея приходили в город баржи с мукой, медом, икрой и другими товарами. Тогда на двух базарных площадях, становившихся центрами городской жизни, разворачивалась торговля, в том числе — рыбой. Рыб осетровых пород ловили тут же в Енисее, который не был еще перегорожен плотинами крупнейших Красноярской и Саяно-Шушенской гидроэлектростанций. Пироги с осетриной или черёмухой были визитной карточкой красноярского дома. В Красноярске Н.Н. Карташев пошел в первый класс как раз в то время, когда была упразднена Енисейская губерния, а город начал относиться сначала к Сибирскому, позже Западно-Сибирскому краю (с центром в Новосибирске), потом к Восточно-Сибирскому краю (с центром в Иркутске) и только в 1934 г. стал административным центром Красноярского края. Ранний интерес мальчика к природе и птицам сформировался, несомненно, под влиянием отца, Николая Николаевича Карташева-старшего, топографа-землемера, знатока местной фауны, охотника и умелого таксидермиста. Его деятельность выходила далеко за рамки узкой специальности. В Красноярске он тесно сотрудничал с краеведческим музеем, тогда - Государственным музеем Приенисейского края, директором которого с 1905 г. был А.Я. Тугаринов, глава Красноярского отделения Русского географического общества, орнитолог и организатор ряда комплексных экспедиций, в некоторых принимал участие и Н.Н. Карташевстарший. Их маршруты проходили по низовьям

Енисея, в бассейне Подкаменной Тунгуски, в районах бывших Красноярского, Ачинского, Минусинского уездов, а также в Урянхайском крае (Тыве). Они путешествовали пешком, на лошадях, сплавлялись по рекам на плотах, шли на лодках бичевой против течения. Были собраны обширные материалы по фауне края, в том числе более двух тысяч экземпляров птиц, в сборе и обработке которых принимал непосредственное участие отец Н.Н. Карташева. Во многом благодаря им А.Я. Тугаринов в 1911 г. выпустил монографию "Материалы по птицам Енисейской губернии" совместно с С.А. Бутурлиным, а в 1927 фундаментальный труд по орнитологии Сибири "Птицы Приенисейской Сибири. Список и распространение". Богатый опыт наблюдений и любовь к родной природе, приобретенные за годы работы, отец сумел передать сыну.

В 1934 г. семья Карташевых перебралась в Нижний Новгород, который незадолго до этого был переименован в город Горький и который начал бурно развиваться с пуском автозавода. Здесь Н.Н. Карташев-старший работал в лесоустроительной экспедиции, в штате краеведческого музея (с ноября 1941 по август 1951 гг.) и руководителем кружка юннатов Горьковского Дворца пионеров (с сентября 1951 по ноябрь 1954 гг.). Мать Н.Н. Карташева, Мария Васильевна (урожденная Мариева, родом из минусинских мещан) работала в библиотеке пединститута. Заведующим отделом природы в областном краеведческом музее в те годы был профессор И.И. Пузанов, энтузиаст заповедного дела России, член Комитета по заповедникам при Президиуме ВЦИК. Вместе с группой московских ученых он подготовил документы для организации в Горьковской обл. Керженского заповедника. Однако из-за войны и послевоенных событий эти планы реализовались только в 1993 г. И.И. Пузанов изучал и прекрасно знал природу Нижегородского края. В 1942 г. вышла монография "Звери, птицы, гады и рыбы Горьковской области", большая часть которой была написана И.И. Пузановым. Был в Горьком и еще один человек, связанный с Карташевым-старшим. В ответе на запрос горьковского краеведа В.И. Козлова о природоохранной работе родителей, Н.Н. Карташев упоминает фамилию Покровского, но без инициалов. Рискну предположить, что речь идет о сотруднике музея Н.А. Покровском, у которого еще юным натуралистом учился А.Н. Формозов. Так неожиданно пересекаются пути российских зоологов. Как вспоминал Н.Н. Карташев, родители были глубоко погружены не только в краеведение, но и в природоохранную работу, были членами Горьковского и Центрального Совета ВООП. Дома часто обсуждались проблемы охраны природы. Это тоже не могло не повлиять на мировоззрение сына.

Если в младших классах успеваемость Коли Карташева была не выше "хорошо", то в 1937 г. он окончил среднюю школу почти исключительно на "отлично", уехал в Москву и сразу поступил на биологический факультет МГУ. Здесь он специализировался на кафедре зоологии позвоночных и подружился со старшекурсниками, а затем аспирантами В.М. Модестовым, впоследствии руководителем научной работы Кандалакшского заповедника, и Ю.М. Кафтановским, одним из организаторов и научным сотрудником заповедника "Семь островов". С 1937 г., еще студентами, они начали работать на Баренцевом море. Юрий Кафтановский одним из первых в стране начал проводить кольцевание на птичьих базарах, а летом 1941 г. защитил кандидатскую диссертацию по чистиковым птицам, по уровню не уступавшую докторской. Не удивительно, что его энтузиазм и увлеченность передались студенту Карташеву. От старших товарищей он "заразился" интересом к северным морским птицам, особенно к чистиковым, и быстро втянулся в их изучение. Николай Николаевич в 1940 г. работал с чистиковыми на "Семи островах", а летом 1941 вместе с В.М. Модестовым сразу после защиты его кандидатской "Экология колониально гнездящихся птиц" (руководитель проф. С.И. Огнёв) начал обследование Терского берега Белого моря, в первую очередь, для учета численности и распределения гаги. Но тут началась война, и в первой декаде июля всем пришлось возвращаться в Москву.

В самом начале войны вышел приказ наркома просвещения о четырехлетнем образовании в МГУ. Это означало досрочное присвоение студентам, окончившим 4-й курс, статуса выпускников с последующей мобилизацией и отправкой на фронт. Но еще до призыва они успели поучаствовать в противовоздушной обороне Москвы и университета. "Всем немедленно пришлось заняться подготовкой бомбо- и газоубежищ и расчисткой чердаков. Дерево покрывалось огнезащитным составом, повсюду были поставлены ящики с песком, пополнялись запасы противогазов и медикаментов. Уже 22 июля была первая бомбежка Москвы. На территорию университета было сброшено 200 термит

ных "зажигалок". Одну из первых бомб гасили биофаковцы Е. Карасева и Н. Карташев", — пишет участник этой кампании, зоолог В.В. Груздев.

Явившись по призыву в военкомат, студенты, окончившие 4-й курс, были, однако, направлены не на фронт, а на дальнейшую учебу для получения военной специальности. Н.Н. Карташев вместе с однокурсниками был зачислен в Военно-ветеринарную академию, сразу на третий курс, на особое отделение ускоренного обучения. По этому поводу родители прислали ему трогательное поздравление: "Поздравляем, дорогой, с высокой честью учиться в высшей школе нашей любимой Красной Армии! Твердо уверены, что ты оправдаешь эту честь и доверие, и будешь учиться так же хорошо, как ты учился в школе и в университете. Мы гордимся сыном, заслужившим такую честь".

Академия располагалась сначала в Москве, затем эвакуировалась на берег Аральского моря, а заканчивали обучение студенты в мае 1943 г. в Самарканде. Условия были далеки от комфортных: летом изнурительная жара, зимой — лютый холод, скудное питание. В курс обучения, помимо строевой и огневой подготовки, входили военно-полевая хирургия, терапия, анатомия, кормление животных, латынь и др. По окончании Академии Н.Н. Карташев получил звание капитана ветеринарной службы, а по возвращении в Москву – диплом об окончании МГУ. К этому времени его старших товарищей уже не было в живых: В. Модестов погиб 9 августа 1941 г. в Карелии, сравнительно недалеко от Кандалакшского заповедника, а Ю. Кафтановский – 3 февраля 1942 г. вблизи г. Демидова Смоленской обл. Не стань Н.Н. Карташев студентом Военно-ветеринарной академии, возможно, и он оказался бы в этом списке. С июля 1943 г. по май 1944 г. он воевал на Юго-Западном фронте в составе 20-й Криворожской стрелковой дивизии врачом-хирургом армейского ветлазарета. Оперировать приходилось иногда по 12-16 часов. Раненых лошадей было очень много, а за потери конского состава полагалось наказание вплоть до расстрела. Позднее Н.Н. стал начальником лечебного отдела дивизионного ветлазарета, а с июня 1944 г. по май 1945 г. был в составе гвардейских кавалерийских частей 3-го Украинского фронта в звании капитана и в должности старшего ветврача полка, в котором было до 350 лошадей (рис.1). Н.Н. Карташев прошел с боями Украинскую и Молдавскую ССР, а затем Румынию, Болгарию, Югославию, Венгрию, был дважды ранен, награжден Орденом Красной звезды и медалями. В наградном листе от 4 сентября 1944 г. говорится:

"За период наступательных боев с 20 по 28.08.1944 г. тов. Карташев за время ликвидации окруженной группировки, находясь в районе боев, проявляя мужество и смелость, подобрал до 200 ло-

шадей противника, а также большое количество амуниции и транспорта. Работая день и ночь, он сумел за счет трофеев обновить конский состав. Кроме этого, тов. Карташев произвел медосмотр около 250 лошадей и в короткий период времени эвакуировал их в глубокий тыл. За большую проделанную работу в укомплектовании конского состава и гужтранспорта за период боевых действий тов. Карташев достоин правительственной награды".

В ноябре 1944 г. полк участвовал в форсировании Дуная в ходе Будапештской операции. Из сводки Совинформбюро от 29 ноября 1944 г.:

"Войска 3-го Украинского фронта, перейдя в наступление, форсировали Дунай севернее реки Драва, прорвали оборону противника на западном берегу Дуная и, продвинувшись в глубину до 40 километров, расширили прорыв до 150 км по фронту". После этого неприятель дрогнул, и началось отступление гитлеровцев. За отличные боевые действия всему личному составу, участвовавшему в боях, приказом Главнокомандующего была объявлена благодарность.

Вместе со своим верным жеребцом Васькой Н.Н. Карташев закончил войну в Австрии. Николай Николаевич редко рассказывал о фронте, но, когда рассказывал, тепло вспоминал своего коня, настоящего друга, не раз спасавшего его от смерти (рис. 2). Демобилизован Н.Н. был только весной 1946 г., эта задержка была вызвана поисками надежного места для своего жеребца, который мог попасть в это сложное время на мясокомбинат. Капитан Карташев после договоренностей сам отвез своего Ваську на один из украинских конезаводов в Донбассе. Расставание было тяжелым, но иного выхода не было.

Вернувшись в Москву в 1946 г., Н.Н. Карташев меньше года работал старшим лаборантом, а с ноября 1946 г. по ноябрь 1949 г. был аспирантом Института зоологии МГУ (рис. 3). Он вернулся к работе на севере, в заповеднике "Семь островов", который организовали и исследовали его погибшие на фронте друзья. До конца жизни он с благодарностью вспоминал о них, а свою монографию "Чистиковые птицы Северной Атлантики" (1960) на немецком языке, получившую международное признание, посвятил памяти Ю.М. Кафтановского. Вот как Н.Н. Карташев (1949) вспоминал возвращение на острова и работу заповедника по восстановлению колоний птиц. "В годы войны была снята охрана заповедника и началась бесплановая хишническая эксплуатация базаров. В очень больших количествах проводился сбор яиц, так что обирались не только первые, но и повторные кладки на всех, даже малодоступных участках базаров. Кроме того, широко практиковалась "охота" на базарах, где с одного выстрела падает 10— 15 птиц и такое же количество подранков уходит в море и гибнет там. Было разрушено некоторое ко-



**Рис. 1.** Н.Н. Карташев гвардии капитан ветеринарной службы.

личество многолетних гнезд моевок, засыпаны торфом отдельные верхние карнизы. Ряд больших удобных карнизов, где раньше гнездилось до 50—100 пар кайр, оказались пустующими. Там, где перед войной гнездилось несколько тысяч пар кайр, в 1946 г. на воду спустилось всего 79 птенцов. Поголовье гаги и моевки уменьшилось примерно до уровня 1938 г. Но уже в 1947 году положение улучшилось. В 1948 г. уже было обеспечено нормальное развертывание работы, что в первую очередь объясняется большой энергией и любовным отношением к делу Л.О. Белопольского, руководящего научной работой заповедника. Количество гнездящейся птицы, в первую очередь гаги, кайр и моевок, по сравнению с 1947 г. заметно увеличилось. Это создает уверенность в том, что коллектив работников заповедника сумеет в ближайшее время добиться резкого увеличения численности охраняемых видов птиц и превратит заповедник в резерват, обогащающий промысловую орнитофауну Мурманского побережья".

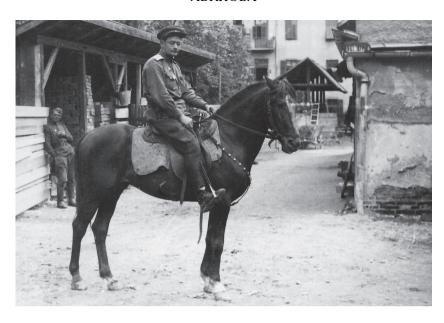


Рис. 2. Н.Н. Карташев на своем жеребце Ваське.



Рис. 3. Н.Н. Карташев с отцом, матерью и женой Л.С. Таманцевой после войны.

Серию статей по биологии, морфологии, развитию и охране чистиковых птиц Н.Н. опубликовал в сборниках "Охрана природы" в 1948–1951 гг. и в "Зоологическом журнале" в 1957 г. Кандидатскую диссертацию "Материалы по биологии развития чистиковых птиц Восточной Атлантики (экология, морфология, промысел)" он успешно защитил в 1950 г. Исследования чистиковых птиц были продолжены на Дальнем Востоке: на Курилах в 1959 г., на Командорах в 1960. В 1961 г. Н.Н. работал на Соловецких о-вах, к исследованиям на Мурмане возвращался в 1962–1964 гг. Анализируя свои наблюдения, он не мог не обратить внимания на экономическое значение птичьих базаров и на их стихийную эксплуатацию в отсутствие ограничений и контроля промысла,

несмотря на установленные Правила охоты. Он предложил организовать на базарах Мотовского залива в 60-70 км западнее входа в Кольский залив опытное показательное промысловое хозяйство. Подробнее он обратился к его разработке в статьях 1951-1961 гг. В его основу были положены следующие принципы. Точный учет запасов и продукции каждого базара, выяснение биологии чистиковых птиц перед началом промысла (указаны применимые к разным видам методы учета). Различная эксплуатационная нагрузка на разные виды, исключение промысла малочисленных тупика и гагарки. Сбалансированная заготовка яиц, взрослых и молодых птиц. Полное использование всех частей добываемых птиц (мяса, пуха, пера, шкурок). Изоляция опромышляемого участка от



Рис. 4. Н.Н. Карташев с заведующим кафедрой профессором Н.П. Наумовым, 1970-е годы. Фото М. Штейнбаха.

остальных. Ограничение территории и сроков промысла. Регулирование численности хищников, соблюдение техники безопасности, биотехнические мероприятия (расчистка карнизов и т.п.). Постоянный контроль с участием зоологов. Воплощение в жизнь подобного плана вовлечения колоний птиц в сферу экономической деятельности могло бы стать ярким примером рационального природопользования в условиях Арктики.

Результатом работы Н.Н. Карташева в Туркмении совместно с Г.П. Дементьевым, А.О. Ташлиевым, М.К. Караевым стал цикл работ 1952—1956 гг. по фауне окрестностей Главного Туркменского канала. В него вошли материалы не только по птицам, но и по грызунам, амфибиям и рептилиям и даже по настенным росписям древнего мавзолея в северо-восточной Туркмении.

С 1953 по 1958 гг. работая в Окском заповеднике (Рязанская Мещера), Н.Н. Карташев занимался биологией водоплавающих птиц, исследовал экологию зимородка, изучал природно-очаговые заболевания на грызунах (рис. 4). Под его руководством в заповеднике впервые начали кольцевать птиц-дуплогнездников. Совместно с В.П. Тепловым им была разработана серия рекомендаций "Биологические основы упорядочения охоты на водоплавающих птиц в центральных областях Европейской части СССР" (1956), опубликованы статьи о влиянии весеннего паводка на успешность размножения уток, о работе орнитологической станции при Окском государственном заповеднике.

В разносторонних исследованиях чистиковых птиц, в том числе в онтогенезе, Н.Н. успешно

применил новый в то время эколого-морфологический метод. Все описанные особенности строения интерпретировались с точки зрения их приспособительного значения для исследуемого вида и его эволюции в определенной экологической нише с учетом биотопической приуроченности, суточной активности, способов добывания корма, межвидовых и внутривидовых отношений и т.п. Подобных исследований онтогенеза целой группы птиц в то время было очень мало. Их начинал еще Ю.М. Кафтановский, а Н.Н. успешно продолжил. Это дало возможность экологически обосновать ряд обнаруженных морфологических особенностей чистиковых. Так, базиптеригоидное сочленение в черепе птенцов, редуцирующееся у взрослых птиц, оказалось сильнее выражено у видов, заглатывающих более крупные пищевые объекты. Крючок на клюве птенцов, который исчезает у взрослых, также оказался птенцовой адаптацией к удержанию скользкой добычи. Наличие более изогнутых когтей у птенцов по сравнению с взрослыми птицами позволяет им удерживаться на мокрых скользких камнях. Грудная клетка раньше приобретает дефинитивные черты (удлинение ребер и грудины) у птенцов тех видов, которые рано становятся самостоятельными и начинают нырять сразу после схода на воду (тупик, чистик). Таким образом, успех морфологического исследования определялся степенью изученности экологии вида. В обзоре "Некоторые особенности строения глаза птиц" (1974) этот метод продемонстрирован на примере зрительного анализатора. Например, характер расположения области острого зрения в сетчатке глаза птиц обусловлен экологической специализацией видов, а не их систематическим положением.

Большую часть своих работ Н.Н. посвятил колониальным птицам, не только применяя комплексный эколого-морфологический подход, но и стараясь использовать полученные материалы в таксономическом и систематическом аспектах. Он обратился к иммунологическим и биохимическим методам совместно со специалистами соответствующих направлений, опубликовал вместе с В.Д. Ильичевым материалы по биоакустике чистиковых. Это были совершенно новые приемы в орнитологии. Исследования нескольких видов чистиковых (двух видов кайр, атлантического и тихоокеанского чистиков, тупика, ипатки, гагарки) по числу антигенов в сыворотке крови не только подтвердили существующие представления систематиков о взаимоотношениях родов, но и позволили уточнить взгляды на систему этой группы. Так, на основании имевшихся к тому времени данных об отсутствии различий между чистиками Атлантики и Командор предлагалось считать их одним видом и отвергнуть противоположную точку зрения. В работе по изучению белковых фракций сыворотки крови методом электрофореза на бумаге были обнаружены большие индивидуальные различия, а также зависимость различий этих фракций от пола, возраста, сезона и диеты. Н.Н. предложил использовать их не как таксономический критерий, а как показатель влияния изменения условий среды на организм с учетом сезонных, половых и возрастных различий. Он также обращал пристальное внимание на трудности применения новых методов и пути их преодоления.

В развитие этих подходов совместно с В.Д. Ильичевым и И.А. Шиловым было написано фундаментальное учебное пособие "Общая орнитология" (1982), обобщающее опыт научной работы и преподавания орнитологии на кафедре зоологии позвоночных. В нем впервые были представлены такие разделы как экологическая физиология, коммуникации и общение, ориентация и сигнализация, а также прикладные направления, связанные с авиацией, здравоохранением, охотничьим и сельским хозяйством, охраной природы. Книга во многом превосходила аналогичные зарубежные издания тех лет. В этом пособии Н.Н. Карташеву принадлежит ряд основополагающих разделов: общая характеристика класса птиц, система класса, происхождение и эволюция, географическое распространение и численность, особенности движения, питание и энергетика (совместно с И.А. Шиловым), размножение и развитие (совместно с И.А. Шиловым), линька.

Педагогическая работа Н.Н. до последних дней была неразрывно связана с научной. Еще в 1950 г. он разрабатывал программу летней учеб-

ной практики на Звенигородской биостанции, где преподавал до 1979 г. Эта программа действует с небольшими изменениями и в настоящее время. Помимо практики, Н.Н. в любое время года, приезжая на биостанцию, постоянно вел подсчет птиц и запасов их основных кормов.

В соавторстве с В.Е. Соколовым и И.А. Шиловым был написан "Практикум по зоологии позвоночных" (1969), который выдержал три издания и был признан "классическим университетским учебником". Вместе с Н.П. Наумовым издан двухтомный курс "Зоология позвоночных", дополненный по сравнению с известными сводками многими новыми материалами. Заключительным трудом жизни Н.Н. стала монография "Систематика птиц" (1974) – первый учебник на русском языке, обобщающий мировой опыт в этой области. Курс с таким же названием Н.Н. читал на кафедре много лет, непрерывно совершенствуя его и уделяя много времени подготовке к каждой лекции независимо от предшествующего опыта (рис.5). В нем, как и в книге, Н.Н. проявлял чрезвычайно бережное отношение к научному наследию предшественников. Истории исследований он всегда посвящал отдельную лекцию, причем не первую, как обычно делают, а последнюю в цикле, когда у слушателей уже были сформированы основные представления о системе и они могли оценить весь творческий путь, пройденный со времен Аристотеля и Линнея. Следующий том в этом цикле, "Биология птиц", продолжавший курс Г.П. Дементьева, читавшего его до 1969 г., к сожалению, остался ненаписанным.



**Рис. 5.** Н.Н. Карташев с П.С. Томковичем (справа) и А.А. Кищинским, 1970-е годы. Фото М. Штейнбаха.

Таким образом, кроме личного обаяния и глубокой эрудиции, Н.Н. Карташев остается в памяти коллег как человек и ученый, глубоко чтивший и поддерживавший преемственность в науке, неизменно обращавшийся к опыту предшественников, как сторонник инновационных подходов, постоянно совершенствовавший методический арсенал. Как ученый, критически относящийся к результатам работы, не допускающий декларативности и категоричности утверждений. Наконец, Н.Н. Карташев был приверженцем рационального природопользования, горячо поддерживал заповедное дело и лично участвовал в организации и пропаганде научной работы заповелников.

И еще Николай Николаевич всегда поддерживал молодых сотрудников. В его характере была очень хорошая черта — он мог искренне восхищаться способностями других людей, особенно молодых, и всегда делился этим восхищением. Как человек, прошедший войну и знавший цену жизни, он очень четко отделял важные вещи от мелочей, которые не стоят ни времени, ни переживаний. Для него работа и семья, друзья и книги были основной опорой. Н.Н. обладал хорошим чувством юмора и, что не менее важно, самоиронией. Иногда люди, не очень хорошо знавшие его, считали Н.Н. очень суровым и строгим, осо-

бенно часто попадались на такой обман студенты. Его это по-детски смешило, т.к. в действительности он был очень лемократичным и простым в общении человеком. Его дипломниками и аспирантами были Я.В. Сапетин, В.В. Иваницкий, Е.В. Сыроечковский и другие известные орнитологи. Николай Николаевич никогда не навязывал своего мнения и не "руководил" в привычном смысле. Он ценил в своих подопечных самостоятельность. Просидев с ним в одной комнате пять лет, я не слышала от него никаких наставлений, но всегда чувствовала его готовность дать совет или исправить ошибку. Один раз он доверил мне провести вместо него занятие по систематике чайковых птиц, чем я очень гордилась. Над письменным столом Н.Н. висел маленький листок. вырезка из настенного календаря, с такими строчками Льва Озерова (псевдоним Льва Гольдберга):

Пренебрегая словесами,

Жизнь убеждает нас опять:

Талантам надо помогать,

А прочие пробьются сами.

Автор выражает признательность О.Н. Карташевой за фотографии из семейного архива и за ценные советы и замечания.

## ——— ПОТЕРИ НАУКИ —

## ПАМЯТИ ПРОФЕССОРА ЛЮДВИКА ТОМЯЛОЙЦА (1939-2020)

© 2021 г. Н.С. Морозов\*

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, 119071 Россия \*e-mail: morozovn33@gmail.com

**DOI:** 10.31857/S0044513421020252

26 июня 2020 г. на 82 году скоропостижно, неожиданно для коллег и друзей ушел из жизни Людвик Томялойц, профессор Вроцлавского университета, известный орнитолог, эколог и деятель охраны природы, инициатор создания и первый председатель Фаунистической орнитологической комиссии в Польше, один из основателей Европейского союза орнитологов, автор и соавтор целого ряда статей и книг, ставших классикой (рис. 1).

Людвик родился 1 января 1939 г. в селе Михалкони, находившемся в то время на территории Польши. После войны этот район был присоединен к Советской Белоруссии (в настоящее время — Гродненская обл. Беларуси). Когда начался передел земель, и стало ясно, что эта территория войдет в состав СССР, часть местного населения, в основном те, кто говорил на белорусском языке, осталась, а другая сохранила польское гражданство и была вынуждена уехать из родных мест. Отец Людвика принял непростое, тем более для крестьянина, решение: семья бросила дом и переехала на послевоенную территорию Польши.

Школьные годы Людвика прошли на севере, а студенческие — на юго-западе страны, во Вроцлаве. Еще школьником он увлекся наблюдениями за птицами. Вся его профессиональная жизнь связана с Вроцлавским университетом. Людвик окончил его в 1961 г. Научная деятельность началась с увлечения "городской тематикой", которое сохранялось до конца жизни. В 1968 г. он защитил первую докторскую (аналог нашей кандидатской) диссертацию, в которой проанализировал структуру населения птиц г. Легница и его окрестностей (см. Tomiałojć, 1970), в 1979 г. – вторую, посвященную влиянию хищничества на городские и природные популяции вяхиря (см. Тоmiałojć, 1976, 1978, 1980, 1980b). В 1987 г. ему было присвоено звание профессора.

Людвика интересовали закономерности формирования фауны и населения птиц урболандшафтов, особенно процесс образования специфических городских популяций (синурбизация), в первую очередь у дендрофильных видов (То-miałojć, 1976, 1978, 1980b, 1982, 1985a, 1985b, 1994, 1998, 1999, 2017a), и роль ценотических факторов

в структурировании локальных популяций и сообществ птиц городских лесных массивов и парков (Tomiałojć, 1970; 1978, 1998, 1999, 2007, 2011, 2012; Tomiałojć, Profus, 1977). Он обосновал гипотезу (в англоязычной литературе известную как "safe zones/habitat hypothesis" или "predatory relaxation", cm. Gering, Blair, 1999; Fischer et al.. 2012), согласно которой одной из основных причин формирования повышенных плотностей гнездования у целого ряда видов птиц (вяхиря, черного дрозда и др.) на озелененных территориях городов Западной и Центральной Европы, по сравнению с сельскими и природными ландшафтами, является ослабленный прессинг хищников (Tomiałojć, 1978, 1980, 1980b, 1982, 1994, 1998, 1999, 2007, 2012). Состав аборигенных видов хищников в городах зачастую обеднен, а "домашние" хищные животные уступают им в "эффективности" давления на популяции жертв. Вероятно, городским популяциям видов-жертв на протяжении многих поколений были свойственны повышенная продуктивность размножения и выживаемость взрослых особей. В результате там, где позволяла экологическая емкость городских биотопов. формировалась "сверхвысокая" плотность населения (Тотіа гојс, 1982). Лишь после успешного освоения городов некоторыми видами врановых, куньих и другими хищниками потери у видов-жертв существенно возросли. Л. Томялойц подчеркивал, что без учета истории развития событий в конкретных городах результаты кратковременных исследований вряд ли могут быть истолкованы корректно, тем более, если при анализе они механически объединяются с аналогичными данными из других городов и регионов (Tomiałojć, 1994, 1998, 2012).

Сравнение контрастирующих объектов нередко становится ключом к пониманию общих закономерностей. Неудивительно, что со временем Л. Томялойц обратился к изучению структуры и динамики населения гнездящихся птиц лесных сообществ, в наименьшей степени затронутых деятельностью человека. Он был одним из инициаторов и до 2002 г. постоянным участником уникального, по продолжительности и преемственности, цикла коллективных исследований на



Рис. 1. Профессор Л. Томялойц, конец 1990-х или начало 2000-х гг.

постоянных пробных площадях в Беловежском национальном парке в Восточной Польше. Эти работы были начаты в 1975 г. (Tomiałojć et al., 1977, 1984) и продолжаются его коллегами в настоящее время (Wesołowski et al., 2015). Их цель анализ структуры и динамики населения гнездящихся птиц, популяционной экологии отдельных видов и межвидовых отношений в заповедных старовозрастных лесах. Полевой работе в таких условиях присущ особый "колорит". Например, для проверки высоко расположенных гнезд даже при наличии лестницы часто приходится лазить по "голым" участкам стволов на большой высоте с помощью закрепленных на ногах металлических "когтей". Проф. Томялойц занимался этим, мягко говоря, небезопасным делом до 60-летнего возраста, причем до 50 лет — регулярно.

Л. Томялойц и его коллеги пришли к заключению, что многовидовые группировки птиц, гнездящихся в разных типах старовозрастных, близких к климаксному состоянию лесов Беловежского национального парка, могут рассматриваться как единое сообщество птиц. Его видовой состав, соотношение численностей видов на протяжении последних десятилетий были в целом довольно стабильны, несмотря на наличие достоверных трендов численности у многих фоновых видов (преобладали положительные тренды) и сообще-

ства в целом (с 1985 по 2001 гг. – положительный тренд, с 2001 по 2014 гг. – более плавный отрицательный) (Tomiałojć et al., 1984; Tomiałojć, Wesołowski, 1994, 1996, 2004; Wesołowski, Tomiałojć, 1997; Wesołowski et al., 2002, 2015). Альфа-разнообразие высокое. Однако организация населения птиц не соответствует "макартуровской конкурентной парадигме" (см. Wiens, 1989), представлению о насыщенности и равновесном состоянии (Tomiałojć et al., 1984; Tomiałojć, Wesołowski, 1990, 2005; Wesołowski, Tomiałojć, 1995, 1997 и др.). Основные ресурсы (корма, места для устройства гнезд, например дупла естественного происхождения) имеются в избытке. У экологически схожих и близкородственных видов птиц нередко наблюдаются параллельные, а не компенсаторные изменения численности по годам. У целого ряда фоновых видов плотность гнездования в Беловежском национальном парке ниже, а гнездовые территории больше, чем в островных лесах и лесопарках трансформированных ландшафтов (Tomiałojć et al., 1984; Wesołowski et al., 1987; Tomiałojć, 1993; Tomiałojć, Wesołowski, 1990, 1994, 2004, 2005; Wesołowski, Tomiałojć, 1995; Wesołowski, 2007). Людвик и его коллеги высказали мнение, что одной из основных причин этих различий является высокий, точнее нормальный пресс хищничества в Беловежском национальном парке вследствие высокого разнообразия (почти полного "комплекта") и внушительной численности ключевых вилов аборигенных хишников (Tomiałojć et al., 1984; Wesołowski et al., 1987; Tomiałojć, 1993, 1994, 2012a; Wesołowski, Tomiałojć, 1995, 2005 и др.). Из-за этого у многих видов-жертв успешность размножения, хотя и широко варьирует по годам, в среднем здесь ниже, чем во вторичных лесах (Wesołowski, Tomiałojć, 1995; Tomiałojć, Wesołowski, 2005). Вместе с тем, на примере дубоноса в Беловежском национальном парке Людвик показал, что в локальном масштабе высокая плотность гнездования может поддерживаться из года в год, несмотря на очень высокие гнездовые потери вида из-за хищничества (Тотіаłојć, 2005, 2012а).

Людвик также указывал на меридиональный градиент видового богатства дендрофильных птиц между "Западом" и "Востоком" Европы, который обусловлен, по всей видимости, различиями в антропогенной нагрузке (Tomiałojć, 2000; см. также Angelstam et al., 1997). В более трансформированных ландшафтах Западной Европы видовое богатство лесных птиц ниже из-за исчезновения некоторых, преимущественно крупных и чувствительных к фактору беспокойства, видов.

Л. Томялойц опубликовал целый ряд критических статей, посвященных методам учета гнездящихся птиц (Tomiałojć, 1974, 1980a, 1983, 1985, 1992, 2004, 2013, 2016; Dyrcz, Tomiałojć, 1974; Tomiałojć, Lontkowski, 1989; Tomiałojć, Verner, 1990 и др.). Если говорить о локальных исследованиях, он был приверженцем многоразового картирования гнездовых территорий/гнезд на постоянных пробных площадях. Он выступал против формализации, которая все чаще проявлялась в практике применения площадочных учетов в мониторинговых программах ряда стран. Людвик обосновал так называемый "комбинированный вариант" этого метода, который подразумевает увеличение продолжительности каждого посещения площадки, активную "охоту" наблюдателей за случаями одновременного пения конспецифичных самцов, поиски гнезд "трудных" видов и более осмысленное отношение к интерпретации видовых карт, максимально учитывающее особенности биологии видов (Tomiałojć, 1980a; Tomiałojć, Lontkowski, 1989; Tomiałojć, 2004). Однако он считал, что и результаты, полученные с применением комбинированного варианта учета, желательно верифицировать и корректировать в дальнейшем, по мере проведения более детальных популяционных исследований, как это делалось в Беловежском национальном парке (Tomiałojć, 1980a, 1993, 2004, 2005; Wesołowski, Tomiałojć, 1986; Wesołowski, 1987; Wesołowski et al., 1987; Tomiałojć, Lontkowski, 1989; Tomiałojć, Wesołowski, 1990; Walankiewicz et al., 1997 и др.). Людвик активно участвовал в работе Международного комитета

по учетам птиц (IBCC), в том числе в качестве секретаря этой организации.

Концептуальное мышление Л. Томялойца отнюдь не мешало его увлечению фаунистикой (Dyrcz et al., 1972; Tomiałojć, 1995, 2001, 2017; Głowaciński, Tomiałojć, 2016 и др.) и работе над орнитологическими сводками. Он автор трех изданий сводки по птицам Польши (Tomiałoić. 1972, 1990; Tomiałojć, Stawarczyk, 2003), последнее из которых, подготовленное в соавторстве с Т. Ставарчиком, содержит видовые очерки и на польском, и, в краткой форме, на английском языках. Он внес большой вклад в подготовку капитальной сводки по птицам Центральной Европы (Handbuch ..., 1971–1997): не только был автором некоторых видовых очерков, но и предоставил много других, оригинальных, неопубликованных данных, а также перевел для редакторов этого издания целый ряд публикаций, написанных на польском, русском и еще некоторых недоступных для них языках. Значительным было участие Л. Томялойца и в подготовке англоязычной сводки "Птицы Западной Палеарктики" (Handbook ..., 1977—1994), для которой он предоставил множество сведений по территории Польши. Следует также особо отметить книгу "Птицы в Европе: их природоохранный статус" (Tucker et al., 1994), над которой Людвик работал и как член авторского коллектива, и как соредактор. В Атласе гнездящихся птиц Европы (The EBCC Atlas ..., 1997) им написаны очерки по певчему и черному дроздам (второй очерк — в соавторстве). Его последняя книга, сводка по птицам г. Вроцлава/Бреслау за 200-летний период их изучения, подготовленная в соавторстве с еще тремя специалистами, была издана за несколько месяцев до смерти ученого (Tomiałojć et al., 2020).

Как большинство зоологов, Л. Томялойц любил путешествовать. Он проводил наблюдения, участвовал в полевых исследованиях во многих странах Европы (в том числе в Испании, Великобритании, Франции, Беларуси), в России и Калифорнии, что нашло отражение в ряде его публикаций (Tomiałojć, 1978, 1998; Purroy et al., 1984). Был участником Международных орнитологических конгрессов в Берлине (1978 г.), Москве (1982 г.), Оттаве (1986 г.) и Крайстчерче в Новой Зеландии (1990 г.). В последние два десятилетия Людвик несколько раз приезжал в Россию. Его интересовали московские лесопарки (особенно понравился Измайловский) и результаты программы "Птицы Москвы и Подмосковья", действующей при Зоологическом музее МГУ, лесные ландшафты вдали от городов, заповедники и заповедное дело, влияние деятельности человека на формирование русел и пойм рек. В 2004 г. он побывал в Приокско-Террасном и Центрально-Лесном заповедниках, в 2006 г. – в Центрально-Лесном и Окском заповедниках, в Мантуровском



**Рис. 2.** На стационаре ИПЭЭ РАН "Мирное" в Туруханском районе Красноярского края, июнь 2012 г. Слева направо: Л. Томялойц, Е.Ю. Демидова, Н. Мельник, А.И. Панаиотиди, О.В. Бурский.

р-не Костромской области и на Звенигородской биостанции МГУ (где выступил с докладом), в 2012 г. — на стационаре ИПЭЭ РАН "Мирное" в Туруханском р-не Красноярского края (рис. 2).

Как всякому ученому, Людвику было приятно, важно признание его достижений и заслуг в науке, но вместе с тем он относился к себе без излишней серьезности, а это дано не каждому. И уж тем более не страдал "манией величия", был чрезвычайно доступен и прост в общении, легко находил общий язык с самыми разными по возрасту и социальному положению людьми. Мне запомнилось, как он иронизировал над "дефилированием" и выражением лица одного очень известного зарубежного ученого, слишком уж любовавшегося собой как настоящим ученым.

Доброта и мягкость, готовность к поиску компромиссов сочетались в Людвике с принципиальностью и упорством, которые ярко проявились в его деятельности по охране природы. Особенно — в страстной борьбе за неприкосновенность Беловежских лесов, которую он и его коллеги, в первую очередь проф. Т. Весоловский, ведут на протяжении нескольких десятилетий. Именно эти качества и глубокая озабоченность состоянием окружающей среды, в конце концов, привели Людвика в Партию Зеленых Польши, хотя прежде он, по собственному признанию, сторонился политических движений. В 2003 г. Людвик стал первым председателем Польского комитета Меж-

дународного союза охраны природы (IUCN). Надо сказать, что ему оказались очень близки взгляды Ф.Р. Штильмарка (1996, 2006). Понимая, как никто другой, важность экологического просвещения, в том числе осуществляемого на базе особо охраняемых природных территорий, Л. Томялойц вместе с тем был сторонником максимальной их заповедности (как национального достояния и эталона для проведения научных исследований), даже когда дело касалось регламентированного экотуризма. Изначальная концепция заповедания (в СССР сначала вроде бы реализованная, а затем не раз грубо попиравшаяся), в том числе ее мировоззренческие основы, были гораздо ближе Людвику, чем концепция национального парка "для широкого посещения и активного отдыха". Он публично выступал против внедрения ГМО в сельское и лесное хозяйства до тех пор, пока не будут получены убедительные доказательства их безвредности для здоровья человека и для дикой природы (например, Tomiałojć, 2006). Негодовал по поводу лоббирования коммерческих интересов в этой области.

Интересы Л. Томялойца отнюдь не ограничивались биологией и охраной природы. Его чрезвычайно беспокоили некоторые социально-экономические проблемы, особенно связанные с перенаселенностью и низким уровнем жизни, высокая безработица среди молодых людей (и вызванная ею эмиграция из Польши), отношения человеческого общества и природы, вопросы

культуры и чрезмерного вмешательства церкви в светскую жизнь (не был религиозным).

Людвик был эмоциональным человеком, тонко воспринимал поэзию и музыку. Однажды (в московском метро) стал наизусть декламировать мне "Евгения Онегина", которого, кажется, помнил целиком. Очень любил "Снова замерло все до рассвета" и некоторые бардовские песни, особенно любовную лирику А.А. Суханова и песню "Дракон" в его исполнении.

Л. Томялойц был подлинным рыцарем и романтиком науки. Если воспользоваться метафорой В.В. Набокова (в романе "Пнин") о том, что среди ученых встречаются дифференциалы и интегралы, Людвик, вне всякого сомнения, принадлежал ко второй категории. Можно соглашаться или не соглашаться с мнением о том, что уходить из жизни лучше внезапно. Но когда уходит столь яркая личность, человек, полный энергии и творческих планов, независимо от его возраста, это воспринимается как горькая несправедливость.

Светлая ему память.

Автор признателен проф. Т. Весоловскому за предоставленные биографические сведения и фотографии, Х. Грооту Куркампу и Е.Ю. Демидовой — за уточнение ряда сведений.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- *Штильмарк Ф.Р.*, 1996. Историография российских заповедников (1895—1995). М.: ТОО "Логата". 340 с.
- Штильмарк Ф.Р., 2006. Отчет о прожитом (записки эколога-охотоведа). М.: Логата. 528 с.
- Angelstam P.K., Anufriev V.M., Balciauskas L., Blagovidov A.K., Borgergård S.-O., Hodge S.J., Majewski P., Ponomorenko S.V., Shvarts E.A., Tishkov A.A., Tomiałojć L., Wesołowski T., 1997. Biodiversity and sustainable forestry in European forests how West and East can learn from each other // Wildlife Society Bulletin. V. 25. № 1. P. 38–48.
- Dyrcz A., Tomiałojć J., 1974. Application of the mapping method in the marshland habitats // Acta Ornithologica. V. 14. № 25. P. 348–353.
- Dyrcz A., Okulewicz J., Tomiałojć L., Witkowski J., 1972. Ornitofauna lęgowa Bagien Biebrzańskich i terenów przyległych [Breeding avifauna of the Biebrza Marshes and adjacent territories] // Acta Ornithologica. V. 13. № 10. Р. 343—422. (подробные резюме на русском и английском)
- Fischer J.D., Cleeton S.H., Lyons T.P., Miller J.R., 2012. Urbanization and the predation paradox: the role of trophic dynamics in structuring vertebrate communities // BioScience. V. 62. № 9. P. 809—818.
- Gering J.C., Blair R.B., 1999. Predation on artificial bird nests along an urban gradient: predatory risk or relaxation in urban environments? // Ecography. V. 22. № 5. P. 532–541.
- *Głowaciński Z., Tomiałojć L.*, 2016. Long-term changes in the Polish breeding avifauna winner and loser species, 1851–2010 // Vogelwelt. B. 136. S. 225–239.

- Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa. The Birds of the Western Palearctic, 1977–1994. Volumes 1–9. S. Cramp, K.E.L. Simmons, C.M. Perrins (eds). Oxford: Oxford University Press.
- Handbuch der Vögel Mitteleuropas, 1971–1997. Bänden 4–14. U.N. Glutz von Blotzheim, K.M. Bauer, E. Bezzel (eds). Wiesbaden: AULA-Verlag.
- Purroy F.J., Rodero M., Tomiałojć L., 1984. The ecology of woodpigeons Columba palumbus wintering on the Iberian Peninsula // Acta Ornithologica. V. 20. № 2. P. 111– 146
- The EBCC Atlas of European Breeding Birds: Their Distribution and Abundance, 1997. E.J.M. Hagemeijer, M.J. Blair (eds). London: T & A D Poyser. 903 p.
- *Tomiałojć L.*, 1970. Badania ilościowe nad synantropijną awifauną Legnicy i okolic // Acta Ornithologica. V. 12. № 9. Р. 293—392. (подробные резюме на русском и английском)
- Tomiałojć L., 1972. Ptaki Polski: Wykaz Gatunków i Rozmieszczenie. Warszawa: Państwowe Wydawnictwo Naukowe. 303 s.
- Tomiałojć L., 1974. The influence of the breeding losses on the results of censusing birds // Acta Ornithologica. V. 14. № 29. P. 386–393.
- *Tomiałojć L.*, 1976. The urban population of Woodpigeon *Columba palumbus* Linnaeus, 1758, in Europe its origin, increase and distribution // Acta Zoologica Cracoviensia. V. 21. № 18. P. 585–631.
- Tomiałojć L., 1978. The influence of predators on breeding Woodpigeons in London parks // Bird Study. V. 25. № 1. P. 2–10.
- Tomiałojć L., 1980. Breeding success and production of young in urban and rural Woodpigeons in Silesia // Acta XVII Congressus Internationalis Ornithologici, Berlin, 5–11.VI.1978. V. 2. Berlin: Deutsche Ornithologen-Gesellschaft. P. 1311–1315.
- *Tomiałojć L.*, 1980a. The combined version of the mapping method // H. Oelke (ed.). Bird Census Work and Nature Conservation. Proc. VI Intern. Conf. Bird Census Work. Göttingen. P. 92–106.
- *Tomiałojć L.*, 1980b. The impact of predation on urban and rural Woodpigeon [*Columba palumbus* (L.)] populations // Polish Ecological Studies. V. 5. № 4. P. 141–220.
- Tomiałojć L., 1982. Synurbanization of birds and the preypredator relations // M. Luniak, B. Pisarski (eds). Animals in Urban Environment. Wrocław: Zaklad Narodowy im. Ossolinskich—Wydawnictwo. P. 131–139.
- Tomiałojć L., 1983. On the census accuracy in the line transect // F.J. Purroy (ed.). Bird Census and Mediterranean Landscape. Proc. VII Intern. Conf. Bird Census Work. Leon: University of Leon. P. 13–17.
- Tomiałojć L., 1985. Plot size as a source of bias in bird density estimations an empirical test // K. Taylor,
   R.J. Fuller, P.C. Lack (eds). Bird Census and Atlas Studies. Tring: BTO. P. 87–90.
- Tomiałojć L., 1985a. Urbanization // B. Campbell, E. Lack (eds). A Dictionary of Birds. Calton: T & A D Poyser. P. 616–617.
- Tomiałojć L., 1985b. Urbanization as a test of adaptive potentials in birds // Ilyichev V. D., Gavrilov V. M. (eds). Acta XVIII Congressus Internationalis Ornithologici,

- Moscow, August 16–24, 1982. V. 2. Moscow: Nauka. P. 608–614.
- Tomiałojć L., 1990. Ptaki Polski Rozmieszczenie i Liczebność. Warszawa: Państwowe Wydawnictwo Naukowe, 464 s.
- Tomiałojć L., 1992. Czy wyniki z metody kartograficznej są porównywalne pomiedzy oddzielnie pracującymi, niedowiadczonymi obserwatorami? [Are the mapping technique results comparable between the inexperienced persons working in isolation?] // Notatki Ornitologiczne. T. 33. № 1–2. S. 131–139. (резюме на английском)
- Tomiałojć L., 1993. Breeding ecology of the Blackbird Turdus merula studied in the primaeval forest of Białowieża (Poland). Part 1. Breeding numbers, distribution and nest sites // Acta Ornithologica. V. 27. № 2. P. 131–157.
- Tomiałojć L., 1994 (1995). Breeding ecology of the Blackbird *Turdus merula* studied in the primaeval forest of Białowieża (Poland). Part 2. Reproduction and mortality // Acta Ornithologica. V. 29. № 2. P. 101–121.
- Tomiałojć L., 1995. The birds of the Białowieża Forest additional data and summary // Acta Zoologica Cracoviensia. V. 38. № 3. P. 363–397.
- *Tomiałojć L.*, 1998. Breeding bird densities in some urban versus non-urban habitats: the Dijon case // Acta Ornithologica. V. 33. № 3–4. P. 159–171.
- Tomiałojć L., 1999. A long-term study of changing predation impact on breeding woodpigeons // D.P. Cowand, C.J. Feare (eds). Advances in Vertebrate Pest Management. Furth: Filander Verlag. P. 205–218.
- Tomiałojć L., 2000. An East-West gradient in the breeding distribution and species richness of the European woodland avifauna // Acta Ornithologica. V. 35. № 1. P. 3–17.
- Tomiałojć L., 2001. Ptaki (Aves) // J. Gutowski, B. Jaroszewicz (red.). Katalog fauny Puszczy Białowieskiej. Warszawa: IBL. P. 315–325.
- Tomiałojć L., 2004. Accuracy of the mapping technique for a dense breeding population of the Hawfinch Coccothraustes coccothraustes in a deciduous forest // Acta Ornithologica. V. 39. № 1. P. 67–74.
- Tomiałojć L., 2005. Distribution, breeding density and nest sites of Hawfinches Coccothraustes coccothraustes in the primeval forest of Białowieża National Park // Acta Ornithologica. V. 40. № 2. P. 127–138.
- Tomiałojć L., 2006. A need for a moratorium on the spread of GMO and GM-products across the Polish country-side and markets (Opinion of the Nature Conservation Committee of the Polish Academy of Sciences). Abstracts // Acta Biochimica Polonica. V. 55. Suppl. 1. P. 22–23.
- Tomiałojć L., 2007. Zmiany awifauny lęgowej w dwóch parkach Legnicy po 40 latach [Changes in the breeding avifauna of two urban parks of Legnica after 40 years] // Notatki Ornitologiczne. T. 48. S. 232—245. (резюме на английском)
- Tomiałojć L., 2011. Changes in breeding bird communities of two urban parks in Wrocław across 40 years (1970–2010): before and after colonization by important predators // Ornis Polonica. V. 52. № 1. P. 1–25.
- *Tomiałojć L.*, 2012. Changes in Tree Sparrow *Passer montanus* populations from urban parks // International Studies on Sparrows. V. 36. P. 4–17.

- Tomiałojć L., 2012a. Reproduction and population dynamics of Hawfinches Coccothraustes coccothraustes in the primeval forest of Białowieża National Park (NE Poland) // Acta Ornithologica. V. 47. № 1. P. 63–78.
- Tomiałojć L., 2013. Dlaczego z wyników względnych nie powinno się wyliczać zagęszczenia ptaków ani udziału procentowego w zespole? [Why the mapping data from the quick survey methods should not be used to calculate densities or percentage share in the community?] // Ornis Polonica. V. 54. № 4. Р. 279—292. (резюме на английском)
- *Tomiałojć L.*, 2016. Metoda kartograficzna a metoda szybkiego mapowania [Territory mapping technique versus quick mapping] // Ornis Polonica. V. 57. № 2. P. 148—154. (резюме на английском)
- Tomiałojć L., 2017. Awifauna lęgowa terenu zalewowego Odry pod Wrocławiem w ciągu 125 lat [Breeding avifauna of an Oder floodplain near Wrocław during the period of 125 years] // Chrońmy Przyrodę Ojczystą. Т. 73. № 2. Р. 83—100. (резюме на английском)
- *Tomiałojć L.*, 2017a. Human initiation of synurbic populations of waterfowl, raptors, pigeons and cage birds // E. Murgui, M. Hedblom (eds). Ecology and Conservation of Birds in Urban Environments. Cham, Switzerland: Springer. P. 271–286.
- *Tomiałojć L., Lontkowski J.*, 1989. A technique for censusing territorial song thrushes *Turdus philomelos* // Annales Zoologici Fennici. V. 26. № 3. P. 235–243.
- Tomiałojć L., Profus P., 1977. Comparative analysis of breeding bird communities in two parks of Wrocław and in an adjacent Querco-Carpinetum forest // Acta Ornithologica. V. 16. № 4. P. 117–177.
- *Tomiałojć L., Stawarczyk T.*, 2003. Awifauna Polski. Rozmieszczenie, Liczebność i Zmiany. Wrocław: PTPP "pro Natura". 870 s.
- Tomiałojć L., Verner J., 1990. Do point counting and spot mapping produce equivalent estimates of bird densities? // Auk. V. 107. № 2. P. 447–450.
- Tomiałojć L., Wesołowski T., 1990. Bird communities of the primaeval temperate forest of Białowieża, Poland // A. Keast (ed.). Biogeography and Ecology of Forest Bird Communities. The Hague: SPB Academic Publishing bv. P. 141–165.
- Tomiałojć L., Wesołowski T., 1994. Die Stabilität von Vogelgemeinschaft in einem Urwald der gemässigten Zone: Ergebnisse einer 15jährigen Studie aus dem Nationalpark von Białowieża (Polen) // Ornithologische Beobachter. B. 91. № 2. S. 73–110.
- Tomiałojć L., Wesołowski T., 1996. Structure of a primaeval forest bird community during 1970s and 1990s (Białowieża National Park, Poland) // Acta Ornithologica. V. 31. № 2. P. 133–154.
- Tomiałojć L., Wesołowski T., 2004. Diversity of the Białowieża Forest avifauna in space and time // Journal of Ornithology. V. 145. № 2. P. 81–92.
- Tomiałojć L., Wesołowski T., 2005. The avifauna of Białowieża Forest: a window into the past // British Birds. V. 98. № 4. P. 174–193.
- Tomiałojć L., Walankiewicz W., Wesołowski T., 1977. Methods and preliminary results of the bird census work in primaeval forest of Białowieża National Park // Polish Ecological Studies. V. 3. № 4. P. 215–223.

- Tomiałojć L., Wesołowski T., Walankiewicz W., 1984. Breeding bird communities of primaeval temperate forest (Białowieża National Park, Poland) // Acta Ornithologica. V. 20. № 3. P. 241–310.
- Tomiałojć L., Orłowski G., Czapulak A., Jakubiec Z., 2020. Ptaki Wrocławia w okresie 200 lat. Wrocław: PTPP "pro Natura". 479 s.
- Tucker G.M., Heath M.F., Tomiałojć L., Grimmett R.F.A. (eds), 1994. Birds in Europe: Their Conservation Status. Cambridge: BirdLife International. 600 p.
- Walankiewicz W., Czeszczewik D., Mitrus C., Szymura A., 1997. How the territory mapping technique reflects yearly fluctuations in the Collared Flycatcher Ficedula albicollis numbers? // Acta Ornithologica. V. 32. № 2. 201–207.
- Wesołowski T., 1987. Polygyny in three temperate forest passerines (with a critical reevaluation of hypotheses for the evolution of polygyny) // Acta Ornithologica. V. 23. № 2. P. 273–302.
- *Wesołowski T.*, 2007. Primeval conditions what can we learn from them? // Ibis. V. 149. Suppl. 2. P. 64–77.
- Wesołowski T., Tomiałojć L., 1986. The breeding ecology of woodpeckers in a temperate primaeval forest − preliminary data // Acta Ornithologica. V. 22. № 1. P. 1–21.
- *Wesołowski T., Tomiałojć L.*, 1995. Ornithologische Untersuchungen im Urwald von Białowieża eine Übersicht // Ornithologische Beobachter. B. 92. S. 111–146.

- Wesołowski T., Tomiałojć L., 1997. Breeding bird dynamics in a primaeval temperate forest: long-term trends in Białowieża National Park (Poland) // Ecography. V. 20. № 5. P. 432–453.
- Wesołowski T., Tomiałojć L., 2005. Nest sites, nest depredation, and productivity of avian broods in a primeval temperate forest: do the generalisations hold? // Journal of Avian Biology. V. 36. № 5. P. 361–367.
- Wesołowski T., Czeszczewik D., Hebda G., Maziarz M., Mitrus C., Rowiński P., 2015. 40 years of breeding bird community dynamics in a primeval temperate forest (Białowieża National Park, Poland) // Acta Ornithologica. V. 50. № 1. P. 95–120.
- Wesołowski T., Tomiałojć L., Mitrus C., Rowiński P., Czeszczewik D., 2002. The breeding bird community of a primaeval temperate forest (Białowieża National Park, Poland) at the end of the 20th century // Acta Ornithologica. V. 37. № 1. P. 27–45.
- Wesołowski T., Tomiałojć L., Stawarczyk T., 1987. Why low numbers of Parus major in Białowieża Forest removal experiments // Acta Ornithologica. V. 23. № 2. P. 303—316.
- Wiens J.A., 1989. The Ecology of Bird Communities. V. 1. Foundations and Patterns. Cambridge: Cambridge University Press. 539 p.