

Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК



ДАЛЬНЕВОСТОЧНОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

БИОТА и СРЕДА

ПРИРОДНЫХ ТЕРРИТОРИЙ

12(1)
2024

ISSN 2782-1978

ISSN 2782–1978

БИОТА И СРЕДА ПРИРОДНЫХ ТЕРРИТОРИЙ

НАУЧНЫЙ РЕЦЕНЗИРУЕМЫЙ ЖУРНАЛ

2024, Т. 12, № 1

Журнал основан в 2011 г., регулярно издаётся с 2014 г. В 2014–2017 гг. именовался «Биота и среда заповедников Дальнего Востока» (ISSN 2227-149X); в 2018–2020 гг. – «Биота и среда заповедных территорий» (ISSN 2618-6764).

Учредители: ФГБУ «Дальневосточное отделение Российской академии наук» (ДВО РАН) и ФГБУН «Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии» Дальневосточного отделения Российской академии наук (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН).

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

Главный редактор – В. В. Богатов, академик РАН, д-р биол. наук, ДВО РАН, Владивосток

Заместитель главного редактора – А. А. Гончаров, член-корреспондент РАН, д-р биол. наук, ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, Владивосток

Заместитель главного редактора (ответственный редактор) – Л. А. Прозорова, канд. биол. наук, ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, Владивосток

Российские члены редколлегии:

Ш. Р. Абдуллин, д-р биол. наук, ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, Владивосток

В. Ю. Баркалов, д-р биол. наук, ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, Владивосток

Е. А. Беляев, д-р биол. наук, ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, Владивосток

А. В. Богачева, д-р биол. наук, ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, Владивосток

Л. Я. Боркин, канд. биол. наук, ЗИН РАН, Санкт-Петербург

М. Л. Бурдуковский, канд. биол. наук, ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, Владивосток

Е. А. Жарикова, канд. биол. наук, ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, Владивосток

И. В. Картавцева, д-р биол. наук, ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, Владивосток

В. М. Локтионов, канд. биол. наук, ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, Владивосток

М. В. Павленко, канд. биол. наук, ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, Владивосток

Н. Г. Разжигаева, д-р геогр. наук, ТИГ ДВО РАН, Владивосток

Т. Я. Ситникова, д-р биол. наук, ЛИН СО РАН, Иркутск

С. Г. Сурмач, ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, Владивосток

Р. С. Сурмач (редактор английского языка), ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, Владивосток

Н. К. Христофорова, д-р биол. наук, ДВФУ, ТИГ ДВО РАН, Владивосток

В. Ю. Цыганков, д-р биол. наук, ДВФУ, Владивосток

Г. Н. Челомина, д-р биол. наук, ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, Владивосток

М. В. Черепанова, канд. геол.-минерал. наук, ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, Владивосток

Е. Н. Чернова, канд. биол. наук, ТИГ ДВО РАН, ДВФУ, Владивосток

С. А. Шабалин, канд. биол. наук, ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, Владивосток

В. М. Шулькин, д-р геогр. наук, ТИГ ДВО РАН, Владивосток

Д. Ю. Щербаков, д-р биол. наук, ИГУ, ЛИН СО РАН, Иркутск

В. В. Якубов, канд. биол. наук, ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, Владивосток

Иностранные члены редколлегии:

Ю. Мории, д-р наук (PhD), Университет Киото, Киото, Япония

Т. Накано, д-р наук (PhD), Университет Киото, Киото, Япония

С. Чива, д-р наук (DSc.), Университет Тохоку, Центр изучения Северо-Восточной Азии, Сендай, Япония

К. К. Нго, д-р наук (DSc.), Институт тропической биологии ВАНТ, Хошимин, Вьетнам

Т. Сайто, д-р наук (PhD), Университет им. Масарика, Брно, Чехия

Д. Слат, д-р наук (PhD), Общество охраны дикой природы (WCS), Нью-Йорк, США

ISSN 2782-1978

BIOTA and ENVIRONMENT of NATURAL AREAS

SCIENTIFIC PEER-REVIEWED JOURNAL

2024, vol. 12, no. 1

The journal was founded in 2011, began to be regularly published from 2014. In 2014–2017 the journal was named *Biodiversity and Environment of Far East Reserves* (ISSN 2227-149X); during 2018–2020 – *Biodiversity and Environment of Protected Areas* (ISSN 2618-6764).

Founders: Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences and Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences (FSCEATB FEB RAS).

EDITORIAL BOARD

Editor-in-Chief – Viktor V. Bogatov, Academician of the Russian Academy of Sciences, FSCEATB FEB RAS, Vladivostok

Deputy editor-in-chief – Andrey A. Gontcharov, Corresponding Member of the Russian Academy of Sciences, FSCEATB FEB RAS, Vladivostok

Deputy editor-in-chief (executive editor) – Larisa A. Prozorova, FSCEATB FEB RAS, Vladivostok

Russian members of the editorial board:

Shamil R. Abdullin, FSCEATB FEB RAS, Vladivostok

Vyacheslav Yu. Barkalov, FSCEATB FEB RAS, Vladivostok

Evgeny A. Beljaev, FSCEATB FEB RAS, Vladivostok

Anna V. Bogacheva, FSCEATB FEB RAS, Vladivostok

Leo J. Borkin, Zoological Institute RAS, St. Petersburg

Maksim L. Burdukovskii, FSCEATB FEB RAS, Vladivostok

Elena A. Zharikova, FSCEATB FEB RAS, Vladivostok

Irina V. Kartavtseva, FSCEATB FEB RAS, Vladivostok

Valery M. Loktionov, FSCEATB FEB RAS, Vladivostok

Marina V. Pavlenko, FSCEATB FEB RAS, Vladivostok

Nadezhda G. Razjigaeva, Pacific Geographical Institute FEB RAS, Vladivostok

Tatiana Ya. Sitnikova, Limnological Institute SB RAS, Irkutsk

Sergey G. Surmach, FSCEATB FEB RAS, Vladivostok

Rada S. Surmach, (editor of the English text), FSCEATB FEB RAS, Vladivostok

Nadezhda K. Khristoforova, Far Eastern Federal University, Pacific Geographical Institute FEB RAS, Vladivostok

Vasily Yu. Tsygankov, Far Eastern Federal University, Vladivostok

Galina N. Chelomina, FSCEATB FEB RAS, Vladivostok

Marina V. Cherepanova, FSCEATB FEB RAS, Vladivostok

Elena N. Chernova, Pacific Geographical Institute FEB RAS, Far Eastern Federal University, Vladivostok

Sergey A. Shabalin, FSCEATB FEB RAS, Vladivostok

Vladimir M. Shulkin, Pacific Geographical Institute FEB RAS, Vladivostok

Dmitry Yu. Sherbakov, Limnological Institute SB RAS, Irkutsk

Valentin V. Yakubov, FSCEATB FEB RAS, Vladivostok

Foreign members of the editorial board:

Yuta Morii, Kyoto University, Kyoto, Japan

Takafumi Nakano, Kyoto University, Kyoto, Japan

Satoshi Chiba, Tohoku University, Center for Northeast Asian Studies, Sendai, Japan

Xuan Quang Ngo, Institute of Tropical Biology VAST, Ho Chi Minh, Vietnam

Takumi Saito, Masaryk University, Brno, Czech Republic

Jonathan C. Slaght, Wildlife Conservation Society, New York, USA

© Дальневосточное отделение Российской академии наук, 2024

© ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, 2024



БИОТА И СРЕДА ПРИРОДНЫХ ТЕРРИТОРИЙ

2024, Т. 12, № 1

СОДЕРЖАНИЕ

ФЛОРА

- Бондаренко О. И., Евстигнеева Т. А., Аллагуватова Р. З., Жмеренецкий А. А., Утешер Т.** Реконструкция зональной растительности востока Азии в раннем эоцене 5
-

ФАУНА

- Копий В. Г.** Современное состояние и многолетние изменения таксоцена морских полихет Карадагского заповедника (Республика Крым, Российская Федерация) 22
-

ЭКОЛОГИЯ

- Гришин С. Ю., Белоусов А. Б., Белоусова М. Г., Перепёлкина П. А.** Воздействие пеплопада извержения вулкана Шивелуч (Камчатка, 11 апреля 2023 г.) на лесную растительность 39
-

ОБЗОРЫ

- Челомина Г. Н.** Геномика гибридов (краткий обзор) 56
-

ЭКСПЕДИЦИИ

- Боркин Л. Я.** Вторая Гархвальская экспедиция Санкт-Петербургского союза учёных (Западные Гималаи, Уттаракханд, Индия, май 2023 г.) 78

**BIOTA and
ENVIRONMENT of
NATURAL AREAS**

2024, VOL. 12, NO. 1



CONTENTS

FLORA

- Bondarenko O. V., Evstigneeva T. A., Allaguvatova R. Z., Zhmerenetsky A. A., Torsten U.** Reconstruction of zonal vegetation of East Asia in the early Eocene 5
-

FAUNA

- Kopiy V. G.** Current state and long-term changes in the taxocene of marine polychaetes of the Karadag Nature Reserve (Republic of Crimea, Russian Federation) 22
-

ECOLOGY

- Grishin S. Yu., Belousov A. B., Belousova M. G., Perepelkina P. A.** Impact of ash fallout of the 2023 Shiveluch volcano eruption (Kamchatka) on forest vegetation 39
-

REVIEWS

- Chelomina G. N.** Hybrid genomics (short review) 56
-

EXPEDITIONS

- Borkin L. J.** The Second Garhwal Expedition of the St. Petersburg Association of Scientists & Scholars (the Western Himalaya, Uttarakhand, India, May 2023) 78

Реконструкция зональной растительности востока Азии в раннем эоцене

Олеся Владимировна Бондаренко^{1✉}, Татьяна Анатольевна Евстигнеева¹,
Резеда Зинуровна Аллагуватова¹, Александр Александрович Жмеренецкий¹,
Торстен Утешер^{2,3}

¹Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО
РАН, Владивосток, 690022, Российская Федерация

²Зенкенбергский исследовательский институт и музей естественной истории,
Франкфурт-на-Майне, 60325, Германия,

³Институт наук о Земле, Университет Бонна, Бонн, 53115, Германия
✉ Автор-корреспондент, e-mail: laricioxylon@gmail.com

Получена 17 ноября 2023 г.; принята к публикации 29 февраля 2024 г.

Аннотация. Впервые для раннего эоцена востока Азии установлены унифицированные типы зональной растительности и прослежены их изменения с севера на юг. Реконструкция основана на анализе 48 палинофлор из раннеэоценовых местонахождений, расположенных между 75° и 19° с. ш., с использованием метода IPR (Integrated Plant Record). В результате получены количественные показатели относительных пропорций зональных компонентов растительности. Согласно нашим данным, по широтному градиенту в направлении с севера на юг наблюдается увеличение пропорции вечнозелёных растений и трав, но уменьшение хвойных и листопадных растений; изменений в пропорциях ксерофитных растений не обнаружено. Смешанный мезофитный лес являлся широко распространённым и доминирующим типом зональной растительности. В целом основные изменения растительных биомов демонстрируют плавную и слабо выраженную дифференциацию на две растительные зоны: смешанный мезофитный лес – севернее ~50° палеошироты, и более тёплые типы зональной растительности (широколиственный вечнозелёный лес и экотон между смешанным мезофитным и широколиственным вечнозелёным лесами), наряду со смешанным мезофитным лесом – южнее ~50° палеошироты. Полученные пространственные паттерны растительности согласуются с климатическими данными.

Ключевые слова: количественная реконструкция, компоненты растительности, типы растительности, широтная зональность.

Reconstruction of zonal vegetation of East Asia in the early Eocene

Olesia V. Bondarenko^{1✉}, Tatiyana A. Evstigneeva¹, Rezeda Z. Allaguvatova¹,
Aleksandr A. Zhmerenetsky¹, Torsten Utescher^{2,3}

¹Federal Research Center for Terrestrial Biodiversity of East Asia, Far Eastern Branch of the
Russian Academy of Sciences, Vladivostok, 690022, Russian Federation

²Senckenberg Research Institute and Natural History Museum, Frankfurt M., 60325, Germany,

³Institute for Geosciences, University of Bonn, Bonn, 53115, Germany

✉ Corresponding author, e-mail: laricioxylon@gmail.com

Received November 17, 2023; accepted February, 2024

Abstract. For the first time, unified types of zonal vegetation are established for the early Eocene in east of Asia and their changes in space are traced. The reconstruction is based on the analysis of 48 palynofloras from the early Eocene localities situated from 75 to 19° N using Integrated Plant Record (IPR) vegetation analysis. In the results, quantitative parameters of the relative proportions of vegetation components are obtained. According to our data, along the latitudinal gradient from north to south, there is an increase in evergreen plants and herbs, but a decrease in conifers and deciduous plants, and no changes in the proportions of xerophytic plants. Mixed mesophytic forest is a widespread and dominant type of zonal vegetation. In general, the main changes in plant biomes show a very shallow and weakly pronounced differentiation into two plant zones: mixed mesophytic forest, north of ~50° paleolatitude, and warmer types of zonal vegetation (broadleaved evergreen forest and an ecotone between mixed mesophytic and broadleaved evergreen forests),

in addition to mixed mesophytic forest, south of ~50° paleolatitude. The resulting spatial patterns of vegetation are consistent with climatic inferences.

Keywords: quantitative reconstruction, vegetation components, vegetation types, latitudinal zonation.

Введение

Растительность является наиболее значимым компонентом и неотъемлемой частью структурной и функциональной организации любой экосистемы, поэтому именно её изменения отражают экологическую ситуацию региона. В настоящее время растительный покров Азии представляет собой одно из интереснейших мировых явлений, как с точки зрения биологического разнообразия, так и с точки зрения организации экосистем. На этой территории, очень контрастной по топографии, климату и почве, растительность также весьма неоднородная – от тундры до влажных тропических и сезонных лесов. Более того, две крупные флористические области – Циркумбореальная и Восточноазиатская – граничат и частично перекрываются примерно по 50° с. ш. (Тахтаджян 1978; Крестов 2006). Изучение их взаимодействия во времени и пространстве позволит понять общие закономерности флорогенеза.

Флористические паттерны Северного полушария в палеогене описывали ранее (Ахметьев 2004; Wolfe 1985; Mai 1995; Sewall et al. 2000; Collinson, Hooker 2003), однако эти реконструкции были основаны на различных качественных методах и ограниченном количестве оцениваемых местонахождений ископаемых флор, но экстраполировались на большие территории. Например, Дж. А. Вольф (Wolfe 1985) использовал только 25 флор для палеоцена – раннего эоцена, при этом местонахождения в Азии вообще не рассматривались. Согласно большинству этих реконструкций тропическая растительность доходила почти до 60° палеошироты.

В недавнее время разработано несколько методов для реконструкции палеорастительности на основе большого количества ископаемых флор, направленных на стандартизацию процедуры, чтобы получить воспроизводимые и сопоставимые результаты, а также обеспечить пространственную интерполяцию растительного покрова. Например, был проделан количественный анализ данных о разнообразии функциональных типов растений на основе 145 опубликованных флор из глобально распространённых эоценовых местонахождений для выявления основных закономерностей растительности (Utescher, Mosbrugger 2007). Согласно этой реконструкции биомы имели зональное расположение. Однако в этой работе для всего эоцена были использованы лишь 27 азиатских флор, включая Центральную Азию. С применением 80 флор реконструирована структура эоценовой растительности в Китае (Li et al. 2022).

Обобщающие работы по палеорастительности Восточной Сибири и Дальнего Востока России (ДВР) до сих пор отсутствуют. Конечно, наряду с многочисленными таксономическими исследованиями, в литературе часто встречаются отдельные факты о растительности в прошлом, но чаще всего это только субъективные оценки, указывающие лишь на общий характер локальной растительности. Эти исследования дают лишь некоторое представление о региональной растительности и её эволюции, так как оперируют качественными характеристиками и учитывают только местные условия. Количественные данные для Восточной Сибири и ДВР до сих пор почти отсутствуют. В последнее время для некоторых регионов Восточной Сибири и ДВР были проведены единичные исследования, выявившие изменения растительности на протяжении палеогена (Bondarenko et al. 2019, 2022; Bondarenko, Utescher 2023b).

Таким образом, наши знания об эволюции растительности на востоке Азии в раннем эоцене все ещё фрагментарны и дискуссионны. Тем не менее подобные исследования необходимы для сравнения с результатами других моделей растительности.

Цель данного исследования – получить количественные показатели относительных пропорций компонентов растительности на основе палеоботанических данных с применением метода IPR (Integrated Plant Record), установить типы зональной растительности и проследить их изменение в пространстве для раннего эоцена на востоке Азии.

Материал и методы

Материалом для исследования послужили 48 палинофлор из континентальных отложений раннего эоцена востока Азии от 75 до 19° с. ш. (рис. 1). Таксономические списки составлены по работам В. Г. Варнавского с соавторами (1988), О. В. Гриненко с соавторами (1989), А. Ф. Фрадкиной (1995), Т. М. Кодрул (1999), Л. И. Фотьяновой с соавторами (2001),

Т. В. Кезиной (2005), Б. И. Павлюткина, Т. И. Петренко (2010) и Ч. Квана с соавторами (Quan et al. 2012a, b). Возраст вмещающих отложений принят в соответствии с комплексными региональными стратиграфическими схемами Восточной Сибири и ДВР: северо-востока России (Гриненко и др. 1997), Приамурья (Кезина 2005), Сахалина (Гладенков и др. 2002), Приморья (Павлюткин, Петренко 2010) и Китая (Quan et al. 2012a, b).

В нашем исследовании для реконструкции палеорастительности применён комплексный анализ растительности (Integrated Plant Record, IPR), предложенный для унифицированной оценки зональной растительности на основе палеоботанических данных (Kovar-Eder, Kvaček 2003). Для отражения ключевых экологических характеристик ископаемой флоры были предложены 13 основных таксономико-физиогномических групп (табл. 1), называемых компонентами (Teodoridis et al. 2011), включающих зональные, азональные типы растительности и проблематичные таксоны (элементы с неопределённым таксономико-физиогномическим родством), как обозначено в таблице 1.

Азональные компоненты и проблематичные таксоны мы исключили из последующих расчетов. Все близкородственные современные аналоги ископаемых таксонов каждой флоры отнесены нами к этим выделенным 13-ти компонентам (табл. 1). Далее для них рассчитывались относительные пропорции компонентов (рис. 2).

Пропорции компонентов BLD, BLE и SCL+LEG рассчитывались как соотношение одного из компонентов к сумме зональных древесных покрытосеменных, например:

$$\text{BLDprop} = \text{BLD}/(\text{BLD}+\text{BLE}+\text{SCL}+\text{LEG}+\text{ZONPALM}+\text{ARBFERN}) * 100\%$$

Мы дополнительно рассчитали относительную пропорцию компонента:

$$\text{CONIFprop} = \text{CONIF}/(\text{CONIF}+\text{BLD}+\text{BLE}+\text{SCL}+\text{LEG}+\text{ZONPALM}+\text{ARBFERN}) * 100\%$$

Пропорция компонента ZONALHERB рассчитывается как соотношение суммы зональных трав к сумме всех зональных компонентов, т. е.:

$$\text{ZONALHERBprop} = (\text{D-HERB}+\text{M-HERB})/(\text{CONIF}+\text{BLD}+\text{BLE}+\text{SCL}+\text{LEG}+\text{ZONPALM}+\text{ARBFERN}+\text{D-HERB}+\text{M-HERB})$$

На основании относительных пропорций компонентов выделены шесть зональных типов растительности, которые приведены в таблице 2 (Kovar-Eder, Kvaček

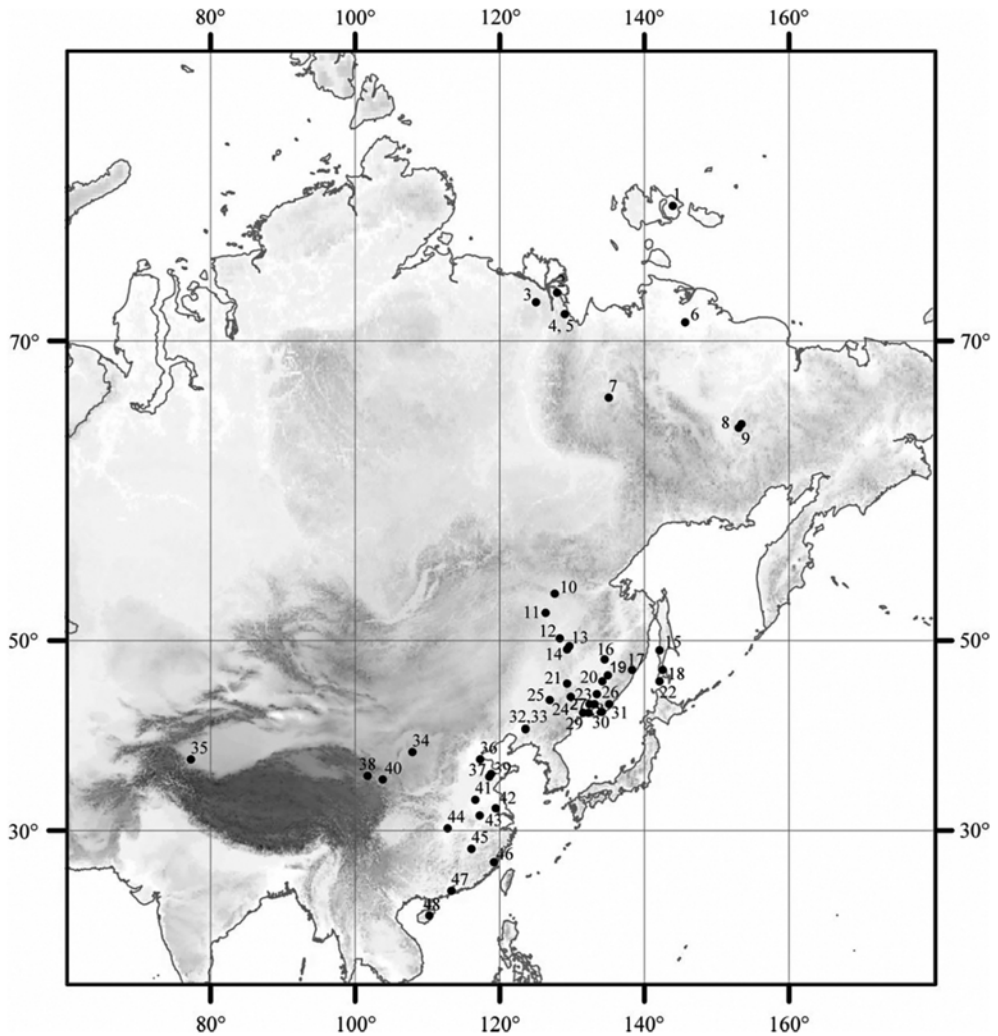


Рис. 1. Карта, показывающая расположение местонахождений раннеэоценовых палинофлор на востоке Азии.

1 – Новосибирские острова; 2 – Быковская протока; 3 – Кенгдей; 4, 5 – Кунга; 6 – озеро Тастах; 7 – Диринг-Юрюе; 8 – Шаманиха; 9 – Медвежьи озера; 10 – Снежнегорское; 11 – Ушумунский; 12 – Ерквотцы; 13 – Райчихинск; 14 – Свободное; 15 – Снежинка; 16 – Бирофельд; 17 – озеро Тони; 18 – Красноярка; 19 – Алчан; 20 – Бикин; 21 – Лучегорск; 22 – Крильон; 23 – Yilan; 24 – Крыловский; 25 – Hualin; 26 – Shulan; 27 – Реттиховка; 28 – Арсеньевка; 29 – Тавричанка; 30 – Смоляниново; 31 – ключ УГОЛЬНЫЙ; 32, 33 – Fushun; 34 – Etuoке; 35 – Shache; 36 – Huanghua; 37 – Changle; 38 – Xining; 39 – Wutu; 40 – Lanzhou; 41 – Luanchuan; 42 – Gaoyou; 43 – Hefei; 44 – Jianghai; 45 – Qingjiang; 46 – Donghai; 47 – Zhujiang 48 – Changchang.

Fig. 1. Map showing locations of the early Eocene palynofloras of east of Asia.

1: Novosibirskie Islands; 2: Bykovskaya Chanel; 3: Kengdei; 4, 5: Kunga; 6: Tastakh Lake; 7: Diring-Yuryue; 8: Shamanikha; 9: Medvezhie Lakes; 10: Snezhnegorskoe; 11: Ushumunskii; 12: Erkovtsy; 13: Raichikhinsk; 14: Svobodnoe; 15: Snezhinka; 16: Birofel'd; 17: Toni Lake; 18: Krasnoyarka; 19: Alchan; 20: Bikin; 21: Luchegorsk; 22: Crillon; 23: Yilan; 24: Krylovskii; 25: Hualin; 26: Shulan; 27: Rettikhovka; 28: Arsenievka; 29: Tavrichanka; 30: Smolyaninovo; 31: klyuch Ugil'nyi; 32, 33: Fushun; 34: Etuoке; 35: Shache; 36: Huanghua; 37: Changle; 38: Xining; 39: Wutu; 40: Lanzhou; 41: Luanchuan; 42: Gaoyou; 43: Hefei; 44: Jianghai; 45: Qingjiang; 46: Donghai; 47: Zhujiang; 48: Changchang.

Табл. 1. Отнесение к основным компонентам близкородственных современных аналогов ископаемых таксонов на примере раннеэоценовой палинофоры на р. Снежинка (Сахалин). Таксономический список приведен по Т. М. Кодрул (1999).

Table 1. Attribution to the main components of closely related modern analogs of fossil taxa using the example of the early Eocene palynoflora on the Snezhinka River (Sakhalin Island). The taxonomic list is given according to T. M. Kodrul (1999).

Ископаемый таксон Fossil taxon	Близкородственный современный аналог Nearest Living Relatives	Зональные компоненты Zonal components								Азональные компоненты Azonal components			Проблематичные таксоны Problematic taxa		
		CONIF	BLD	BLE	SCL	LEG	ZON PALM	ARB FERN	D-HERB	M-HERB	AZW	AZNW		AQU	
<i>Alnus</i> sp.	<i>Alnus</i> Mill.	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0	0
<i>Betula</i> sp.	<i>Betula</i> L.	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0	0
<i>Carya</i> sp.	<i>Carya</i> Nutt.	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Casuarina</i> sp.	<i>Casuarina</i> L.	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cedrus</i> sp.	<i>Cedrus</i> Trew	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Engelhardia</i> sp.	<i>Engelhardia</i> Lesch. ex Blume	0	0.5	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Interpollis</i> sp.	неизвестен	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Juglans</i> sp.	<i>Juglans</i> L.	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Myrica</i> sp.	<i>Myrica</i> L.	0	0.5	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Platanocarya</i> sp.	<i>Platanocarya</i> Siebold et Zucc.	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Podocarpus</i> sp.	<i>Podocarpus</i> L'Her. ex Pers.	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Quercus</i> sp.	<i>Quercus</i> L.	0	0.25	0.25	0.25	0	0	0	0	0	0.25	0	0	0	0
<i>Sequoia</i> sp.	<i>Sequoia sempervirens</i> (D. Don) Endl.	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Taxodium</i> sp.	<i>Taxodium</i> Rich.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Trema</i> sp.	<i>Trema</i> Lour.	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ulmoidesipites</i> sp.	Ulmaceae Mirb.	0	0.33	0	0.33	0	0	0	0	0	0.33	0	0	0	0
<i>Ulmus</i> sp.	<i>Ulmus</i> L.	0	0.33	0	0.33	0	0	0	0	0	0.33	0	0	0	0
<i>Zelkova</i> sp.	<i>Zelkova</i> Spach	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Всего: 18	*14.07	4	6.91	2.25	0.91	0	0	0	0	0	2.91	0	0	0	0

Компоненты: CONIF – хвойный; BLD – широколиственный листопадный; BLE – широколиственный вечнозеленый; SCL – широколиственный вечнозеленый; LEG – бобовоцветный; ZONPALM – зональные пальмы; ARBFERN – древовидные папоротники; D-HERB – ксерофитные травы; M-HERB – мезофитные травы; AZW – азональные древесный; AZNW – азональный недревесный; AQUA – водный; * – сумма зональных компонентов.

Components: CONIF: conifer; BLD: broadleaved deciduous; BLE: broadleaved evergreen; SCL: sclerophyllous; LEG: legume-like; ZONPALM: zonal palm; ARBFERN: arborescent fern; D-HERB: dry herbaceous; M-HERB: mesophytic herbaceous; AZW: azonal woody; AZNW: azonal non-woody; AQUA: aquatic; *: sum of zonal components.

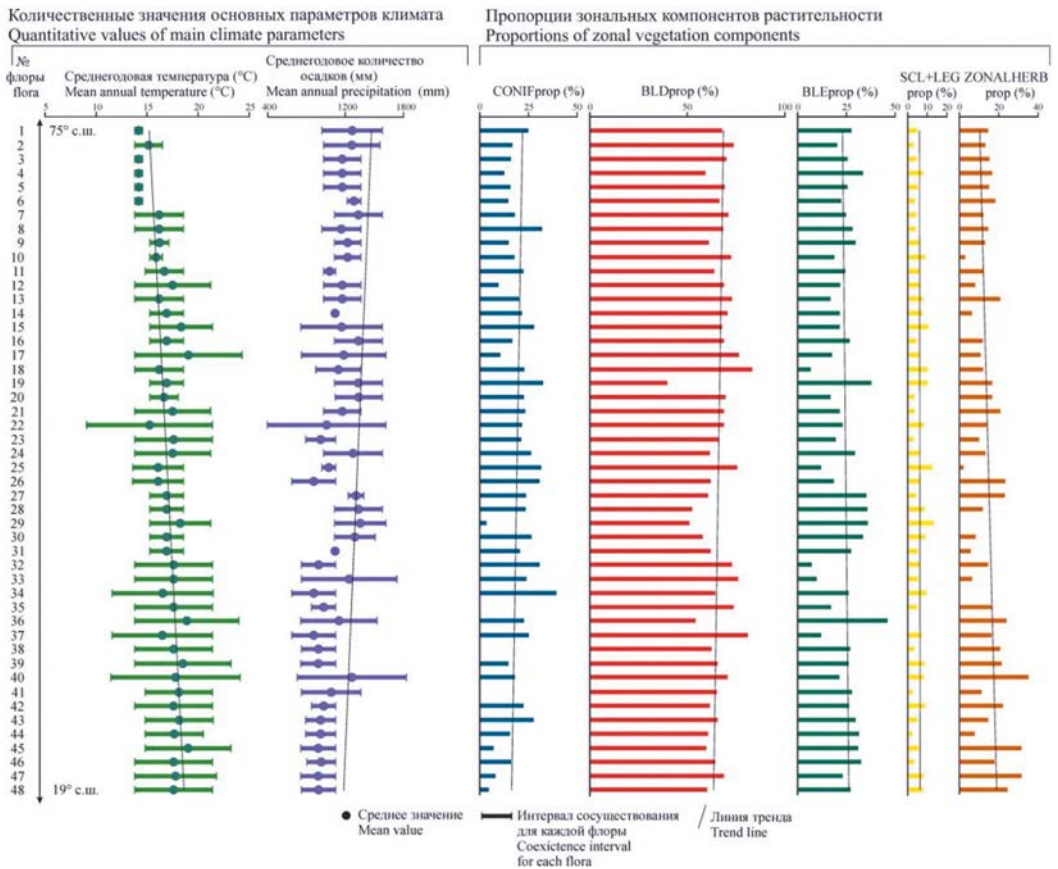


Рис. 2. Рассчитанные для каждой палинофлоры относительные пропорции компонентов растительности с реконструированными интервалами и средними значениями среднегодовой температуры и среднегодового количества осадков.

Fig. 2. Relative proportions of vegetation components calculated for each palynoflora with reconstructed intervals and mean values of mean annual temperature and mean annual precipitation.

2007; Kovar-Eder et al. 2008). Дополнительно были предложены экотоны между зональными типами растительности (Teodoridis et al. 2011). Рассчитанные относительные пропорции компонентов использовались для определения типа зональной растительности в соответствии с пропорциями, приведёнными в таблице 2.

Результаты считаются достоверными при условии, что в выборке будет не менее 10 зональных таксонов близкородственных современным аналогам ископаемых растений (Kovar-Eder et al. 2008). Достоверность результатов возрастает с увеличением числа зональных таксонов, и этот порог повысили до 15 зональных таксонов (Kovar-Eder, Teodoridis 2018). Пространственное распределение реконструированных зональных типов растительности показано на палеогеографической карте (рис. 3). Для технической подготовки карт и определения палеоширот использовались Сервис реконструкции тектонических плит ODSN для возраста 55 млн лет и программа ArcMAP 10.4.

Результаты

На основе анализа 48 палинофлор получены количественные показатели для применения комплексного анализа растительности. Число ископаемых таксонов в исследованных флорах изменяется от 11 до 97, а число зональных таксонов

Табл. 2. Зональные типы растительности (по Teodoridis et al. 2011; Kovar-Eder, Teodoridis 2018).

Table 2. Zonal vegetation types identified (from Teodoridis et al. 2011; Kovar-Eder, Teodoridis 2018).

Тип растительности Vegetation type	Пропорции зональных древесных компонентов Zonal woody component proportions			Пропорции зональных травянистых компонентов Zonal herbaceous component proportions
	BLD	BLE	SCL+LEG	MESO+DRY HERB
Широколиственный листопадный лес Broadleaved deciduous forest (BLDF)	> 80%			≤ 30%
Экотон между широколиственным листопадным и смешанным мезофитным лесами Ecotone BLDF/MMF	75–80%	< 30%		
Смешанный мезофитный лес Mixed mesophytic forest (MMF)			< 20%	< 30%
Экотон между смешанным мезофитным и широколиственным вечнозелёным лесами Ecotone MMF/BLEF		30–40%		
Широколиственный вечнозелёный лес Broadleaved evergreen forest (BLEF)	< 80%		(SCL+LEG) < BLE	< 25%
Полувлажный склерофитный лес Subhumid sclerophyllous forest (ShSF)		> 40%	≥ 20%	< 30%
Ксерофитное редколесье Xeric open woodland		< 30%		30–40%; MESO HERB > DRY HERB до 10% общего числа зональных трав
Ксерофитный луг или степь Xeric grassland or steppe		< 30%	≥ 20%	≥ 40%

Компоненты: BLD – широколиственный листопадный древесный; BLE – широколиственный вечнозелёный древесный; SCL – ксерофитный древесный; LEG – бобовоподобный древесный; MESO HERB – мезофитные травы; DRY HERB – ксерофитные травы.

Components: BLD: broadleaved deciduous woody; BLE: broadleaved evergreen woody; SCL: sclerophyllous woody; LEG: legume-like woody; MESO HERB: mesophytic herbaceous; DRY HERB: dry herbaceous.

близкородственных современных аналогов ископаемых растений варьирует от 10.66 до 75.56, за исключением одной флоры (35 Shache, рис. 1), включающей всего 7.96 зональных таксонов. Это указывает на высокий уровень достоверности результатов.

Рассчитанные для определения зональных типов растительности пропорции компонентов показаны на рисунке 2. Пропорции компонента CONIF варьируют от 3.6 до 39.2%, в некоторых флорах этот компонент отсутствует. По широтному градиенту

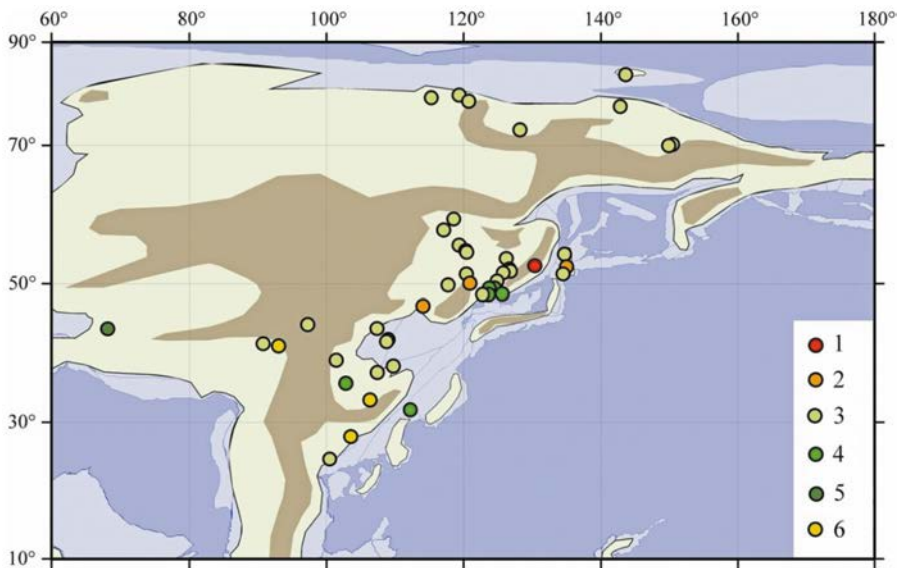


Рис. 3. Пространственное распределение установленных типов зональной растительности востока Азии в раннем эоцене.

Типы зональной растительности: 1 – широколиственный листопадный лес; 2 – экотон между широколиственным листопадным и смешанным мезофитным лесами; 3 – смешанный мезофитный лес; 4 – экотон между смешанным мезофитным и широколиственным вечнозелёным лесами; 5 – широколиственный вечнозелёный лес; 6 – редколесье.

Fig. 3. Spatial distribution of established zonal vegetation types of east of Asia in the early Eocene. Zonal vegetation types: 1: Broadleaved deciduous forest (BLDF); 2: ecotone BLDF/MMF; 3: mixed mesophytic forest (MMF); 4: ecotone MMF/BLEF; 5: broadleaved evergreen forest (BLEF); 6: open woodland.

наблюдается существенное уменьшение компонента CONIF в направлении с севера на юг. Пропорции компонента BLD самые высокие и составляют 39.7–83.2%, этот компонент присутствует во всех флорах. По широтному градиенту наблюдается заметное уменьшение компонента BLD с севера на юг. Пропорции компонента BLE колеблются в пределах от 6.8 до 45.9%, этот компонент также присутствует во всех флорах. По широтному градиенту наблюдается некоторое увеличение компонента BLE с севера на юг. Пропорции ксерофитного компонента SCL+LEG очень низкие и не превышают 13.2%. По широтному градиенту с севера на юг участие ксерофитного компонента практически не меняется. Количество трав (компонент ZONALHERB) изменяется от 2.1 до 35.1%, этот компонент присутствует в большинстве проанализированных флор. По широтному градиенту наблюдается значительное увеличение компонента ZONALHERB с севера на юг.

На основании рассчитанных нами относительных пропорций компонентов в соответствии с табл. 2, для раннего эоцена востока Азии были установлены четыре зональных типа растительности и два экотона. Из 48 флор, 31 флора отнесена к смешанному мезофитному лесу. Для флор этого зонального типа растительности характерны следующие пропорции компонентов: BLD от 60.3 до 73.9%, BLE – 7.3–29.7%, SCL+LEG – 2.5–10.4% и 0–24.6% трав. Три флоры отнесены к редколесью и характеризуются самыми высокими пропорциями компонента ZONALHERB – выше 30%. Две флоры отнесены к широколиственному листопадному лесу из-за

высоких пропорций компонента BLD – выше 80%. Восемь флор отнесены к экотону между смешанным мезофитным и широколиственным вечнозеленым лесами, три флоры – к экотону между широколиственным листопадным и смешанным мезофитным лесами. Экотон характеризуется промежуточными пропорциями всех компонентов.

Что касается пространственного распределения реконструированных зональных типов растительности (рис. 3), то смешанный мезофитный лес очень широко распространён и является преобладающим. Более тёплые типы зональной растительности (широколиственный вечнозелёный лес и экотон между смешанным мезофитным и широколиственным вечнозеленым лесами) располагаются в основном южнее 50° палеошироты. Самые холодные типы зональной растительности (широколиственный листопадный лес и экотон между широколиственным листопадным и смешанным мезофитным лесами) встречаются в узком диапазоне ~45–55° палеошироты. Редколесья находятся южнее ~45° палеошироты.

Обсуждение

Низкие пропорции компонента ZONALHERB (рис. 2) свидетельствуют о наличии на востоке Азии в раннем эоцене преимущественно лесной растительности. По типу жизненной формы преобладали деревья, на которые приходится более 70% в большинстве флор. И даже в трех местонахождениях (40 Lanzhou, 45 Qingjiang и 47 Zhujiang; рис. 1), где реконструируются редколесья, на долю деревьев приходится не менее 65%. Наши результаты не противоречат данным, полученным другими исследователями. Наличие более или менее густой лесной растительности в северных регионах соответствует предыдущим глобальным реконструкциям эоценовой растительности (Ахметьев 2004; Wolfe 1985; Collinson, Hooker 2003; Utescher, Mosbrugger 2007).

В раннем эоцене деревья достигали высокого разнообразия (до 70–80%) даже севернее 55° палеошироты, в зоне современной тундры (Utescher, Mosbrugger 2007). При этом для Китая указывается более открытый характер растительности с раннего до позднего эоцена (Li et al. 2022). Это согласуется с реконструкцией, где для некоторых южных регионов указываются широколиственные вечнозелёные кустарники или даже саванны (Sewall et al. 2000). По нашим данным, свидетельств снижения доли древесных растений в средних и нижних широтах не наблюдается, хотя это может быть связано с отсутствием известных палинофлор, расположенных западнее в глубь континента. В то же время отмечается тенденция к резкому снижению древесной составляющей для Западной Сибири, но не ранее позднего эоцена (Porova et al. 2013). Таким образом, сомкнутый лесной покров, вероятно, существовал в целом на востоке Азии на протяжении всего раннего палеогена.

Большинство травянистых растений в проанализированных флорах представлены папоротниками, тогда как травянистые покрытосеменные в них встречаются реже, что в целом соответствует глобальным данным (Utescher, Mosbrugger 2007). Покрытосеменные травы стали более распространенными в олигоцене (Болотникова 1979; Mai 1995; Porova et al. 2013). Для папоротников не получено никакой интерпретируемой картины распределения. Многие виды папоротников являются фациальными элементами и отражают местные условия среды (Utescher, Mosbrugger 2007). При этом травянистые растения представлены преимущественно мезофитными травами, что совпадает с данными о высокой влажности на востоке Азии на протяжении раннего эоцена (Bondarenko, Utescher 2023a).

Основные несоответствия касаются именно типа лесной растительности. Согласно нашим результатам, растительный покров на исследуемой территории в раннем эоцене принципиально отличался от современного. Несмотря на то, что нами были выделены четыре типа зональной растительности и два экотона (рис. 3), растительность в раннем эоцене была значительно более однородной по сравнению с современной. Наши результаты указывают на то, что смешанный мезофитный лес и экотон между смешанным мезофитным и широколиственным вечнозеленым лесами являются основными растительными биомами. Смешанный мезофитный лес распространён даже в очень высоких широтах, в то время как экотон между смешанным мезофитным и широколиственным вечнозеленым лесами и широколиственный вечнозелёный лес приурочены к регионам южнее $\sim 50^\circ$ палеошироты. Очевидно, что наличие широколиственного вечнозелёного леса предполагается и для Южного Китая, однако и здесь много флор относится к более умеренному, по сравнению с ожидаемым, типу смешанного мезофитного леса. Доля ксерофитного компонента в целом невелика, даже в средних широтах, где различные авторы предполагают сезонно-засушливые условия (Li et al. 2022). Тем не менее все местонахождения, где нами реконструируются редколесья, расположены южнее $\sim 45^\circ$ палеошироты (рис. 3).

В начале раннего эоцена леса в высоких широтах были преимущественно сосново-широколиственными с заметным участием вечнозелёных таксонов. К концу раннего – началу среднего эоцена отмечается резкое увеличение пыльцы вечнозелёных покрытосеменных растений (Гриненко и др. 1989; Фрадкина 1995). На Сахалине ранний эоцен характеризовался развитием широколиственных лесов с преобладанием широколиственных лесов умеренного и теплоумеренного пояса с примесью теплолюбивых таксонов, значительную роль также играли хвойные из семейства *Taxodiaceae* (Кодрул 1999). На юге Приморья в раннем эоцене К. К. Флёров с соавторами (1974) предполагают наличие буйной субтропической прибрежной растительности с возможным распространением там мангровых зарослей. Однако С. М. Тащи с соавторами (1996) ставят под сомнение такие выводы и реконструируют умеренно-тёплую растительность. По нашим данным, раннеэоценовая растительность Приморья была теплоумеренной и субтропической (Bondarenko et al. 2019).

К настоящему времени опубликованы различные реконструкции эоценовой растительности Китая. Однако подробная эволюция структуры растительности в Китае в эоцене всё ещё обсуждается, по-видимому, из-за неопределённостей, связанных с точностью датирования, диапазоном площадей и методологией. Разногласия заключаются в том, что имела ли растительность Китая чёткое разделение на три широтные зоны или была дифференцирована с востока на запад. Одни считают, что эоценовая растительность на территории Китая имела чётко выраженную зональность: на севере располагалась субтропическая влажная зона, в середине – (суб)тропическая (семи)аридная зона, и на юге – тропическая влажная зона (Sun, Wang 2005). Другие отмечают заметное различие растительности между Восточным и Западным Китаем, сохранявшееся на протяжении всего эоцена (Ma et al. 2012). Есть мнение, что центральный Китай в раннем эоцене в целом характеризовался наличием южных субтропических лесов, но при этом на западе располагалась более засушливая, а на восточном побережье – более влажная растительная зона (Xie et al. 2022). Ещё одна реконструкция растительности также указывает на аналогичную дифференциацию растительности с востока на запад, при этом в южных районах Китая в эоцене не наблюдается однозначной тропической растительности (Li et al. 2022). Реконструированный китайскими авторами характер растительности раннего

эоцена совпадает с нашими результатами, показывающими снижение градиента среднегодового количества осадков от восточных прибрежных районов к западному континентальному региону (Bondarenko, Utescher 2023a).

Растительность востока Азии в раннем эоцене была более теплолюбивой и однородной даже по сравнению с палеоэоценом. Об этом аспекте эоценовой растительности сообщалось и ранее. По данным Дж. А. Вольфа (Wolfe 1985) и М. А. Ахметьева (2004), в раннем эоцене тропическая и паратропическая растительность была широко распространена, до $\sim 60^\circ$ палеошироты. С другой стороны, сообщалось о преобладании умеренно-теплолюбивой растительности, произраставшей во влажных условиях, для средних широт Северного полушария в раннем и среднем эоцене, за исключением более склерофитной растительности, ограниченной небольшими территориями в более низких широтах (Utescher, Mosbrugger 2007). Большинство рассматриваемых флор в высоких широтах действительно характеризуются высокими пропорциями компонента BLE (рис. 2). Однако даже в ранне- и среднеэоценовых флорах, которые были классифицированы как «паратропические» (Wolfe 1985), умеренные внетропические листопадные элементы также могут достигать высокого разнообразия (Utescher, Mosbrugger 2007). Распределение умеренной растительности, а именно смешанного мезофитного леса и умеренного смешанного хвойного леса в реконструкции Т. Утешера и В. Мосбрюггера (Utescher, Mosbrugger 2007), примерно соответствует зональному распределению полярного широколиственного листопадного и паратропического лесов в реконструкции Дж. А. Вольфа (Wolfe 1985). Кроме того, разделение на хвойный лес в самых высоких северных широтах и преимущественно широколиственный листопадный тип в северных средних широтах, как было предложено Дж. А. Вольфом (Wolfe 1985), также совпадает с реконструкцией Т. Утешера и В. Мосбрюггера (Utescher, Mosbrugger 2007).

Ещё одна модель растительности была представлена для Северного полушария в раннем эоцене, в которой растительность имеет чётко выраженную зональность: полярный широколиственный листопадный лес в высоких и средних широтах, смешанная растительность из широколиственных листопадных элементов умеренного пояса с элементами от умеренно-тёплых до субтропических в средних широтах, а также широколиственный вечнозелёный лес, произраставший во влажном и тропическом климате на юге Китая (Collinson, Hooker 2003). Единичные находки термофильных флор были отмечены в Японии и на Камчатке, но, по нашим данным, чёткое зональное расположение растительных поясов не прослеживается. В частности, отсутствуют флоры, имеющие выраженный тропический характер (за исключением 36 Huanghua; рис. 1 и 3). С другой стороны, реконструкции палеоклимата выявили более низкий уровень температуры для южной части исследуемой территории в раннем эоцене, частично более прохладный, чем в настоящее время (Utescher, Mosbrugger 2007; Utescher et al. 2011; Spicer et al. 2014; Jin et al. 2017; Bondarenko et al. 2022), что могло бы объяснить реконструированный нами более умеренный, по сравнению с ожидаемым, тип растительности.

Эоценовые паратропические дождевые леса Северного полушария не эквивалентны современной тропической растительности и содержат смесь термофильных и умеренных таксонов, не встречающихся в современных лесах (Collinson, Hooker 2003; Utescher, Mosbrugger 2007). При этом высокое разнообразие современных тропических таксонов наблюдается во многих внетропических флорах раннего и среднего эоцена (Utescher, Mosbrugger 2007). Однако большинство эоценовых флор, расположенных к северу и югу от 15° в Северном и Южном полушариях,

соответственно, следует характеризовать как внетропические на основании интерпретации их фитосоциологических спектров и доминирующих типов древесных растений (Utescher, Mosbrugger 2007). Более того, вблизи палеоэкватора ($\sim 2,6^\circ$ палеошироты в Северном полушарии) указывалось на существование в раннем эоцене влажных тропических лесов (Srivastava et al. 2023). Таким образом, настоящий тропический дождевой лес с элементами, ограниченными тропическим климатом, вероятно, имел такое же широтное распространение в эоцене, как и ныне (Utescher, Mosbrugger 2007). В целом, распространение теплолюбивой растительности в высокие широты, широкое распространение мангровых зарослей и наличие лесной растительности в полярных регионах совпадают с широтным температурным градиентом, составляющим лишь около трети от современного (Wolfe 1978; Greenwood, Wing 1995) или даже меньше (Bondarenko, Utescher 2022). В то время как тропические температуры, очевидно, были примерно на современном уровне, в высоких широтах было теплее более чем на 10°C (Zachos et al. 1994; Greenwood, Wing 1995).

М. А. Ахметьев (2004) предположил наличие в раннем эоцене ксерофитной растительности от Приамурья до северной и центральной частей Китая (флоры 26 Shulan, 35 Shache, 36 Huanghua, 39 Wutu, 40 Lanzhou; рис. 1). В Южном Китае отмечались вечнозелёные леса со склерофитными элементами (Prell et al. 1998; Collinson, Hooker 2003; Utescher, Mosbrugger 2007; Li et al. 2022), что совпадает с выделением засушливой зоны в том же регионе. Недавно опубликованная реконструкция осадков для раннего эоцена выявила чёткую границу, расположенную на $\sim 50^\circ$ палеошироты, которая разделяет регионы с более высоким количеством осадков на севере и более низким, более сезонно распределённым, количеством осадков на юге (Bondarenko, Utescher 2023a). Распространение болотных таксонов (*Glyptostrobus* Endl., 1847 и *Taxodium* Rich., 1810) хорошо коррелирует с более влажной зоной, расположенной севернее $\sim 50^\circ$ палеошироты, а наличие ксерофильного таксона (*Ephedra* L., 1753) соответствует более «засушливой» зоне, расположенной южнее $\sim 50^\circ$ палеошироты (Bondarenko, Utescher 2023a). Наши данные подтверждают существование относительно более «засушливого» региона в средних широтах Восточной Азии в раннем эоцене, однако интенсивность и продолжительность засушливого сезона могли варьироваться в зависимости от местонахождения ископаемой флоры. Более того, данные для раннего эоцена позволяют предположить, что этот регион являлся сезонно засушливым, поэтому здесь все еще выпадало достаточно осадков для поддержания лесной растительности.

Более полное представление о взаимосвязи раннеэоценовой и современной растительности на исследуемой территории можно получить при нанесении климатических оболочек, рассчитанных по флорам (Bondarenko, Utescher 2022, 2023a), на схему, изображающую современные растительные биомы в поле среднегодовых температур и количества осадков (Whittaker 1975; рис. 4). Как видно на рис. 4, отмеченная область средних минимальных и максимальных значений среднегодовых температур и количества осадков для раннего эоцена востока Азии соответствует четырем современным растительным биомам: тропическим листопадным и умеренным лесам, саванне и степи. Диаграмма соответствует сравнительно умеренному уровню среднегодового количества осадков в раннем эоцене (Bondarenko, Utescher 2023a). По данным этого анализа самый южный сектор исследованного региона частично относится к современным секторам степи/саванны, но для большинства местонахождений исследованных ископаемых флор реконструируется лес.

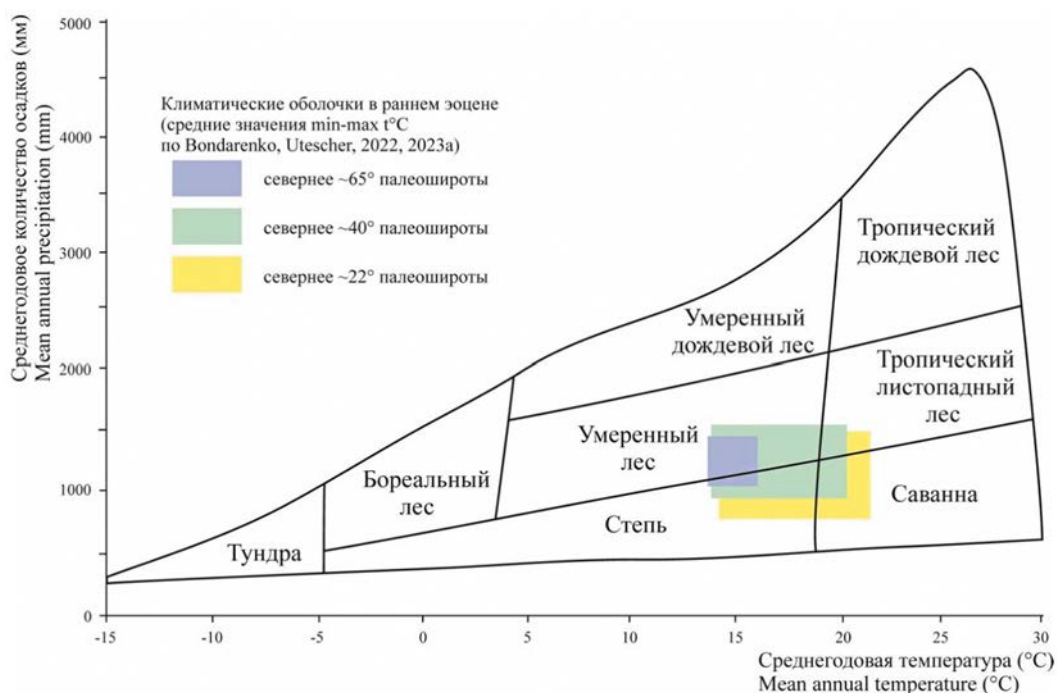


Рис. 4. Современные растительные биомы на осях среднегодовой температуры и среднегодового количества осадков (по: Whittaker, 1975). Выделенные области показывают среднюю годовую температуру и среднегодовое количество осадков, реконструированные для раннего эоцена востока Азии (по: Bondarenko, Utescher 2022, 2023a).

Fig. 4. Modern plant biomes on axes of mean annual temperature and mean annual precipitation (adapted from Whittaker, 1975). The highlighted areas show mean annual temperature and mean annual precipitation reconstructed for the early Eocene in east of Asia (from Bondarenko, Utescher 2022, 2023a).

При нанесении климатических оболочек, рассчитанных по отдельным флорам (Bondarenko, Utescher 2022), на схему, изображающую современную лесную растительность в поле среднегодовых температур и разницы температур (Wolfe 1979; рис. 5), видно, что из-за высокого уровня температуры и низкой сезонности в раннем эоцене проанализированные флоры располагаются в верхнем левом углу карты (рис. 5), в области современных широколиственных вечнозеленых лесов и наиболее прохладных частей паратропических лесов, тогда как современные смешанные мезофитные леса, сравнимые с реконструированными фитоценозами, существуют в более прохладных условиях и отчасти при более выраженной сезонности температуры. С одной стороны, высокие значения среднегодовой температуры могут объяснить появление термофильных типов растительности даже в высоких широтах; с другой стороны, это свидетельствует о том, что кайнозойские фитоценозы существенно отличались от современных, и поэтому следует с осторожностью относиться к сравнениям их климатической оболочки.

Заключение

Таким образом, можно констатировать, что смешанный мезофитный лес являлся широко распространенным и доминирующим типом зональной растительности в раннем эоцене на востоке Азии. В целом, основные изменения растительных биомов демонстрируют очень плавную дифференциацию на две растительные

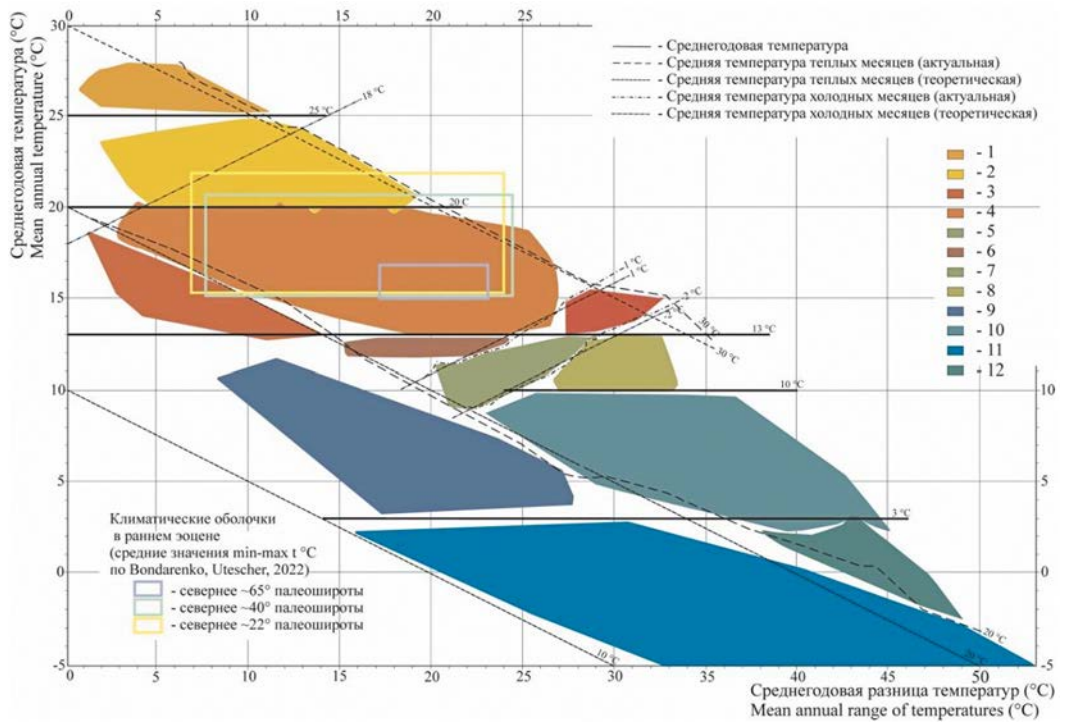


Рис. 5. Современные лесные биомы на осях среднегодовой температуры и среднегодовой разницы температур (по: Wolfe, 1979). Выделенная область показывает среднегодовую температуру и среднегодовую разницу температур, реконструированные для раннего эоцена востока Азии (Bondarenko, Utescher 2022).

Современные влажные и мезофитные леса (по: Wolfe, 1979): 1 – тропический дождевой; 2 – паратропический дождевой; 3 – микрофильный широколиственный вечнозелёный; 4 – нотофильный широколиственный вечнозелёный; 5 – смешанный широколиственный вечнозелёный и листопадный; 6 – смешанный широколиственный вечнозелёный и хвойный; 7 – смешанный мезофитный; 8 – смешанный широколиственный листопадный; 9 – смешанный хвойный; 10 – смешанный северный лиственный; 11 – тайга; 12 – простой широколиственный листопадный.

Fig. 5. Modern forest biomes on axes of mean annual temperature and mean annual range of temperature (adapted from Wolfe, 1979). The highlighted area shows mean annual temperature and mean annual range of temperature reconstructed for the early Eocene in east of Asia (Bondarenko, Utescher 2022).

Modern humid to mesic forests (adapted from Wolfe, 1979): 1: tropical rain; 2: paratropical rain; 3: microphyllous broadleaved evergreen; 4: notophyllous broadleaved evergreen; 5: mixed broadleaved evergreen and deciduous; 6: mixed broadleaved evergreen and coniferous; 7: mixed mesophytic; 8: mixed broadleaved deciduous; 9: mixed coniferous; 10: mixed northern deciduous; 11: taiga; 12: simple broadleaved deciduous.

зоны: смешанный мезофитный лес севернее $\sim 50^\circ$ палеошироты, и более теплые типы зональной растительности, а именно: широколиственный вечнозелёный лес и экотон между смешанным мезофитным и широколиственным вечнозелёным лесами (в дополнение к смешанному мезофитному лесу), южнее $\sim 50^\circ$ палеошироты. В условиях очень тёплого климата раннего эоцена теплолюбивые смешанные мезофитные леса с разнообразными широколиственными вечнозелёными растениями локально встречались и в очень высоких широтах. В Южном Китае предполагается наличие широколиственного вечнозелёного леса, однако, по нашим данным, многие

местонахождения в данном регионе характеризуются более умеренными, по сравнению с ожидаемыми, типами зональной растительности. Возможной причиной этого является наличие высотной поясности, которая влияла на растительную зональность, по крайней мере, в южных районах Китая, расположенных на некотором расстоянии от тихоокеанского побережья. С другой стороны, реконструкции палеоклимата выявили более низкий уровень температуры для южной части исследуемой территории в раннем эоцене, частично более прохладный, чем в настоящее время, что также могло бы объяснить более умеренный реконструированный тип зональной растительности. Для решения этой проблемы необходимы новые детальные исследования хорошо датированных флор.

Благодарности

Авторы выражают благодарность Н. И. Блохиной (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН) за ценные замечания в ходе написания статьи. Эта работа является вкладом в NECLIME (Neogene Climate Evolution in Eurasia). Исследование выполнено при поддержке Российского научного фонда № 22-27-00098, <https://rscf.ru/project/22-27-00098/>

Литература (References)

- Ахметьев М. А.** 2004. Климат Земного шара в палеоцене и эоцене по данным палеоботаники // Климат в эпохи крупных биосферных перестроек. Труды ГИН РАН. Вып. 550. – Москва: Наука. С. 8–47. (**Akhmetiev M. A.** 2004. The Paleocene and Eocene Global Climate. Paleobotanical evidences. In: Climate in the Epochs of Major Biospheric Transformations. Trudy GIN RAN. Vol. 550. Moscow: Nauka, pp. 8–47. [In Russian].)
- Болотникова М. Д.** 1979. Спорово-пыльцевые комплексы третичных отложений западного побережья Японского моря. – Москва: Наука. 196 с. (**Bolotnikova M. D.** 1979. Spore-pollen complexes of Tertiary sediments of the western coast of the Sea of Japan. Moscow: Nauka, 196 pp. [In Russian].)
- Варнавский В. Г., Седых А. К., Рыбалко В. И.** 1988. Палеоген и неоген Приамурья и Приморья. – Владивосток: ДВО АН СССР. 184 с. (**Varnavskii V. G., Sedykh A. K., Rybalko V. I.** 1988. Paleogene and Neogene of the Amur Region and Primorye. Vladivostok: Izdatel'stvo DVO AN SSSR, 184 pp. [In Russian].)
- Гладенков Ю. Б., Баженова О. К., Гречин В. И., Маргулис Л. С., Сальников Б. А.** 2002. Кайнозой Сахалина и его нефтегазность. – Москва: ГЕОС. 225 с. (**Gladenkov Yu. B., Bazhenova O. K., Grechin V. I., Margulis L. S., Salnikov B. A.** 2002. The Cenozoic Geology and the Oil and Gas Presence in Sakhalin. Moscow: GEOS, 225 pp. [In Russian].)
- Гриненко О. В., Жарикова Л. П., Фрадкина А. Ф.** и др. 1989. Палеоген и неоген Северо-Востока СССР. – Якутск: Изд-во ЯНЦ СО АН СССР. 184 с. (**Grinenko O. V., Zharikova L. P., Fradkina A. F.** et al. 1989. The Paleogene and Neogene of the North-Eastern USSR. Yakutsk: Yakut Scientific Center SB AS USSR, 184 pp. [In Russian].)
- Гриненко О. В., Сергеенко А. И., Белолубский И. Н.** 1997. Стратиграфия палеогеновых и неогеновых отложений Северо-Востока России // *Отечественная геология*. № 8. С. 14–20. (**Grinenko O. V., Sergeenko A. I., Belolubskiy I. N.** 1997. Stratigraphy of the Paleogene and Neogene deposits of the North-East of Russia. *Otechestvennaya geologiya* 8: 14–20. [In Russian].)
- Кезина Т. В.** 2005. Палиностратиграфия угленосных отложений позднего мела и кайнозоя Верхнего Приамурья. – Владивосток: Дальнаука. 206 с. (**Kezina T. V.** 2005. Palynostratigraphy of coal deposits of the Late Cretaceous and Cenozoic of the Upper Amur River Region. Vladivostok: Dalnauka, 206 pp. [in Russian].)
- Кодрул Т. М.** 1999. Фитостратиграфия палеогена южного Сахалина. Труды ГИН РАН, Вып. 519. – Москва: Наука. 150 с. (**Kodrul T. M.** 1999. Paleogene stratigraphy of South Sakhalin. Trudy GIN RAN, Vol. 519. Moscow: Nauka, 150 pp. [In Russian].)
- Крестов П. В.** 2006. Растительный покров и фитогеографические линии Северной Пацифики: автореферат дис. ... докт. биол. наук: 03.00.05. – Владивосток. 42 с. (**Krestov P. V.** 2006. Vegetation cover and phytogeographic lines of the Northern Pacific: avtoreferat dis. ... dokt. boil. nauk: 03.00.05. Vladivostok, 42 pp. [In Russian].)

- Павлюткин Б. И., Петренко Т. И.** 2010. Стратиграфия палеоген – неогеновых отложений Приморья. – Владивосток: Дальнаука. – 164 с. (**Pavlyutkin B. I., Petrenko T. I.** 2010. Stratigraphy of Paleogene – Neogene sediments in Primorye. Vladivostok: Dalnauka, 164 pp. [In Russian].)
- Тахтаджян А. Л.** 1978. Флористические области Земли. – Ленинград: Наука. 247 с. (**Takhtadzhyan A. L.** 1978. The floristic regions of the world. Leningrad: Nauka, 247 pp. [In Russian].)
- Таци С. М., Аблаев А. Г., Мельников Н. Г.** 1996. Кайнозойский бассейн Западного Приморья и сопредельных территорий Китая и Кореи. – Владивосток: Дальнаука. 168 с. (**Tashchi S. M., Ablaev A. G., Mel'nikov N. G.** 1996. Cenozoic basin of the Western Primorye and adjacent territories of China and Korea. Vladivostok: Dalnauka, 168 pp. [In Russian].)
- Флёров К. К., Беляева Е. И., Яновская Н. М.** и др. 1974. Зоогеография палеогена Азии. Труды ПИН АН СССР, т. 146. – Москва: Наука. 277 с. (**Flerov K. K., Belyaeva E. I., Yanovskaya N. M.** et al. 1974. Zoogeography of the Paleogene of Asia. Trudy PIN AN SSSR, Vol. 146. Moscow: Nauka, 277 pp. [In Russian].)
- Фотьянова Л. И., Серова М. Я., Гальверсен В. Г., Жаров А. Э., Грохотова Н. М., Тузов В. П.** 2001. Опорный разрез палеогеновых отложений полуострова Крильон (Южный Сахалин, р. Китосия) // *Стратиграфия. Геологическая корреляция*. Т. 9. № 2. С. 58–76. (**Fotjanova L. I., Serova M. Ya., Gal'versen V. G., Zharov A. E., Grokhotova N. M., Tuzov V. P.** 2001. The Paleogene Reference section of the Crillon Peninsula (the Kitosiya River, Southern Sakhalin). *Stratigraphy and Geological Correlation* 9(2): 58–76. [In Russian].)
- Фрадкина А. Ф.** 1995. Палиностратиграфия палеогеновых и неогеновых отложений Северо-Востока России. Труды ОИГГМ СО РАН. Вып. 806. – Новосибирск: Сибирское отделение РАН. – 82 с. (**Fradkina A. F.** 1995. Palynostratigraphy of Paleogene and Neogene sediments of North-East Russia. Trudy OIGGM SB RAS. Vol. 806. Novosibirsk: SO RAN, 82 pp. [In Russian].)
- Bondarenko O. V., Blokhina N. I., Utescher T.** 2019. Major plant biome changes in the Primorye Region (Far East of Russia) during the Paleogene. *Botanica Pacifica* 8(1): 3–18. <https://doi.org/10.17581/bp.2019.08106>
- Bondarenko O. V., Blokhina N. I., Evstigneeva T. A., Utescher T.** 2022. Short-term climate and vegetation dynamics in Delta Lena River (northern Yakutia, Eastern Siberia) during the early Eocene. *Palaeoworld* 31(3): 521–541. <https://doi.org/10.1016/j.palwor.2021.09.006>
- Bondarenko O. V., Utescher T.** 2022. Early Paleogene continental temperature patterns and gradients over eastern Eurasia // *Journal of Asian Earth Sciences* 239: 105401. <https://doi.org/10.1016/j.jseae.2022.105401>
- Bondarenko O. V., Utescher T.** 2023a. Early Paleogene precipitation patterns over East Asia: Was there a monsoon after all? *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*. <https://doi.org/10.1007/s12549-023-00586-y>
- Bondarenko O. V., Utescher T.** 2023b. Late early to early middle Eocene climate and vegetation change at Tastakh Lake (northern Yakutia, Eastern Siberia). *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments* 103(2): 277–301. <https://doi.org/10.1007/s12549-022-00530-6>
- Collinson M. E., Hooker J. J.** 2003. Paleogene vegetation of Eurasia: framework for mammalian faunas. *Deinsea* 10: 41–83.
- Greenwood D. R., Wing S. L.** 1995. Eocene continental climates and latitudinal temperature gradients. *Geology* 23: 1044–1048. [https://doi.org/10.1130/0091-7613\(1995\)23<1044:ECCLAT>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1130/0091-7613(1995)23<1044:ECCLAT>2.0.CO;2)
- Jin J. H., Herman A. B., Spicer R. A., Kodrul T. M.** 2017. Palaeoclimate background of the diverse Eocene floras of South China. *Science Bulletin* 62: 1501–1503. <https://doi.org/10.1016/j.scib.2017.11.002>
- Kovar-Eder J., Kvaček Z.** 2003. Towards vegetation mapping based on the fossil plant record. *Acta Universitatis Carolinae, Geologica* 46(4): 7–13.
- Kovar-Eder J., Kvaček Z.** 2007. The integrated plant record (IPR) to reconstruct Neogene vegetation: the IPR-vegetation analysis. *Acta Palaeobotanica* 47(2): 391–418.
- Kovar-Eder J., Jechorek H., Kvaček Z., Parashiv V.** 2008. The Integrated Plant Record: an essential tool for reconstructing Neogene zonal vegetation in Europe. *Palaios* 23: 97–111. <https://doi.org/10.2110/palo.2006.p06-039r>

- Kovar-Eder J., Teodoridis V.** 2018. The middle Miocene central European plant record revisited widespread subhumid sclerophyllous forests indicated. *Fossil Imprint* 74(1–2): 115–134. <https://doi.org/10.2478/if-2018-0009>
- Li Q. J., Utescher T., Liu Y. S. (Ch.), Ferguson D., Jia H., Quan C.** 2022. Monsoonal climate of East Asia in Eocene times inferred from an analysis of plant functional types. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 601: 111138. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2022.111138>
- Ma Y., Tao M., Chen F.** 1995. The red bed spore-pollen assemblages and geological age from Zheerzhuang of Yaojie, Gansu. *Acta Sedimentologica Sinica* 13: 64–72.
- Mai D. H.** 1995. Tertiary vegetations Geschichte Europas. G. Fisher, 600 pp.
- Popova S., Utescher T., Gromyko D. V., Mosbrugger V., Herzog E., François L.** 2013. Vegetation change in Siberia and the northeast of Russia during the Cenozoic Cooling: a study based on diversity of plant functional types. *Palaios* 28: 418–432. <https://doi.org/10.2110/palo.2012.p12-096r>
- Prell W. L., Wang P., Blum P.** 1998. South China Sea. – ODP Leg 184 Prospectus. 34 pp.
- Quan C., Liu (Y. S.) C., Utescher T.** 2012a. Eocene monsoon prevalence over China: A palaeobotanical perspective. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 365–366: 302–311. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2012.09.035>
- Quan C., Liu (Y. S.) C., Utescher T.** 2012b. Paleogene temperature gradient, seasonal variation and climate evolution of northeast China. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 313–314: 150–161. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2011.10.016>
- Sewall J. O., Sloan L. C., Huber M., Wing S.** 2000. Climate sensitivity to changes in land surface characteristics. *Global and Planetary Change* 26: 445–465.
- Spicer R. A., Herman A. B., Liao W., Spicer T. E. V., Kodrul T., Yang J., Jin J.** 2014. Cool tropics in the Middle Eocene: evidence from the Changchang Flora, Hainan Island, China. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 412: 1–16. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2014.07.011>
- Srivastava G., Bhatia H., Verma P., Singh Y. P., Utescher T., Mehrotra R. C.** 2023. High rainfall afforded resilience to tropical rainforests during Early Eocene Climatic Optimum. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 628: 111762. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2023.111762>
- Sun X., Wang P.** 2005. How old is the Asian monsoon system? Palaeobotanical records from China. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 222: 181–222.
- Teodoridis V., Kovar-Eder J., Marek P., Kvaček Z., Mazouch P.** 2011. The integrated plant record vegetation analysis: internet platform and online application. *Acta Musei Nationalis Pragae, Ser. B67(3–4)*: 159–165.
- Utescher T., Bruch A. A., Micheels A., Mosbrugger V., Popova S.** 2011. Cenozoic climate gradients in Eurasia a palaeo-perspective on future climate change? *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 247: 243–271. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2010.09.031>
- Utescher T., Mosbrugger V.** 2007. Eocene vegetation patterns reconstructed from plant diversity – A global perspective. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 304: 351–358. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2006.10.022>
- Whittaker R. H.** 1975. *Communities and Ecosystems*. – 2nd ed. N.Y.; London: MacMillan Publ. Co., Inc., 387 pp.
- Wolfe J. A.** 1978. A paleobotanical interpretation of Tertiary climates in the Northern Hemisphere. *American Scientist* 66: 694–703.
- Wolfe J. A.** 1979. Temperature Parameters of Humid to Mesic Forests of Eastern Asia and Relation to Forests of Other Regions of the Northern Hemisphere and Australasia. In: Professional paper (Geological Survey, No 1106). U.S.: Govt. Print. Off., 37 pp.
- Wolfe J. A.** 1985. Distribution of major vegetational types during the Tertiary. *The carbon cycle and atmospheric CO₂; Natural variations Archean to Present, Geophysical Monograph* 32: 357–375.
- Xie Y. L., Wu F. L., Fang X. M.** 2022. A transient south subtropical forest ecosystem in central China driven by rapid global warming during the Paleocene – Eocene Thermal Maximum. *Gondwana Research* 101: 192–202. <https://doi.org/10.1016/j.gr.2021.08.005>
- Zachos J. C., Stott L. D., Lohmann K. C.** 1994. Evolution of early Cenozoic marine temperatures. *Paleoceanography* 9: 353–387.

УДК 595.142.2-15(262.5-751)

https://doi.org/10.25221/2782-1978_2024_1_2

<https://elibrary.ru/aowygf>

Современное состояние и многолетние изменения таксоценоза морских полихет Карадагского заповедника (Республика Крым, Российская Федерация)

Вера Георгиевна Копий

Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского РАН,

Севастополь, 299011, Российская Федерация

E-mail: verakopiy@gmail.com

Получена 30 января 2024 г.; принята к публикации 1 марта 2024 г.

Аннотация. В 2021–2022 гг. изучена таксономическая и трофическая структура и количественное развитие полихет в прибрежных водах Карадагского заповедника. Обнаружено 40 видов, относящихся к 30 родам и 15 семействам, в то время как за весь период с 1938 по 2022 гг. в этом районе отмечено 75 видов. По спектру питания максимально представлены полифаги, минимально – фитофаги. Средняя численность полихет 2021–2022 гг. составила 100 ± 53 экз./м², средняя биомасса – 3.55 ± 0.023 г/м²; основной вклад в общую численность и биомассу внёс вид *S. papillocercus* – 98 и 99%, соответственно. Рассмотрено изменение видового состава, численности и биомассы морских полихет Карадагского заповедника, обитавших на твёрдых грунтах в период 1984–2022 гг. и на мягких грунтах в период 1938–2021 гг. На мягких грунтах с 1984 до 2021 гг. отмечено 29 видов полихет, а в период 2021–2022 гг. только два вида – *Namanereis littoralis* и *Saccocirrus papillocercus*. В обрастаниях скал, напротив, наибольшее число видов (38) обнаружено в 2021–2022 гг., а наименьшее (14) – в 1938–1940 гг. (всего за период 1938–2022 гг. обнаружено 65 видов). За период с 1938 по 2022 гг. в прибрежных биотопах мягких и твёрдых грунтов морской акватории Карадагского природного заповедника произошла трансформация фауны полихет и её трофической структуры. Снижение численности и разнообразия многощетинковых червей на мягких грунтах, и особенно уменьшение доли фитофитов, предположительно, связано с уменьшением биомассы водорослей-макрофитов. Полученные результаты, дополненные сведениями о структуре фитоценозов и особенностях донного субстрата, могут быть использованы в целях экологического мониторинга заповедных акваторий Чёрного моря.

Ключевые слова: Polychaeta, таксоценоз, численность, биомасса, Карадаг, мягкие и твёрдые донные субстраты.

Current state and long-term changes in the taxocene of marine polychaetes of the Karadag Nature Reserve (Republic of Crimea, Russian Federation)

Vera G. Kopyi

A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas RAS,

Sevastopol, 299011, Russian Federation

E-mail: verakopiy@gmail.com

Received January 30, 2024; accepted March 1, 2024

Abstract. Taxonomic and trophic structure and quantitative development of polychaetes are examined in the marine coastal areas of the Karadag Nature Reserve in 2021–2022. 40 species belonging to 30 genera and 15 families are discovered. From 1938 to 2022, 75 species have been recorded in this area. According to the nutritional spectrum, polyphages are the most represented, phytophages are the least represented. The average number of polychaetes in 2021–2022 is 100 ± 53 ind./m², the average biomass is 3.55 ± 0.023 g/m²; *S. papillocercus* prevails in the total abundance and biomass, 98 and 99%, respectively. The change in the species composition, abundance and biomass of marine polychaetes of the Karadag Nature Reserve, inhabiting hard bottom substrates (1984–2022) and soft soils (1938–2021), is considered. From 1984 to 2021, 29 species of polychaetes have been recorded on soft substrates, and only two species in 2021–2022: *Namanereis littoralis* and *Saccocirrus papillocercus*. In underwater rock assemblages, on the contrary, the largest number of species (38) has been found in 2021–2022, and the smallest (14) in 1938–1940 (a total of 65 species found during 1938–2022). A transformation of the species composition and trophic structure of polychaetes occurred in the coastal biotopes of soft and hard bottom substrates in the marine area of the Karadag Nature Reserve from 1938

to 2022, with a decrease in the number of phytophages, as well as a decrease in quantitative characteristics. Presumably, the decrease in the number and diversity of polychaete worms on soft substrates is associated with a decrease in the macrophyte algae biomass. The results obtained, supplemented by data on the structure of phytocenoses and characteristic of bottom substrates, can be used in environmental monitoring of protected water areas of the Black Sea.

Key words: Polychaeta, taxocene, abundance, biomass, Karadag, soft and hard bottom substrates.

Введение

Карадагский государственный природный заповедник был создан постановлением Совета Министров Украинской ССР от 9 августа 1979 г. № 386 и затем в соответствии с постановлением Правительства Российской Федерации от 13 сентября 2018 г. № 1091 (Собрание законодательства Российской Федерации, 2018, № 39, статья 5966) отнесен к ведению Министерства науки и высшего образования Российской Федерации. Карадагский заповедник является одним из центров сохранения биологического разнообразия флоры и фауны морских сообществ. Он расположен в восточной части Крымского полуострова, между посёлками Коктебель и Курортное. Берег изрезан бухтами и мысами со множеством скал и гротов (рис. 1). Пляжи занимают менее 30% длины береговой линии и в основном расположены в вершинах бухт; заповедная морская зона включает 809.1 км² акватории Чёрного моря; длина береговой линии горного массива Карадаг в пределах заповедника составляет около 8 км (Лисицкая, Мурина 2012; Мильчакова и др. 2015; Мальцев и др. 2018; Копий 2019; Рябушко и др. 2019).

Прибрежная зона Карадагского заповедника относится к числу флористически богатых акваторий. В настоящее время здесь известно 178 видов и внутривидовых таксонов макроводорослей и 526 видов морских микроводорослей. Среди водорослей, растущих на скалах, наиболее обычны виды родов *Cystoseira* C. Agardh, 1820,



Рис. 1. Скала Иван Разбойник на морском побережье Карадагского заповедника.

Fig. 1. Ivan Razboynik rock, seashore of the Karadag Nature Reserve.

Enteromorpha Link, 1820, *Phyllophora* Greville, 1830, *Corallina* Linnaeus, 1758 и *Padina* Adanson, 1763 (Синегуб 2004; Белич и др. 2019).

Макрозообентос, в том числе полихеты, занимает важное место в морских экосистемах. Он является не только кормовой базой для беспозвоночных и промысловых рыб, но и биоиндикатором для оценки экологического состояния водоёмов. На территории заповедника уже более 100 лет проводятся исследования сообществ макробентоса различных биотопов (Гринцов и др. 2005; Киселева и др. 2009; Копий, Бондаренко 2009; Мазлумян и др. 2009; Киселёва и др. 2010; Колова и др. 2011; Болтачева и др. 2015; Костенко 2015; Гринцов, Лисицкая 2016; Копий 2017; Биология ... 2018; Гринцов 2018; Копий 2018, 2019). Из основных биотопов супралитораль и верхний горизонт литорали исследованы в наименьшей степени. Несмотря на то, что краевые сообщества суши и моря в первую очередь попадают под влияние негативных факторов, ранее они не привлекали внимание исследователей. Предполагалось, что в зоне заплеска условия жизни для гидробионтов крайне неблагоприятны, и поэтому морские организмы здесь постоянно не обитают. Но в последние десятилетия интерес к исследованию этой зоны возрос (Зайцев 2006; Копий 2018; Копий, Бондаренко 2020). Добавим, что твёрдые грунты оказались наименее исследованы по сравнению с мягкими из-за их меньшей распространённости и трудоёмкости отбора бентосных проб.

Рассмотрение эталонных биотопов, сосредоточенных в заповедниках, необходимы для экологического мониторинга. Поэтому цель данной работы – изучить современное состояние таксоценоза полихет, обитающих на мягких и естественных твёрдых субстратах в морской акватории Карадагского заповедника и провести сравнительный анализ многолетних изменений их таксономического состава и количественного развития.

Материалы и методы

В основу работы положены материалы бентосных съёмок в августе 2021 и 2022 гг. на скалах Кузьмичёв Камень, Иван Разбойник, Золотые Ворота, Лев, Маяк, в бухтах Баракта и Сердоликовая, а также на мягких грунтах в районе Кузьмичёва Камня и пляжа Биостанции (рис. 2).

Всего на исследованных участках собрано 90 проб (в 2021 г. – 26 проб обрастаний и 28 проб на мягких грунтах, в 2022 г. – 36 проб обрастаний). Отбор проб перифитона осуществляли с помощью рамки площадью 0.04 м², обшитой мельничным газом, на мягких грунтах – ручным дночерпателем площадью захвата 0.04 м².

Мягкие грунты отбирали для анализа на глубине 0–0.5 м, пробы перифитона со скал – на глубинах 0, 1, 2, 5 м. Фиксировали материал в 4%-ном нейтрализованном формалине. Затем в лабораторных условиях отобранный материал промывали через сито с диаметром ячеек 0.5 мм. В пробе подсчитывали количество особей каждого вида и определяли сырой вес на торсионных весах 3-го класса с точностью до 0.001 г и максимальным разрешением 250 мг, более мелкие экземпляры – на торсионных весах 3-го класса «AXIS» с точностью до 0.0005 г и максимальным разрешением 50 мг. Перед взвешиванием полихет вынимали из трубок и обсушивали на фильтровальной бумаге.

При описании количественного развития полихет использовали показатели численности (N, экз./м²), биомассы (B, г/м²) и индекса функционального обилия (ИФО), рассчитанного по формуле:

$$\text{ИФО} = N^{0.25} \times B^{0.75}$$

N – численность вида, B – биомасса вида (Сёмкин, Горшков 2010).

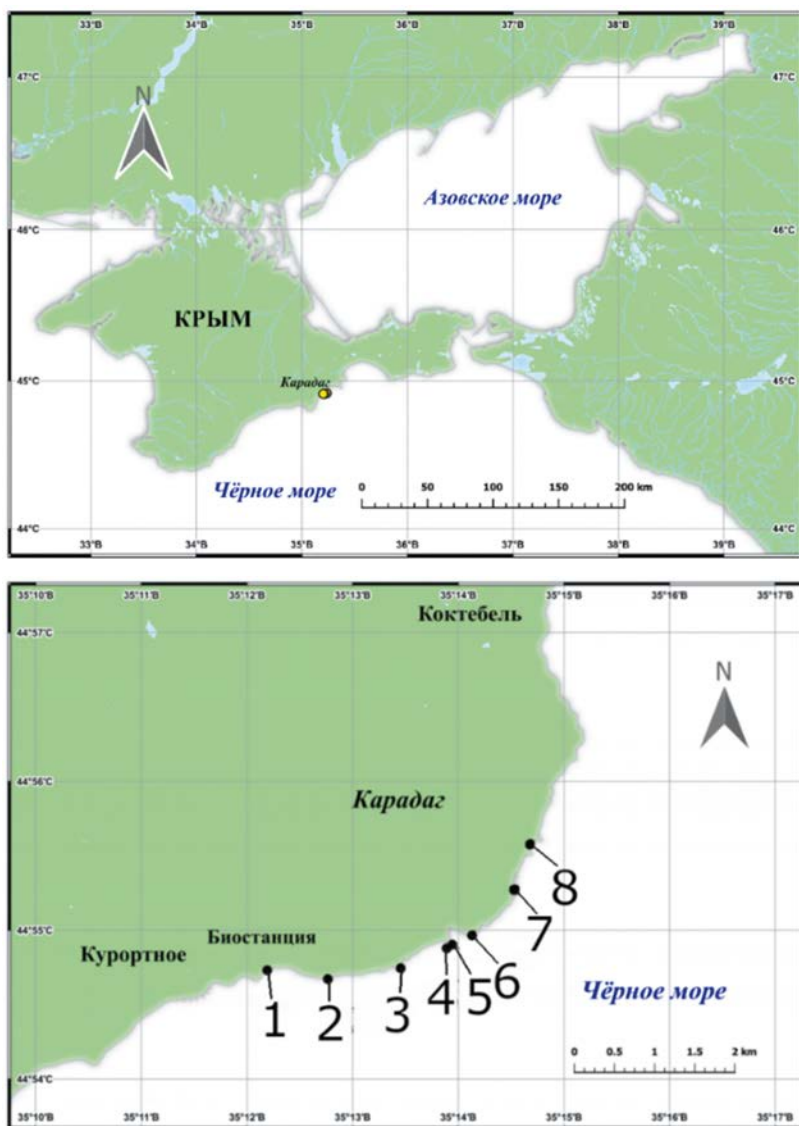


Рис. 2. Карта-схема района исследований: 1 – пляж Биостанции, 2 – скала Кузьмичёв Камень, 3 – скала Иван Разбойник, 4 – скала Золотые Ворота, 5 – скала Лев, 6 – скала Маяк, 7 – бухта Барахта, 8 – бухта Сердоликовая.
Fig. 2. Map of study area: 1: Biostation's beach, 2: Kuzmichev Kamen rock; 3: Ivan Razboynik rock, 4: Zolotye Vorota rock, 5: Lev rock, 6: Mayak rock, 7: Barakhta Bay, 8: Serdolikovaya Bay.

Видовую идентификацию и выделение трофических групп осуществляли с помощью литературных источников (Киселева 1981, 2004). Таксономическая принадлежность приводилась в соответствии с базами данных World Register of Marine Species (WoRMS Editorial Board).

Ранжированная кривая доминирования-разнообразия видов строилась по расчётным значениям индексов плотности (ИП) видов:

$$\text{ИП} = \text{ИФО} \times 3$$

P – встречаемость вида.

Для сравнения сходства фауны рассчитывали коэффициент Сёренсена-Чекановского:

$$i = 2a/b + c$$

a – число общих видов, b и c – число видов в сравниваемых списках.

Материалы по полихетам мягких грунтов сравнивали с данными 1984 г. (Киселёва М. И., архив отдела экологии бентоса Института биологии южных морей РАН) и 2008 г. (Копий 2014); по обрастаниям – 1938–1940 гг. (Шаронов 1952), 1976–1978 гг. (Синегуб 2004) и годов 2002–2009 гг. (Лисицкая, Мурина 2012), 2009–2012 гг. (Ковалева и др. 2014; Болтачева и др. 2015; Копий 2019).

Результаты и обсуждение

В результате анализа собранного материала установлено в прибрежной акватории Карадагского заповедника в биотопах скальных обрастаний и на мягких грунтах было выявлено и идентифицировано 40 видов полихет, относящихся к 30 родам и 15 семействам. На мягких грунтах отмечено только 2 вида полихет (*Namanereis littoralis* (Grube, 1982) и *Saccocirrus papillocercus* Bobretzky, 1872), принадлежащих семействам Nereididae и Saccocirridae. В биотопе водорослевых обрастаний скал эти виды не зарегистрированы, но обнаружено 38 других видов полихет (табл. 1).

На скалах наибольшее количество видов (7) отмечено в семействе Syllidae, наименьшее (1) – в 10 семействах. Выявлены доминирующие виды (встречаемость >50% (Воробьев 1949)) для обрастаний естественных твёрдых субстратов – *E. viridis*, *N. zonata*, *Ph. inornata*, *P. pictus*, *S. clavata*, *S. hyalina*, *S. gracilis*, *S. prolifera*. К относительно редким видам (встречаемость менее 25%) относятся 24 вида полихет – *A. mediterranea*, *C. capitata*, *D. rubrovittata*, *F. stellaris*, *F. enigmaticus*, *G. tuberculata*, *H. spongicola*, *H. extenuata*, *H. imbricata*, *H. impar*, *L. neapolitana*, *L. leiopygos*, *L. ninetta*, *N. unicornis*, *N. pseudocorrugata*, *P. cultrifera*, *Ph. maculata*, *Ph. mucosa*, *P. jubatus*, *P. cirrifera*, *P. capsulifera*, *S. rudolphi*, *S. triqueter*, *S. variegata*.

Тринадцать видов полихет отмечены на всех скалах. Только в одной пробе встречено пять видов полихет: *F. stellaris*, *L. leiopygos* (скала Золотые Ворота), *N. pseudocorrugata*, *P. capsulifera* (бухта Сердоликовая) и *H. spongicola* (скала Иван Разбойник).

Средняя численность полихет по всему полигону составила 1827 ± 376 экз./м², средняя биомасса – 6.005 ± 1.202 г/м². Основной вклад в общую численность внёс *P. pictus* (17%), в общую биомассу – *A. succinea* (41%).

Максимальная численность полихет отмечена в акватории бухты Сердоликовая, где чаще всего встречался *S. clavata* (27% от общего числа видов). Наибольшая биомасса зарегистрирована в обрастаниях скалы Лев, с преобладанием *A. succinea* (72% биомассы).

Трофическая структура таксоцена полихет, обитающих в обрастаниях скал Карадага, представлена полифагами, фитофагами, плотоядными видами и животными, спектр питания которых не изучен. Самая многочисленная группа – полифаги, к которой принадлежат 19 видов полихет, на их долю приходится 51% общего количества зарегистрированных видов. Наименьшее количество видов (1) отмечено в группе фитофагов.

Ранжированный ряд по численности возглавляют плотоядные (рис. 3). По этому показателю преобладает *P. pictus* (50%), который собирает пищу с помощью хоботка. Его спектр питания составляют мертвые копеподы и другие органические остатки (Guérin 1971; Fauchald 1979; Киселева 2004; Ricevuto et al. 2015). Затем следуют

Табл. 1. Видовой состав и количественные показатели полихет твёрдых грунтов (обрастания скал) (2021–2022 гг.).

Table 1. Species composition and quantitative indicators of polychaetes on hard substrates (fouling of rocks) (2021–2022).

Виды Species	$\frac{N}{B}$ Средняя численность (N, экз./м ²) и биомасса (B, г/м ²) Average number of individuals (N, ind./m ²) and biomass (B, g/m ²)						
	Кузь- мичёв Kuzmi- chev Kamen rock	Иван Разбойник Ivan Razboynik rock	Золотые ворота Zolotyе Vorota rock	Лев Lev rock	Маяк Mayak rock	Баракхта Barakhta Bay	Сердо- ликовая Serdo- liko-vaуa Bay
	1	2	3	4	5	6	7
<i>Alitta succinea</i> (Leuckart, 1847)	–	<u>31</u> 0.538	<u>213</u> 5.194	<u>250</u> 7.167	<u>92</u> 1.883	–	<u>3</u> 0.038
<i>Amphiglena mediterranea</i> (Leydig, 1851)	–	–	<u>19</u> 0.017	–	<u>13</u> 0.004	–	–
<i>Capitella capitata</i> (Fabricius, 1780)	<u>8</u> 0.004	–	<u>8</u> 0.007	<u>3</u> 0.001	<u>6</u> 0.003	–	<u>3</u> 0.0008
<i>Dorvillea rubrovittata</i> (Grube, 1855)	<u>25</u> 0.017	<u>16</u> 0.034	<u>52</u> 0.073	<u>6</u> 0.004	<u>6</u> 0.017	<u>3</u> 0.009	<u>5</u> 0.001
<i>Eulalia viridis</i> (Linnaeus, 1767)	<u>17</u> 0.021	<u>22</u> 0.022	<u>58</u> 0.029	<u>38</u> 0.029	<u>46</u> 0.029	<u>16</u> 0.021	<u>25</u> 0.037
<i>Eumida sanguinea</i> (Örsted, 1843)	–	–	<u>19</u> 0.008	<u>6</u> 0.003	<u>29</u> 0.039	<u>16</u> 0.008	<u>10</u> 0.006
<i>Fabricia stellaris</i> (Müller, 1774)	–	–	<u>2</u> 0.0006	–	–	–	–
<i>Ficopomatus enigmaticus</i> (Fauvel, 1923)	–	–	–	<u>9</u> 0.011	<u>2</u> 0.013	–	–
<i>Genetyllis tuberculata</i> (Bobretzky, 1868)	<u>25</u> 0.083	<u>13</u> 0.008	<u>8</u> 0.041	<u>6</u> 0.006	<u>6</u> 0.006	<u>3</u> 0.002	<u>3</u> 0.001
<i>Haplosyllis spongicola</i> (Grube, 1855)	–	<u>3</u> 0.006	–	–	–	–	–
<i>Harmothoe extenuata</i> (Grube, 1840)	<u>17</u> 0.033	<u>6</u> 0.009	–	–	–	<u>6</u> 0.005	–
<i>Harmothoe imbricata</i> (Linnaeus, 1767)	–	–	<u>6</u> 0.002	<u>6</u> 0.002	<u>6</u> 0.003	–	–
<i>Harmothoe impar</i> (Johnston, 1839)	–	–	<u>8</u> 0.004	<u>3</u> 0.014	<u>13</u> 0.012	–	–
<i>Harmothoe reticulata</i> (Claparède, 1870)	<u>125</u> 0.092	<u>88</u> 0.098	<u>81</u> 0.065	<u>36</u> 0.031	<u>79</u> 0.077	<u>25</u> 0.033	<u>23</u> 0.074
<i>Lagis neapolitana</i> (Claparède, 1869)	<u>17</u> 0.021	–	<u>4</u> 0.013	–	<u>6</u> 0.003	–	–
<i>Leiochone leiopygos</i> (Grube, 1860)	–	–	<u>2</u> 0.004	–	–	–	–
<i>Lysidice ninetta</i> Audouin & H Milne Edwards, 1833	<u>8</u> 0.083	<u>6</u> 0.059	<u>17</u> 0.394	<u>9</u> 0.122	<u>2</u> 0.008	<u>6</u> 0.047	<u>3</u> 0.015

1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Nematonereis unicornis</i> (Grube, 1840)	–	–	<u>8</u> 0.014	<u>6</u> 0.019	<u>4</u> 0.003	<u>3</u> 0.002	<u>13</u> 0.007
<i>Neodexiospira pseudocorrugata</i> (Bush, 1905)	–	–	–	–	–	–	<u>5</u> 0.0005
Nereididae	<u>175</u>	<u>288</u>	<u>377</u>	<u>306</u>	<u>185</u>	<u>266</u>	<u>723</u>
Blainville, 1818	0.073	0.123	0.063	0.085	0.041	0.122	0.108
<i>Nereis zonata</i>	<u>242</u>	<u>275</u>	<u>92</u>	<u>50</u>	<u>19</u>	<u>22</u>	<u>190</u>
Malmgren, 1867	3.133	2.484	1.196	0.269	0.435	2.477	2.786
<i>Perinereis cultrifera</i> (Grube, 1840)	–	–	<u>2</u> 0,867	<u>13</u> 0,858	<u>2</u> 0,071	–	–
<i>Pholoe inornata</i>	<u>17</u>	<u>19</u>	<u>40</u>	<u>41</u>	<u>38</u>	<u>28</u>	<u>40</u>
Johnston, 1839	0.054	0.02	0.028	0.028	0.024	0.021	0.018
<i>Phyllodoce maculata</i> (Linnaeus, 1767)	<u>8</u>	<u>9</u>	<u>13</u>	<u>8</u>	–	<u>3</u>	–
0.021	0.022	0.053	0.006	–	0.002	–	
<i>Phyllodoce mucosa</i> Örsted, 1843	–	<u>3</u>	<u>8</u>	<u>3</u>	<u>6</u>	<u>19</u>	<u>13</u>
–	0.016	0.042	0.022	0.011	0.006	0.002	
<i>Platynereis dumerilii</i> (Audouin & Milne Edwards, 1833)	<u>8</u>	<u>13</u>	<u>48</u>	<u>47</u>	<u>56</u>	<u>59</u>	<u>65</u>
0.317	0.303	0.642	0.449	1.01	1.044	0.963	
<i>Polycirrus jubatus</i> Bobretzky, 1868	<u>8</u>	<u>3</u>	–	–	–	–	–
0.175	0.003	–	–	–	–	–	
<i>Polyophthalmus pictus</i> (Dujardin, 1839)	<u>17</u>	<u>22</u>	<u>160</u>	<u>769</u>	<u>390</u>	<u>119</u>	<u>513</u>
0.042	0.013	0.16	0.558	0.243	0.027	0.251	
<i>Prionospio cirrifera</i> Wirén, 1883	<u>25</u>	–	<u>31</u>	<u>11</u>	<u>13</u>	–	<u>8</u>
0.058	–	0.021	0.004	0.004	–	0.001	
<i>Protoaricia capsulifera</i> (Bobretzky, 1870)	–	–	–	–	–	–	<u>3</u> 0.0008
<i>Salvatoria clavata</i> (Claparède, 1863)	50	<u>69</u>	<u>140</u>	<u>333</u>	<u>350</u>	<u>216</u>	<u>753</u>
0.004	0.008	0.01	0.01	0.025	0.009	0.0305	
<i>Schistomeringos rudolphi</i> (Delle Chiaje, 1828)	–	–	<u>6</u> 0.006	–	<u>8</u> 0.008	–	–
<i>Spirobranchus triqueter</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	<u>27</u> 0.047	<u>31</u> 0.037	–	–	<u>3</u> 0,005
<i>Syllis hyalina</i> Grube, 1863	<u>175</u>	<u>84</u>	<u>146</u>	<u>189</u>	<u>113</u>	<u>106</u>	<u>198</u>
0.225	0.115	0.108	0.114	0.081	0.067	0.163	
<i>Syllis gracilis</i> Grube, 1840	<u>83</u>	<u>25</u>	<u>125</u>	<u>69</u>	<u>152</u>	<u>34</u>	<u>25</u>
0.071	0.014	0.144	0.061	0.093	0.026	0.008	
<i>Syllis prolifera</i> Krohn, 1852	<u>125</u>	<u>13</u>	<u>65</u>	<u>114</u>	<u>192</u>	<u>25</u>	<u>125</u>
0.096	0.019	0.059	0.068	0.139	0.022	0.089	
<i>Syllis variegata</i> Grube, 1860	–	<u>9</u>	<u>2</u>	<u>25</u>	<u>2</u>	<u>6</u>	<u>35</u>
–	0.008	0.001	0.006	0.002	0.003	0.029	
<i>Trypanosyllis zebra</i> (Grube, 1860)	–	<u>16</u>	<u>8</u>	<u>6</u>	<u>19</u>	<u>22</u>	<u>8</u>
–	0.017	0.006	0.003	0.022	0.03	0.009	
Bcero	<u>1033±</u>	<u>1175±</u>	<u>1795±</u>	<u>2393±</u>	<u>1854±</u>	<u>1203±</u>	<u>2795±</u>
Total	<u>622</u>	<u>172</u>	<u>793</u>	<u>1468</u>	<u>887</u>	<u>762</u>	<u>836</u>
	<u>3.939±</u>	<u>4.623</u>	<u>9.3186±</u>	<u>9.984±</u>	<u>4.313±</u>	<u>3.98±</u>	<u>4.644±</u>
	<u>1.96</u>	<u>±1.25</u>	<u>2.704</u>	<u>4.51</u>	<u>1.91</u>	<u>2.57</u>	<u>2.18</u>

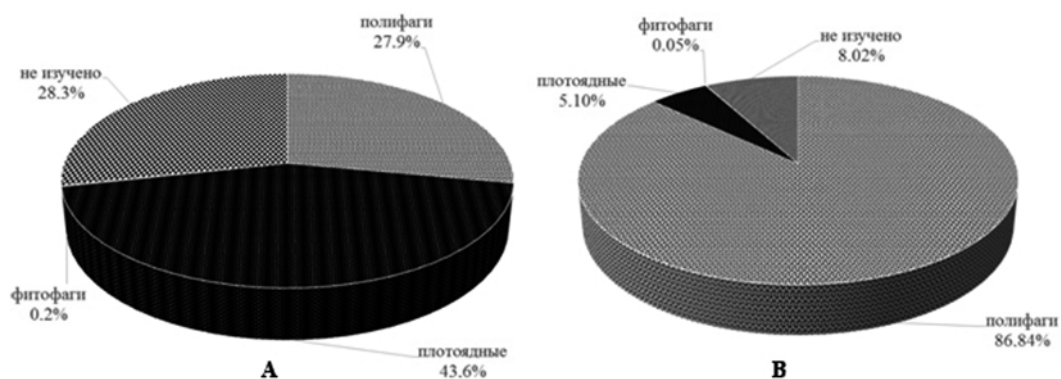


Рис. 3. Трофическая структура таксоцена полихет из обрастаний прибрежных скал (А – по численности, В – по биомассе).

Fig. 3. Trophic structure of the polychaete taxocenosis on coastal rock fouling (A: by abundance, B: by biomass).

животные, спектр питания которых не изучен, с преобладанием *S. hyalina* (34%). Полифаги занимают третье место; среди них преобладает *N. zonata* (31%), который в основном питается детритом и диатомовыми водорослями (Киселева 2004, Копий, Бондаренко 2020). Минимальны по численности на твёрдых грунтах полихеты-фитофаги.

Ранжированный ряд по биомассе возглавляют полифаги. Значительный вклад в этот показатель (48%) вносит *A. succinea*, которая питается детритом с растительными остатками, нитчатыми водорослями, червями, мелкими рачками, моллюсками, личинками хирономид, гидроидами, фораминиферами и нематодами (Киселёва 2004; Копий, Бондаренко 2020). Затем следуют животные, спектр питания которых не исследован. Среди них вид *L. ninetta* вносит 26.5% в общую биомассу полихет. Плотоядные занимают третье место, среди них преобладает вид *P. pictus* (77%). Самая малая доля биомассы отмечена у фитофагов.

В обрастаниях скал ранжированный ряд по индексу плотности возглавляют полихеты из семейства Nereididae – *A. succinea* и *N. zonata* (рис. 4). В Чёрном море они обитают на глубинах до 50 м в обрастаниях скал, камней и подводных сооружений (Киселева 2004; Копий, Бондаренко 2020).

Анализ литературных и собственных данных указывает на относительное богатство фауны полихет, обитающих в заповеднике на твёрдых (скальных) и мягких грунтах. За весь период исследований было идентифицировано 75 видов полихет, принадлежащих к 59 родам и 22 семействам. Наибольшее количество выявленных видов полихет принадлежит к родам *Harmothoe* Kinberg, 1856, *Syllis* Lamarck, 1818 (по 4 вида) и одному семейству Syllidae (12 видов).

На мягких грунтах в течение 1984–2021 гг. обнаружено 29 видов полихет, принадлежащих к 24 родам и 14 семействам (табл. 2).

В 1984 г., согласно архивным данным, на мягких грунтах зарегистрировано 26 видов полихет, принадлежащих к 21 роду и 13 семействам. Из них единично отмечены 18 видов (69%). Почти на всех станциях обнаружен *S. clavata*. В районе пляжа Биостанции в массовом количестве зарегистрирован *P. jubatus*, в районе Кузьмичёва Камня – *P. synophthalmica*, на остальных станциях эти виды встречались единичными особями. В 2008 г. выявлено всего 6 видов полихет, принадлежащих к 6 родам и 6 семействам, три вида (*M. fragilis*, *P. jubatus* и *P. kefersteini*) отмечены

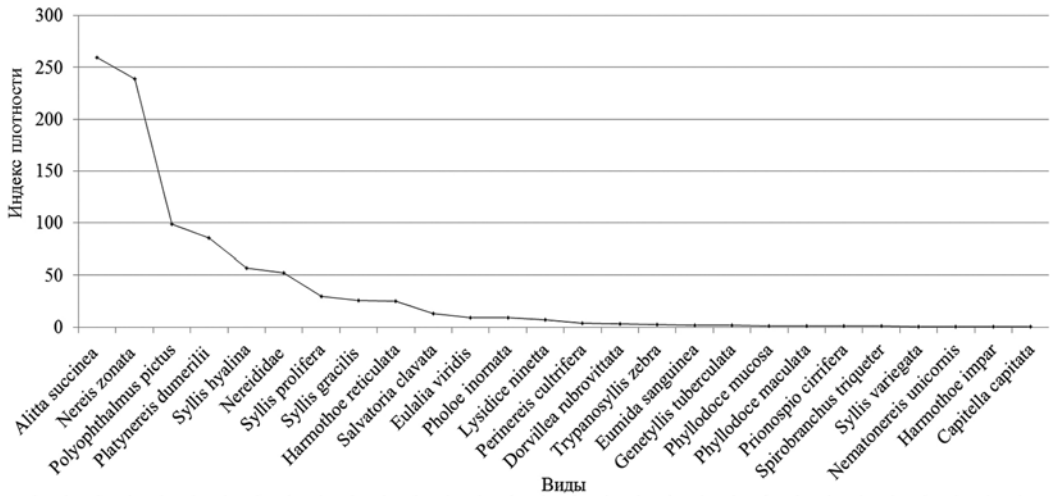


Рис. 4. Ранжированный ряд полихет по индексу плотности.

Fig. 4. Polychaete species ranked by their density index.

однократно в виде единичных экземпляров (Копий 2014; Копий, Бондаренко 2009). В 2021 г. обнаружено всего два вида многощетинковых червей. Полихета *N. littoralis* зарегистрирована в количестве двух экземпляров только в одной пробе в районе Кузьмичёва Камня, *S. papillocercus* встречен в 69% бентосных проб. Таким образом, за период с 1984 по 2021 гг. видовой состав полихет мягких грунтов заповедника уменьшился в 13 раз. Во все периоды исследований зарегистрирован *S. papillocercus*, но его численность была различной. В 1984 г. данный вид однократно зафиксирован в районе пляжа биостанции (56 экз./м²), в 2008 г. максимальная численность достигала 4813 экз./м², а в 2021 г. – снизилась до 550 экз./м². Двадцать два вида полихет обнаружено только в 1984 г., 2 вида – только в 2008 г., 1 вид – только в 2021 г. Возможно, что это снижение численности и разнообразия полихет связано с изменением структуры фитоценозов и уменьшением биомассы водорослей – макрофитов, ранее отмеченное в акватории Карадагского заповедника (Мильчакова 2015).

В обрастаниях скал за прошедший период (1938–2022 гг.) обнаружено 65 видов полихет, принадлежащих к 50 родам и 19 семействам (табл. 3). Наибольшее число видов обнаружено в 2021–2022 гг. Возможно, что наряду с другими причинами изменение количества этих видов в разные периоды связано с объёмом исследованного материала, различными глубинами исследования и сезонами года. Установлено, что полихеты *H. reticulata*, *N. zonata*, *P. cultrifera*, *P. dumerilii*, *S. gracilis* и *S. prolifera* зарегистрированы во все периоды исследований. Наибольшее количество видов полихет, обнаруженных только в один период исследований, относится к 2002–2009 гг.: *A. gracilis*, *E. naidina*, *J. heterostropha*, *Ph. lineata*, *P. militaris*, *P. caliendrum*, *Polydora* sp., *S. triqueter*, *P. limbata*, *V. infundibulum*.

Только в 1938–1940 гг. был обнаружен *N. laevigata*; в 1978–1980 гг. – *N. fucata*, *N. parretti*, *P. remota*, *P. aurantiaca*, *P. limbatus*, *P. macroceros*, *S. filicornis*, *S. pusilla* и *S. corrugatus*; в 2009–2012 гг. – *E. longissimi*, *Hesionidae* gen. sp., *M. longicornis*, *N. pulligera*, *S. bulbosa*, *S. corrugatus*; в 2021–2022 гг. – *A. mediterranea*, *F. enigmaticus*, *H. extenuata*, *H. impar*, *L. neapolitana*, *L. leiopygos*, *N. unicornis*, *Ph. mucosa*. Необходимо отметить, что восемь обнаруженных нами видов (*A. mediterranea*, *F. enigmaticus*, *H. extenuata*, *H. impar*, *L. leiopygos*, *N. pseudocorrugata*, *P. capsulifera*, *S. triqueter*)

Табл. 2. Видовой состав полихет мягких грунтов (1984–2021 гг.).

Table 2. Species composition of polychaetes of soft substrates (1984–2021).

Виды Species	Годы Years		
	1984	2008	2021–2022
<i>Arenicola marina</i> (Linnaeus, 1758)	+		
<i>Capitella capitata</i> (Fabricius, 1780)	+		
<i>Capitella minima</i> (= <i>Capitostatus minimus</i>) Langerhans, 1880	+		
<i>Eumida sanguinea</i> (= <i>Eulalia sanguinea</i>) (Örsted, 1843)	+		
<i>Genetyllis tuberculata</i> (= <i>Phyllodoce tuberculata</i>) (Bobretzky, 1868)	+		
<i>Harmothoe imbricata</i> (Linnaeus, 1767)	+		
<i>Malacoceros fuliginosus</i> (= <i>Scolecopsis fuliginosa</i>) (Claparède, 1868)	+		
<i>Malacoceros tetracerus</i> (Schmarda, 1861)	+		
<i>Microphthalmus fragilis</i> Bobretzky, 1870		+	
<i>Mysta picta</i> (= <i>Eteone picta</i>) (Quatrefages, 1866)	+		
<i>Naineris laevigata</i> (Grube, 1855)	+		
<i>Namanereis littoralis</i> (Grube, 1982)			+
<i>Nephtys</i> sp.	+		
<i>Nereis zonata</i> Malmgren, 1867	+		
<i>Perinereis cultrifera</i> (Grube, 1840)	+		
<i>Pholoe minuta</i> (= <i>Pholoe synophthalmica</i>) (Fabricius, 1780)	+		
<i>Pisione remota</i> (Southern, 1914)		+	
<i>Polycirrus jubatus</i> Bobretzky, 1868	+	+	
<i>Prionospio cirrifera</i> Wiren, 1883	+		
<i>Protodorvillea kefersteini</i> (McIntosh, 1869)	+	+	
<i>Pterocirrus limbatus</i> (= <i>Eulalia limbata</i>) (Claparède, 1868)	+		
<i>Saccocirrus papillocercus</i> Bobretzky, 1872	+	+	+
<i>Salvatoria clavata</i> (Claparede, 1863)	+	+	
<i>Pterocirrus macroceros</i> (= <i>Eulalia macroceros</i>) (Grube, 1860)	+		
<i>Spio filicorni</i> (Müller, 1776)	+		
<i>Syllides longocirratu</i> s (Örsted, 1845)	+		
<i>Syllis gracilis</i> Grube, 1840	+		
<i>S. hyalina</i> Grube, 1863	+		
<i>S. variegata</i> Grube, 1860	+		
Количество видов Number of species	26	6	2

не были указаны в 2004 г. в аннотированном списке морской флоры и фауны Карадагского природного заповедника (Мурина и др. 2004), но *N. pseudocorrugata* был зарегистрирован ранее в сборах 2009–2012 гг., а вид *S. triqueter* – в бентосных пробах 1978–1980 и 2009–2012 гг.

В период с 1938 по 2012 гг. по частоте встречаемости (от 83.5 до 100%) и количественным показателям доминировал *N. zonata*. В 1938–1940 гг. его численность была 1037 экз./м², а биомасса – 1.216 г/м², что составило 78% общей численности

Табл. 3. Видовой состав полихет твёрдых грунтов (1938–2022 гг.).

Table 3. Species composition of polychaetes of hard substrates (1938–2022).

Виды Species	Годы Years				
	1938– 1940	1978– 1980	2002– 2009	2009– 2012	2021– 2022
1	2	3	4	5	6
<i>Alitta succinea</i> (Leuckart, 1847)		+	+		+
<i>Amphiglena mediterranea</i> (Leydig, 1851)					+
<i>Amphitritides gracilis</i> (Grube, 1860)			+		
<i>Capitella capitata</i> (Fabricius, 1780)				+	+
<i>Dorvillea rubrovittata</i> (Grube, 1855)			+	+	+
<i>Eulalia viridis</i> (Linnaeus, 1767)	+		+	+	+
<i>Eumida sanguinea</i> (Örsted, 1843)	+		+	+	+
<i>Eunereis longissimi</i> (Johnston, 1840)				+	
<i>Exogone naidina</i> Örsted, 1845			+		
<i>Fabricia stellaris</i> (= <i>Fabricia sabella</i>) (Müller, 1774)		+	+		+
<i>Ficopomatus enigmaticus</i> (Fauvel, 1923)					+
<i>Genetyllis tuberculata</i> (Bobretzky, 1868)			+		+
<i>Haplosyllis spongicola</i> (Grube, 1855)			+		+
<i>Harmothoe extenuata</i> (Grube, 1840)					+
<i>Harmothoe imbricata</i> (Linnaeus, 1767)		+	+	+	+
<i>Harmothoe impar</i> (Johnston, 1839)					+
<i>Harmothoe reticulata</i> (Claparède, 1870)	+	+	+	+	+
Hesionidae gen. sp.				+	
<i>Janua heterostropha</i> (= <i>Janua pagenstecheri</i>) (Montagu, 1803)			+		
<i>Lagis neapolitana</i> (Claparède, 1869)					+
<i>Leiochone leiopygos</i> (Grube, 1860)					+
<i>Lysidice ninetta</i> Audouin et H Milne Edwards, 1833		+	+	+	+
<i>Micronephthys longicornis</i> (= <i>Micronephthys stammeri</i>) (Perejaslvtseva, 1891)				+	
<i>Mysta picta</i> (= <i>Eteone picta</i>) (Quatrefages, 1866)	+	+	+		
<i>Nainereis laevigata</i> (Grube, 1855)	+				
<i>Neanthes fucata</i> (Savigny, 1822)		+			
<i>Nematonereis unicornis</i> (Grube, 1840)					+
<i>Neodexiospira pseudocorrugata</i> (Bush, 1905)				+	+
Nereidae gen. sp.	+			+	+
<i>Nereiphylla paretii</i> Blainville, 1828		+			
<i>Nereis</i> sp.				+	
<i>Nereis zonata</i> Malmgren, 1867	+	+	+	+	+
<i>Nudisyllis pulligera</i> (Krohn, 1852)				+	
<i>Perinereis cultrifera</i> (Grube, 1840)	+	+	+	+	+
<i>Pholoe inornate</i> (= <i>Pholoe synophthalmica</i>) Johnston, 1839		+	+	+	+
<i>Phyllodoce lineata</i> (Claparède, 1870)			+		
<i>Phyllodoce maculate</i> (Linnaeus, 1767)			+		+
<i>Phyllodoce mucosa</i> Örsted, 1843					+
<i>Pileolaria militaris</i> Claparède, 1870			+		
<i>Pisione remota</i> (Southern, 1914)		+			

1	2	3	4	5	6
<i>Platynereis dumerilii</i> (Audouin et Milne Edwards, 1833)	+	+	+	+	+
<i>Polycirrus caliendrum</i> Claparède, 1869			+		
<i>Polycirrus jubatus</i> Bobretzky, 1868	+		+		+
<i>Polycirrus</i> sp.				+	
<i>Polydora</i> sp.			+		
<i>Polyophthalmus pictus</i> (Dujardin, 1839)			+		+
<i>Protoaricia capsulifera</i> (Bobretzky, 1870)					+
<i>Spirobranchus triqueter</i> (= <i>Pomatoceros triqueter</i>) (Linnaeus, 1758)			+		
<i>Prionospio cirrifera</i> Wirén, 1883			+	+	+
<i>Proceraea aurantiaca</i> (Claparède, 1868)		+			
<i>Pseudomystides limbate</i> (Saint-Joseph, 1888)			+		
<i>Pterocirrus limbatus</i> (Claparède, 1868)		+			
<i>Pterocirru macroceros</i> (Grube, 1860)		+			
<i>Sabellaria taurica</i> (Rathke, 1837)	+			+	
<i>Salvatoria clavate</i> (Claparède, 1863)			+	+	+
<i>Schistomeringos rudolphi</i> (Delle Chiaje, 1828)			+		+
<i>Sphaerosyllis bulbosa</i> Southern, 1914				+	
<i>Spio filicornis</i> (Müller, 1776)		+			
<i>Spirobranchus triqueter</i> (= <i>Potamoceros triqueter</i>) (Linnaeus, 1758)		+		+	+
<i>Spirorbis pusilla</i> Rathke, 1837		+			
<i>Spirorbis corrugatus</i> (Montagu, 1803)		+		+	
<i>Syllis gracilis</i> Grube, 1840	+	+	+	+	+
<i>Syllis hyaline</i> Grube, 1863			+	+	+
<i>Syllis prolifera</i> Krohn, 1852	+	+	+	+	+
<i>Syllis variegata</i> Grube, 1860	+	+	+		+
<i>Trypanosyllis zebra</i> (Grube, 1860)			+	+	+
<i>Vermiliopsis infundibulum</i> (Philippi, 1844)			+		
Количество видов Number of species	14	23	36	29	38

Примечание: 1938–1940 гг. – литературные данные (Шаронов 1952); 1978–1980 гг. – (Синегуб 2004); 2002–2009 гг. – (Лисицкая, Мурина 2012); 2009–2012 гг. – (Болтачева и др. 2015; Ковалева и др. 2014; Копий 2019); 2021–2022 гг. – данные автора.

Note: 1938–1940: literature data (Sharoniov 1952); 1978–1980: (Sinegub 2004); 2002–2009: (Lisitskaya, Murina 2012); 2009–2012: (Boltacheva et al. 2015; Kovaleva et al. 2014; Kopyi 2019); 2021–2022: original data from the author.

и 57% общей биомассы полихет; в 1978–1980 гг. численность изменилась незначительно (1288 экз./м²), а биомасса возросла до 4.768 г/м² при вкладе в общую численность и биомассу 68.5% и 69.6%, соответственно; в 2009–2012 гг. численность снизилась почти в 2 раза (722 экз./м²), но биомасса возросла в 1.5 раза (7.108 г/м²), вклад в общую численность и биомассу составил 49% и 53%, соответственно. В наших пробах по встречаемости также доминировал *N. zonata*, но частота снизилась до 53%. По сравнению с периодом 2009–2012 гг. численность этого нереиса уменьшилась в 5.6 раза (129 экз./м²), однако он остался доминантом по этому показателю. Вклад *N. zonata* в общую численность и биомассу полихет составил 7% и 24%,

соответственно. В 2021–2022 гг. максимальная биомасса была зарегистрирована у полихеты *A. succinea*.

В ходе изучения трофической структуры таксоцена полихет выяснилось, что во все периоды исследований доминировали полифаги. В 1978–1980 гг. доля детритофагов составляет 5%, к 2002–2009 гг. она снижается до 3%, в последующие годы детритофаги не обнаружены вовсе. Так же происходит сокращение доли фитофагов: в 2002–2009 гг. доля фитофагов составила 8%, в 2009–2012 гг. – 4%, в 2021–2022 гг. – 3%. Снижение доли фитофагов может быть связано с деградацией цистозировых фитоценозов на глубинах 1–2 м и трансформацией их в смешанные фитоценозы бурых, зелёных и красных мезосапробных водорослей (Костенко и др. 2008).

Анализ фаунистического сходства видового состава полихет в различные периоды показал варьирование индекса Сёренсена-Чекановского от 0.35 до 0.68 (табл. 4).

Табл. 4. Сравнительный анализ видового состава полихет в различные периоды исследований по индексу Сёренсена-Чекановского.

Table 4. Comparative analysis of the polychaetes species composition in different periods of research based on Sørensen-Czekanowski index.

	1938–1940	1978–1980	2002–2009	2009–2012	2021–2022
1938–1940	0				
1978–1980	0.44	0			
2002–2009	0.45	0.47	0		
2009–2012	0.45	0.48	0.35	0	
2021–2022	0.4	0.43	0.68	0.59	0

Низкие значения данного индекса свидетельствуют о значительных различиях между видовым составом полихет в разные периоды исследований. Сходство видового состава полихет более 50% отмечено при сравнении 2021–2022 гг. с периодами 2002–2009 и 2009–2012 гг. (табл. 4).

Заключение

В материалах 2021–2022 гг. по всему полигону исследований обнаружено 40 видов полихет, относящихся к 30 родам и 15 семействам. Средняя численность полихет составила 100 ± 53 экз./м², средняя биомасса – 3.547 ± 0.023 г/м². Основной вклад в общую численность и биомассу внёс вид *S. papillocercus* – 98 и 99%, соответственно. В биотопе обрастаний обнаружено 38 видов полихет. Средняя численность полихет составила 1827 ± 376 экз./м², средняя биомасса – 6.005 ± 1.202 г/м². Основной вклад в общую численность внёс *Polyophthalmus pictus* (17%), в общую биомассу – *Alitta succinea* (41%). Трофическая структура полихет представлена полифагами, фитофагами и плотоядными видами; спектр питания ряда видов остаётся невыясненным. Полифаги (19 видов) – самая многочисленная группа, и лишь один вид является фитофагом.

По результатам литературных и собственных данных установлено, что за весь период с 1938 по 2022 гг. в прибрежье Карадагского заповедника на скалах и мягких грунтах идентифицировано 75 видов полихет.

На мягких грунтах с 1984 до 2021 гг. отмечено 29 видов полихет, а в период 2021–2022 гг. только два вида – *Namanereis littoralis* и *Saccocirrus papillocercus*. Следовательно, в течение 1984–2022 гг. количество видов в этих биотопах сократилось более чем в 13 раз.

В обрастаниях скал, напротив, наибольшее число видов (38) обнаружено в 2021–2022 гг., а наименьшее (14) – в 1938–1940 гг. (всего за период 1938–2022 гг. 65 видов). В трофической структуре обрастателей доминировали полифаги, наименьшая доля принадлежала фитофагам, причём этот показатель за прошедший период уменьшился с 8 до 3%. Снижение доли фитофагов может быть связано с деградацией цистозировых фитоценозов на малых глубинах (1–2 м) и трансформацией их в фитоценозы с содоминированием бурых многолетников с зелёными и красными мезосапробными водорослями.

Таким образом, за период с 1938 по 2022 гг. в прибрежных биотопах мягких и твёрдых грунтов морской акватории Карадагского природного заповедника произошла трансформация видового состава, количественных параметров и трофической структуры полихет. Предположительно, снижение численности и разнообразия многощетинковых червей на мягких грунтах связано с уменьшением биомассы водорослей–макрофитов. Несомненно, что здесь важную роль также играют особенности фитоценозов и субстрата, рассмотрение которых не входило в задачи данного исследования. Влияние на фауну полихет Карадагского заповедника типа и структуры растительных сообществ, произрастающих на скалах, песчаных и илистых субстратах, будет рассмотрено отдельно на основе результатов данного исследования, которые уже сейчас могут быть использованы при комплексной сравнительной оценке видового состава и количественных показателей таксоцена полихет в целях экологического мониторинга заповедных акваторий Чёрного моря.

Благодарности

Автор выражает искреннюю благодарность сотрудникам отдела экологии бентоса Института биологии южных морей РАН (ФИЦ ИнБЮМ РАН) к. б. н., с. н. с. В. А. Тимофееву, к. б. н., с. н. с. М. В. Макарову, к. б. н., н. с. М. А. Ковалёвой и сотруднику отдела оптики и биофизики моря Морского гидрофизического института РАН м. н. с. А. А. Латушкину за помощь в сборе материала, вед. инж. И. Н. Аннинской за помощь в обработке проб. Автор благодарен к. б. н., с. н. с. Г. А. Колочкиной (Институт океанологии им. П. П. Ширшова РАН), а также редакторам журнала за полезные замечания по данной работе и ценные советы в плане дальнейших исследований.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ РАН по теме «Биоразнообразие как основа устойчивого функционирования морских экосистем, критерии и научные принципы его сохранения» (№ гос. регистрации 1023032000049-6-1.6.21).

Литература (References)

- Белич Т. В., Садогурская С. А., Садогурский С. Е.** 2019. К изучению водорослей–макрофитов и цианобактерий прибрежно–аквальных комплексов юго–восточного района Крыма // *Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада*. Вып. 131. С. 61–69. (**Belich T. V., Sadogurskaya S. A., Sadogurskiy S. Ye.** 2019. To the study of algae–macrophytes and cyanobacteria of the coastal–aquatic complexes of the south–eastern region of the Crimea. *The Bulletin of the State Nikita Botanical Garden* 131: 61–69. [In Russian].) <https://doi.org/10.25684/NBG.boolt.131.2019.07>
- Биология Чёрного моря у берегов Юго–Восточного Крыма*. 2018. (Ред. Костенко Н. С.) – Симферополь: ИТ «АРИАЛ». 376 с. (*The Biology of the Black Sea Offshore Area at the South–Eastern Crimea*. 2018. (Ed. N. S. Kostenko). Simferopol: ARIAL, 376 pp. [In Russian].) <https://doi.org/10.21072/978-5-907032-04-0>
- Болтачева Н. А., Ковалёва М. А., Макаров М. В., Бондаренко Л. В.** 2015. Многолетние изменения макрофауны скал в зоне верхней сублиторали у Карадага (Чёрное море) // 100 лет Карадагской научной станции им. Т. И. Вяземского. Сборник научных трудов (ред. А. В. Гаевская, А. Л. Морозова). – Симферополь: Н. Орианда. С. 530–548. (**Boltacheva N. A., Kovaleva M. A., Makarov M. V., Bondarenko L. V.** 2015. Macrofauna on the rocks: long–term changes in the upper subtidal zone of Karadag (Black Sea). In: A. V. Gaevskaya, A. L. Morozova (Eds.): 100 years of the T. I. Vyazemsky Karadag research station: Proceedings. Simferopol: N. Orianda, pp. 530–548. [In Russian].)

- Воробьев В. П.** 1949. Бентос Азовского моря // Труды Азово–Черноморской научной рыбохозяйственной станции. Вып. 13. – Симферополь: Крымиздат, 193 с. (**Vorobyov V. P.** 1949. Benthos of the Sea of Azov. In: Proceedings of the Azov–Black Sea Research Institute of Marine Fisheries and Oceanography. Vol. 13. Simferopol: Krymizdat, 193 pp. [In Russian].)
- Гринцов В. А.** 2018. Макрозообентос твердых естественных и искусственных субстратов // Биология Черного моря у берегов Юго–Восточного Крыма (ред. Н. С. Костенко). – Симферополь: ИТ «АРИАЛ», С. 262–272. (**Grintsov V. A.** 2018. Macrozoobenthos of solid natural and artificial substrates In: N. S. Kostenko (Ed.). The Biology of the Black Sea Offshore Area at the South–Eastern Crimea. Simferopol: PP “ARIAL”, pp. 262–272. [In Russian].) <https://doi.org/10.21072/978-5-907032-04-0>
- Гринцов В. А., Лисицкая Е. В.** 2016. Видовое разнообразие беспозвоночных сообщества обрастания зоны заплеска района Карадага // Заповедники Крыма. Биологическое и ландшафтное разнообразие, охрана и управление. Материалы VIII междунар. научно–практической конференции 28–30 апреля 2016 г. – Симферополь. С. 287–289. (**Grintsov V. A., Lisitskaya E. V.** 2016. Species diversity of invertebrates in the fouling community of the splash zone of the Karadag region. In: The Nature Reserves of the Crimea. Biological and Landscape Diversity, Conservation and Management. Proceedings of the VIII International Scientific–Practical Conference, 28–30 April 2016. Simferopol, pp. 287–289. [In Russian].)
- Гринцов В. А., Мурина В. В., Евстигнеева И. К.** 2005. Биоразнообразие и структура сообщества обрастания твердых субстратов Карадагского природного заповедника (Чёрное море) // *Морской экологический журнал*. Т. IV. № 3 С. 37–47. (**Grintsov V. A., Murina V. V., Evstigneeva I. K.** 2005. Biodiversity and structure of fouling community on the hard substrata of Karadag natural reservation (the Black Sea). *Marine Ecological Journal* 4(3): 37–47. [In Russian].)
- Зайцев Ю. П.** 2006. Введение в экологию Чёрного моря. – Одесса: Эвен. 224 с. (**Zaitsev Yu. P.** 2006. An introduction to Black Sea ecology. Odessa: Even, 224 pp. [In Russian].)
- Киселёва М. И.** 1981. Бентос рыхлых грунтов Чёрного моря. – Киев: Наукова думка 163 с. (**Kiseleva M. I.** [Soft–bottom benthos of the Black Sea. Kiev: Naukova Dumka Publ., 163 pp. [In Russian].)
- Киселёва М. И.** 2004. Многощетинковые черви (Polychaeta) Чёрного и Азовского морей. – Апатиты: Изд–во Кольского науч. центра РАН. 409 с. (**Kiseleva M. I.** 2004. Polychaetes (Polychaeta) of the Azov and Black Seas. Apatity: Kola Science Centre Press of the RAS, 409 pp. [In Russian].)
- Киселёва Г. А., Колова К. А., Молчанова Ю. В.** 2010. Полихеты в ассоциациях водорослей акватории Карадага // *Экосистемы, их оптимизация и охрана*. Вып. 3. С. 42–49. (**Kiseleva G. A., Kolova K. A., Molchanova Y. W.** 2010. Polychaeta in the tangle of the algae on the aquatorium of Karadag. *Optimization and Protection of Ecosystems* 3: 42–49. [In Russian].)
- Киселёва Г. А., Коновалов В. С., Лапченко А. А., Колова К. А.** 2009. Видовой состав и динамика макрозообентоса в ассоциациях водорослей Карадагского природного заповедника // *Экосистемы, их оптимизация и охрана*. Вып. 20. С. 57–66. (**Kiselyova G. A., Konovalov W. S., Lapchenko A. A., Kolova K. A.** 2009. Species diversity and dynamics of the macrozoobenthos of associations of algae in Karadag Natural Reserve. *Optimization and Protection of Ecosystems* 20: 57–66. [In Russian].)
- Ковалёва М. А., Болтачева Н. А., Макаров М. В., Бондаренко Л. В.** 2014. Обрастания естественных твердых субстратов (скал) акватории Карадагского природного заповедника // *Экосистемы, их оптимизация и охрана*. Вып. 10. С. 77–81. (**Kovaleva M. A., Boltacheva N. A., Makarov M. V., Bondarenko L. V.** 2014. The fouling community on the natural hard substrata of Karadag Nature Reserve (the Black Sea). *Optimization and Protection of Ecosystems* 10: 77–81. [In Russian].)
- Колова К. А., Молчанова Ю. В., Киселёва Г. А.** 2011. Динамика видового богатства макрозообентоса в ассоциациях водорослей Карадагского природного заповедника // *Морський екологічний журнал*. Отд. вып. № 2. С. 37–42. (**Kolova K. A., Molchanova Yu. V., Kiselyova G. A.** 2011. Dynamics of species diversity of the macrozoobenthos of the algae tangle in Karadag Natural Reserve. *Marine Ecological Journal* Sep. Iss. 2: 37–42. [In Russian].)
- Копий В. Г.** 2014. Полихеты зоны псевдолиторали Карадага (Крым, Чёрное море) // Актуальные проблемы экологии В 2 частях. Часть 1. X международная научно–практическая конференция 1–3 октября 2014. – Гродно. С. 91–93. (**Kopiy V. G.** 2014. Polychaetes of the pseudolittoral zone of Karadag (Crimea, Black Sea). In: Actual problems of ecology In 2 hours. Part 1. X International Scientific Practical Conference. 1–3 October 2014. Grodno, pp. 91–93. [In Russian].)

- Копий В. Г.** 2017. Макрозообентос зоны псевдолиторали крымских заповедников // *Труды Карадагской научной станции им. Т. И. Вяземского – природного заповедника РАН*. Т. 1(3). С. 29–37. (**Kopyi V. G.** 2017. Macrozoobenthos in the pseudolittoral zone of the Crimean Nature Reserves. *Proceedings of the T. I. Vyazemsky Karadag scientific station – Nature Reserve of the RAS*1(3): 29–37. [In Russian].)
- Копий В. Г.** 2018. Макрозообентос псевдолиторали // *Биология Черного моря у берегов Юго-Восточного Крыма* / Ред. Н. С. Костенко. – Симферополь: ИТ «АРИАЛ». С. 252–255. (**Kopyi V. G.** 2018. Macrozoobenthos of pseudolittoral In: N. S. Kostenko (Ed.). *The Biology of the Black Sea Offshore Area at the South–Eastern Crimea*. –Simferopol: PP “ARIAL”, pp. 252–255. [In Russian].)
- Копий В. Г.** 2019. Полихеты обрастаний в прибрежных акваториях заповедников Крыма и Кавказа // *Биота и среда заповедных территорий*. № 2. С. 48–65. (**Kopyi V. G.** 2019. Polychaetes of fouling substrates at the coastal marine reserves of the Crimea and the Caucasus. *Biota and Environment of the Protected Territories*. Iss. 2: 48–65. [In Russian].) <https://doi.org/10.25808/26186764.2019.92.22.004>
- Копий В. Г., Бондаренко Л. В.** 2009. Бентос биотопа песка зоны заплеска Карадага // *Заповедники Крыма. Теория, практика и перспективы заповедного дела в Черноморском регионе. Материалы V междунар. научно–практической конференции 22–23 октября 2009.* – Симферополь. С. 294–298. (**Kopyi V. G., Bondarenko L. V.** 2009. Benthos of the biotope of sand of splash zone of Karadag. In: Bagrov N. V. (Ed.). *The Nature Reserve of Crimea. Theory, Practice and Perspectives Conservation Business in the Black Sea Region. Proceedings of the 5th International Scientific Practical Conference, 22–23 October 2009*. Simferopol, pp. 294–298. [In Russian].)
- Копий В. Г., Бондаренко Л. В.** 2020. Атлас обитателей псевдолиторали Азово–Черноморского побережья Крыма. – Севастополь: Изд–во Института биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН. – 120 с. (**Kopyi V. G., Bondarenko L. V.** 2020. Atlas of the inhabitants of the pseudo–littoral of the Sea of Azov–Black Sea coast of Crimea. Sevastopol: IBBS, 120 pp. [In Russian].) <https://doi.org/10.21072/978-5-6044865-1-1>.
- Костенко Н. С.** 2015. Гидробиологические исследования на Карадаге (обзор) // 100 лет Карадагской научной станции им. Т. И. Вяземского: сборник научных трудов (ред. А. В. Гаевская, А. Л. Морозова). – Симферополь: Н. Орианда. С. 385–440. (**Kostenko N. S.** 2015. Hydrobiological research at the Karadag Mountain Area (Review). In: A. V. Gaevskaya and A. L. Morozova (Eds.). *100 years of the T. I. Vyazemsky’s Karadag Scientific Station: issue of scientific papers*. Simferopol: N. Orianda, pp. 385–440. [In Russian].)
- Костенко Н. С., Дикий Е. А., Заклецкий А. А.** 2008. Тенденции многолетних изменений фитоценозов «цистозирового пояса» Карадагского природного заповедника (Крым, Чёрное море) // *Морской экологический журнал*. Т. 7 (3). С. 25–36. (**Kostenko N. S., Dikiy E. A., Zaklyotsky A. A.** 2008. Long–term changes in *Cystoseira* phytocenosis of Karadag Natural Reserve (Crimea, Black Sea). *Marine Ecological Journal* 7 (3): 25–36. [In Russian].)
- Лисицкая Е. В., Мурина В. В.** 2012. Биоразнообразие Polychaeta обрастания твёрдых субстратов (Карадаг, Чёрное море) // *Заповедники Крыма. Биоразнообразие и устойчивое развитие. тезисы докладов II международной научно–практической конференции 12–16 сентября 2012.* – Симферополь. – С. 201–204. (**Lisitskaya E. V., Murina V. V.** 2012. Biodiversity of Polychaeta fouling on solid substrates (Karadag, Black Sea). In: *The Nature Reserves of the Crimea. Biodiversity and Sustainable Development. Abstracts of reports of the II International Scientific Practical Conference 12–16 September 2012*. Simferopol, pp. 201–204. [In Russian].)
- Мазлумян С. А., Болтачёва Н. А., Ревков Н. К.** 2009. Изменение разнообразия бентоса в биотопе песка Карадагского природного заповедника (юго–восточное побережье Крыма // *Карадаг 2009: сборник научных трудов, посвящённый 95–летию Карадагской научной станции и 30–летию Карадагского природного заповедника НАН Украины* (ред. А. В. Гаевская, А. Л. Морозова). – Севастополь: ЭКОСИ–Гидрофизика. – С. 382–400. (**Mazlumyan S. A., Boltachova N. A., Revkov N. K.** 2009. Changes of benthos diversity in the sand biotope (south–eastern Crimea). In: A. V. Gaevskaya, A. L. Morozova (Eds.). *Karadag 2009, Collection of scientific papers dedicated to the 95th anniversary of the Karadag Research Station and 30th anniversary of the Karadag Natural Reserve of the National Academy of Sciences of Ukraine*. Sevastopol: ECOSI–Gidrofizika, pp. 382–400. [In Russian].)
- Мальцев В. И., Смирнова Ю. Д., Кондратьева Е. Н.** 2018. Результаты гидролого–гидрохимического мониторинга акватории Карадагского природного заповедника и прилегающих

- прибрежных мелководий в 2012–2018 гг. // *Труды Карадагской научной станции им. Т. И. Вяземского – природного заповедника РАН*. Т. 4(8). С. 3–15. (Maltsev V. I., Smirnova Yu. D., Kandratiyeva E. N. 2018. Results of hydrological and hydrochemical monitoring of the water area of the Karadag Nature Reserve and adjacent near-shore shallow waters in 2012–2018. *Proceedings of T. I. Vyazemsky Karadag scientific station Nature Reserve of the RAS*4(8): 3–15. [In Russian].)
- Мильчакова Н. А.** 2015. Состояние макрофитобентоса Карадагского природного заповедника и прилегающих особо охраняемых природных территорий // 100 лет Карадагской научной станции им. Т. И. Вяземского: сборник научных трудов (ред. А. В. Гаевская, А. Л. Морозова). – Симферополь: Н. Орианда. – С. 506–523. (Milchakova N. A. 2015. Current state of macrophytobenthos in Karadag Nature Reserve and adjacent objects of the marine protected area (Crimea, the Black Sea). In: Gaevskaya A. V., Morozova A. L. (Eds.). 100 years of the T. I. Vyazemsky Karadag research station. Simferopol: N. Orianda Publ, pp. 506–523. [In Russian].)
- Мильчакова Н. А., Александров В. В., Бондарева Л. В., Панкеева Т. В., Чернышёва Е. Б.** 2015. Морские охраняемые акватории Крыма. Научный справочник (ред. Мильчаковой Н. А.). – Симферополь: Н. Орианда. – 312 с. (Milchakova N. A., Aleksandrov V. V., Bondareva L. V., Pankeeva T. V., Chernysheva E. B. 2015. Marine protected areas of the Crimea. Scientific handbook (Ed. Milchakova N. A.). Simferopol: N. Orianda Publ, 312 pp. [In Russian].)
- Мурина В. В., Киселева Г. А., Костенко Н. С.** 2004. Видовой состав и количественное развитие многощетинковых червей из сообщества обрастаний волнореза пос. Курортное (Карадаг) // Сборник научных трудов, посвящённый 90-летию Карадагской научной станции им. Т. И. Вяземского и 25-летию Карадагского природного заповедника НАНУ. Кн. 2. – Симферополь: СОНАТ – С. 340–361. (Murina V. V., Kiseleva G. A., Kostenko N. S. 2004. Species composition and quantitative development of polychaete worms from the fouling community of the breakwater of the village. Resort (Karadag). In: Proceedings dedicated to 90th anniversary of T. I. Vyazemsky Karadag scientific station and 25th anniversary of Karadag Nature Reserve. Book 2. Simferopol. SONAT, pp. 340–361. [In Russian].)
- Рябушко Л. И., Бондаренко А. В., Балычева Д. С.** 2019. Особо охраняемые природные территории черноморского побережья Крыма (очерк) // *Биота и среда заповедных территорий*. № 2. С. 117–135. (Ryabushko L. I., Bondarenko A. V., Balycheva D. S. 2019. Specially Protected Natural Areas of the Black Sea Coast of Crimea (Essay). *Biota and Environment of Natural Areas* 2: 117–135. [In Russian].). <https://doi.org/10.25808/26186764.2019.49.13.008>
- Сёмкин Б. И., Горшков М. В.** 2010. Об оценке сходства и различия в серии флористических и фитоценологических описаний // *Комаровские чтения*. Вып. 57. С. 203–220. (Semkin B. I., Gorshkov M. V. 2010. About estimation of similarity and dissimilarity in series of floristic and phytocenotic lists. *Komarov Readings* 57: 203–220. [In Russian].)
- Синегуб И. А.** 2004. Макрофауна зоны верхней сублиторали скал в Чёрном море у Карадага. Карадаг: гидробиологические исследования // Сборник научных трудов, посвящённый 90-летию Карадагской научной станции им. Т. И. Вяземского и 25-летию Карадагского природного заповедника НАНУ. Кн. 2. – Симферополь: СОНАТ. – С. 121–133. (Sinigub I. A. 2004. Macrofauna of upper rocky sublittoral in the Black Sea near Karadag. In: Proceedings dedicated to 90th anniversary of T. I. Vyazemsky Karadag scientific station and 25th anniversary of Karadag Nature Reserve. Book 2. Simferopol: SONAT, pp. 121–132. [In Russian].)
- Шаронов И. В.** 1952. Фауна скал и каменистых россыпей у Карадага // *Труды Карадагской биологической станции*. Вып. 12. С. 68–77. (Sharonov I. V. 1952. Fauna of rocks and stony placers near Karadag. *Proceedings of Karadag Scientific Station* 12: 68–77. [In Russian].)
- Fauchald K., Jumars P. A.** 1979. The diet of worms: a study of polychaete feeding guilds. *Oceanography and Marine Biology – An Annual Review* 17: 193–284.
- Guérin J. P.** 1971. Modalités d'élevage et description des stades larvaires de *Polyopthalmus pictus* Dujardin (Annélide Polychète). *Vie Milieu* 22: 143–152.
- Ricevuto E., Vizzini S., Gambi M. C.** 2015. Ocean acidification effects on stable isotope signatures and trophic interactions of polychaete consumers and organic matter sources at a CO₂ shallow vent system. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 468: 105–117. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2015.03.016>
- WoRMS Editorial Board.** 2022. World Register of Marine Species. Available from <https://www.marinespecies.org> at VLIZ. Accessed 2022–06–07. <https://doi.org/10.14284/170>

УДК 581.524.323.(571.645)

https://doi.org/10.25221/2782-1978_2024_1_3

<https://elibrary.ru/bjqrw>

Воздействие пеплопада извержения вулкана Шивелуч (Камчатка, 11 апреля 2023 г.) на лесную растительность

Сергей Юрьевич Гришин^{1✉}, Александр Борисович Белоусов², Марина Геннадьевна Белоусова², Полина Александровна Перепёлкина¹

¹Федеральный научный центр Биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН, Владивосток, 690022, Российская Федерация

²Институт вулканологии и сейсмологии ДВО РАН, Петропавловск-Камчатский, 683000, Российская Федерация

✉ Автор-корреспондент, e-mail: grishin@biosoil.ru

Получена 14 февраля 2024 г.; принята к публикации 1 марта 2024 г.

Аннотация. Пеплопад извержения вулкана Шивелуч (Камчатка) 11 апреля 2023 г. стал самым крупным пеплопадом вулкана за последние почти 60 лет. По результатам полевых исследований и анализа спутниковых изображений оценены распределение и площадь существенных отложений пепла, свойства отложений тонкого андезитового пепла и воздействие пеплопада на лесные сообщества, формируемые *Picea yezoensis* (Siebold et Zucc.) Carrière, *Larix cajanderi* Mayr и *Betula ermanii* Cham. В результате умеренного пеплопада в лесном поясе (мощность свежих отложений 5–8 см) негативное воздействие на растительность было минимизировано благодаря ряду обстоятельств (тонкий пепел, отсутствие облиствения, мощный снежный покров, на который лег слой пепла). Древесная растительность в нижней половине лесного пояса в основном не была повреждена, однако сильные изменения произошли в травяно-кустарничковом ярусе лесных сообществ: разреживание покрова растений, уменьшение размеров травянистых растений, а также количества видов в сообществе. *Calamagrostis purpurea* (Trin.) Link. s. l., широко распространённый доминант травяной растительности, заметно уменьшил своё присутствие, зато существенно увеличилась доля *Chamerion angustifolium* (L.) Holub. Возможность прорастания сквозь слой пепла лесного мелкотравья оказалась резко ограничена. Мохово-лишайниковый ярус лесных сообществ оказался погребен, восстановление может растянуться на несколько десятилетий. Выявлено заметное воздействие на растения вторичного запыления переложным пеплом; наиболее сильно оно сказывается на открытых пространствах и опушках леса. Вторичное запыление может продолжаться много лет, учитывая большое количество пепла, лежащего на открытых пространствах вулкана.

Ключевые слова: вулканические воздействия, пеплопад, запыление, смены растительности, *Picea yezoensis*, *Betula ermanii*, Камчатка.

Impact of ash fallout of the 2023 Shiveluch volcano eruption (Kamchatka) on forest vegetation

Sergey Yu. Grishin^{1✉}, Alexander B. Belousov², Marina G. Belousova², Polina A. Perepelkina¹

¹Federal Scientific Center of the East Asian Terrestrial Biodiversity, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Vladivostok, 690041, Russian Federation

²Institute of Volcanology and Seismology, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Petropavlovsk-Kamchatsky, 683000, Russian Federation

✉ Corresponding author, e-mail: grishin@biosoil.ru

Received February 14, 2024; accepted March 1, 2024

Abstract. The ash fallout of Shiveluch volcano (April 11, 2023, Kamchatka) is the most intensive volcanic ash fallout of the last 60 years. We present the results of the reconnaissance field investigations supplemented with analyses of satellite images of the area for estimations of deposits distribution and area affected by the ash fallout. We also estimated the properties of fine grained ash of andesitic composition and its influence on the forest vegetation composed by *Picea yezoensis* (Siebold et Zucc.) Carrière, *Larix cajanderi* Mayr и *Betula ermanii* Cham. As a result of moderate-scale ash fallout in the forest (thickness of freshly deposited ash is 5–8 cm), the negative impact on vegetation was minimal because the ash was fine-grained and was deposited on a

thick snowpack, and the leaves were not formed yet.

The forest vegetation on lower elevations was not damaged at all but strong changes occurred in grass and bush vegetation. We have observed the diminished density of plant coverage, decreased size of grass vegetation and a decreased number of plant species. *Calamagrostis purpurea* (Trin.) Link. s. l., a broadly represented dominant species among grass vegetation, became less common, but *Chamerion angustifolium* (L.) Holub became more widespread. The possibility of small plants to grow through the ash layer turned out to be strongly reduced. Mosses and lichens in the forest have been buried under the ash, the recovery could take several decades. We have found a notable impact on plants by ash remobilized by strong wind, this impact is the strongest in the open areas and on forest edges. This process can continue for many years due to the large volume of the deposited ash covering the open spaces of the volcano foot.

Key words: volcanic impact, ash fallout, dustiness, changes of vegetation, *Picea yezoensis*, *Betula ermanii*, Kamchatka.

Введение

10 апреля 2023 г. начал извергаться вулкан Шивелуч (центральная Камчатка). По сообщениям сотрудников Камчатской вулканостанции, а также СМИ, включая телевизионные репортажи, произошёл интенсивный пеплопад, причём в пос. Ключи (45 км к югу от вулкана) пепел выпал на снег слоем толщиной около 6–8 см. Это крайне затруднило повседневную жизнь жителей посёлка. Значительные проблемы отмечались также в расположенных далее к юго-западу посёлках Майское и Козыревск (рис. 1). Апрельский пеплопад стал крупнейшим за почти 60 лет, минувших после разрушительного пеплопада гигантского извержения 1964 г. При этом пеплопад стал лишь частью проявлений сильного и разрушительного извержения 10–13 апреля 2023 г.

Пеплопады – наиболее частое проявление последствий вулканизма, оказывающее при этом масштабное действие на наземные экосистемы. Воздействия на растительность, в зависимости от толщины слоя отложений, могут варьировать в широком диапазоне – вплоть до погребения многометровыми толщами и образования ландшафта вулканической пустыни. При отложениях толщиной от нескольких сантиметров до нескольких десятков сантиметров происходит поражение растительности разных ярусов лесного сообщества от нижнего мохово-лишайникового до древесного яруса с полной гибелью сообщества. Пеплопады с минимальной (до 1 мм) толщиной отложений достаточно часты на активных вулканах, таких как Шивелуч, и зачастую несут не разрушительное, а созидательное начало, стимулируя рост растений и ускоряя первичную сукцессию на незаселённых субстратах.

Исследования влияния пеплопадов на растительность уже проводились на Камчатке ранее, но, к сожалению, экспедиции в районы извержений осуществлялись спустя несколько лет или даже десятилетий после событий, а краткие заметки, выполненные по «горячим следам», были редки и разрозненны (см. обзор публикаций: Гришин и др. 2021а). Большой интервал времени после пеплопада не позволял полноценно выявить реакцию растений на воздействие; состояние разрушенных (в той или иной степени) растительных сообществ за это время менялась в ходе процессов естественного восстановления.

После появления в конце апреля 2023 г. спутниковых изображений района воздействия стало ясно, что в целом произошло незаурядное и масштабное извержение с разрушительными экологическими последствиями. Мощный обвал активно растущего купола вулкана с образованием протяжённых пирокластических потоков вызвали локальную экологическую катастрофу. Нам удалось оценить масштаб воздействия извержения на природу района, включая погребение, гибель и поражение растительности разных высотных поясов, оценить разнообразие пострадавшей

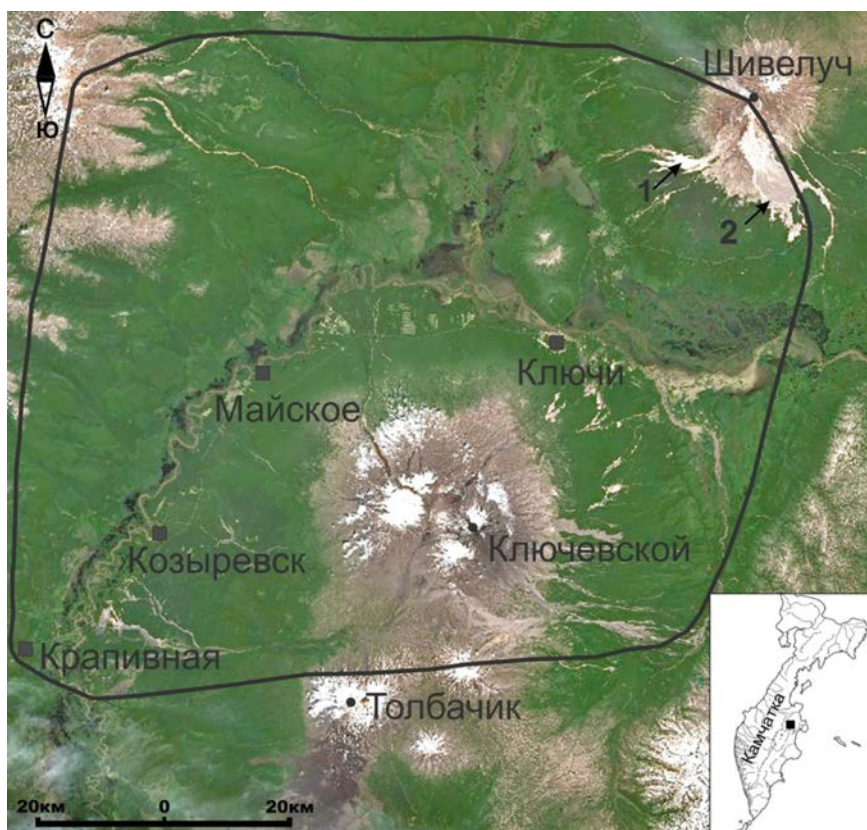


Рис. 1. Область распространения пеплопада 11 апреля 2023 г. в пределах отложений толщиной 1 см: 1 – долина р. Байдарная, 2 – зона распространения пирокластических отложений апрельского извержения 2023 г. Точками обозначены вулканы, квадратиками – посёлки.

Fig. 1. Ashfall deposits (April 11, 2023) distribution area with > 1 cm layer: 1: Baydarnaya River valley, 2: zone of distribution of pyroclastic flows of the April 2023 eruption. Dots indicate volcanoes, squares indicate villages.

растительности (Гришин 2023). Динамика пеплопада 2023 г., направления шлейфов выноса пепла и площадь минимальных отложений по спутниковым данным были описаны (Гирина и др. 2023), но ареал отложений со значительной толщиной слоя пепла (более 1 см) остался неясным, как и экологические последствия пеплопада. Проведя анализ признаков присутствия пепла на спутниковых изображениях, мы выявили его распределение на обширной территории, и определили такой ареал. В ходе полевых работ в августе 2023 г. выполнены описания и измерения в серии точек, что позволило конкретизировать распределение мощности отложений пепла и выявить реакцию растительности на это воздействие. В данном сообщении приводятся некоторые предварительные данные о параметрах пеплопада и его воздействии на лесные экосистемы.

Природные условия района извержения

Вулкан Шивелуч (высота 3283 м) – самый северный, один из крупнейших (диаметр основания – до 50 км) и наиболее активных вулканов Камчатки (Мелекесцев и др. 1991). За последние столетия крупные извержения происходили в ~1640, 1854 и 1964 гг. (Ponomareva et al. 2015). Извержение 1964 г. относится к сильнейшим

историческим эксплозивным извержениям Камчатки (Горшков, Дубик 1969; Белоусов, Белоусова 1995). В результате этой катастрофы на южном склоне вулкана образовалась вулканическая пустыня площадью около 100 км². Начиная с 1980 г., в кратере вулкана формировался лавовый купол. Периодические умеренные эксплозивные извержения (в 1993, 2001, 2004 гг. и др.) сопровождались обрушениями частей купола, пеплопадами, сходом раскалённых лавин и пирокластических потоков. Из-за особенностей морфологии вулкана, основные направления схода обвалов, раскалённых лавин, пирокластических потоков и волн ориентированы в направлении южного подножья влк. Шивелуч. Значительная часть образующегося грубообломочного вулканокластического материала распространяется вдоль долины р. Байдарная в юго-западном секторе подножья вулкана, а также р. Кабеку в юго-восточном секторе подножья. Наиболее крупные извержения со сходом пирокластических потоков и волн произошли в 2005 и 2010 гг. (Жаринов, Демянчук 2013).

Для района южного макросклона влк. Шивелуч характерен континентальный климат центральной Камчатки. Основными здесь являются два природных комплекса: крайне разреженная растительность безлесной территории (выше 500–600 м над ур. м. до апреля 2023 г.) и нижележащий пояс бореальных лесов. Обширная безлесная территория макросклона сформирована в основном отложениями гигантского извержения 1964 г.; долина р. Байдарная в значительной степени заполнена отложениями сильного извержения 2005 г., а верховья долины р. Кабеку была частично перекрыта отложениями извержения 2010 г. (Гришин и др. 2000; 2015; 2018). Ниже 600 м располагалась лесная, стланиковая и луговая растительность на старых отложениях предыдущих вулканических катастроф (Мелекесцев и др. 1991).

Материал и методы

По спутниковым снимкам Sentinel-2 были оценены масштабы изменения среды и воздействия на лесную растительность в ходе извержения. Удалось выявить признаки скоплений отложений пепла (см. детали в разделе «Некоторые параметры пеплопада») и по этим участкам очертить границы зоны пеплопада (существенных отложений пепла). Полевые наблюдения проведены на южном подножье влк. Шивелуч, между «сухими» реками Байдарная и Кабеку (приблизительно поперёк основного направления пеплопада), а также вдоль автотрассы от влк. Шивелуч к пос. Ключи и далее на юг, к пос. Козыревск, р. Студеная, юго-западному склону влк. Толбачик и южнее, до бывшего пос. Крапивная (в целом – приблизительно вдоль осевой части пеплопада). Некоторые дополнительные сведения о распространении пепла получены от коллег, работавших в зоне пеплопада.

Детальные исследования проведены близ осевой части пеплопада, в юго-западном секторе подножья вулкана (район р. Байдарная), на высоте 300–400 м над ур. м. Серия геоботанических описаний охватила ряд экотопов по профилю, идущему через долину р. Байдарная и охватывающему прилегающие берега. Долина была перекрыта в 2005 г. отложениями крупного пирокластического потока шириной до 2 км. По левому берегу реки описания сделаны в еловом лесу, а также еловом лесу, погибшем от воздействия пирокластической волны извержения 2005 г. Ранее там нами были проведены исследования последствий воздействия волны и начала последующих сукцессий (Гришин 2009; Гришин и др. 2017, 2018, 2021). Это помогло сделать повторные описания и выявить изменения, произошедшие в результате пеплопада 2023 г. То же выполнено в лесах из березы каменной по правому берегу долины. На отдельных участках профиля измерена толщина слоя пепла и отобраны

его образцы. Кроме этого, мы наблюдали за прорастанием растений через слой пепла, установив камеру покaдровой съёмки (таймлапс-камеру) весной 2023 г. на окраине пос. Ключи у леса.

Номенклатура латинских названий растений дана по Каталогу флоры Камчатки (Якубов, Черныгина 2004).

Результаты

Последствия извержения, масштабы пеплопада и свойства пепла

Основные последствия извержения. В ходе масштабного извержения влк. Шивелуч в апреле 2023 г. произошёл обвал активно растущего купола, образовались протяжённые пирокластические потоки, и прошёл интенсивный пеплопад. По спутниковым изображениям Sentinel-2, а также на основе проведённых наземных исследований, нами определены масштабы погребения территории грубообломочными вулканическими отложениями – ~ 60 км², а также оценено разнообразие погребённых и погибших экосистем. Широкий веер высокотемпературных (> 500 С) отложений глыбово-пепловых пирокластических потоков мощной толщиной перекрыл юго-восточный сектор подножья вулкана на площади около 60 км² в интервале высот ~ 2000–500 м над ур. м. Ниже распространились отдельные узкие языки пирокластических потоков, фронтальные части которых спустились до отметок около 150 м над ур. м., на расстояние до 22 км от купола. Площадь отложений этих языков, вложенных в речные долины, составила около 10 км². Лесная и стланиковая растительность была уничтожена на площади ~20 км², причём в основном погребена (до 90% площади), а также погибла из-за захлёстывания деревьев краевыми частями пирокластических потоков и воздействия связанных с потоками пирокластических волн. В зоне воздействия пирокластических потоков уничтожены леса, по приблизительной оценке, на 50% были образованы берёзой каменной, 25% – лиственницей, 10% – зарослями ольхового стланика, 15% – смешанными лесами из лиственных пород и стлаников. Ельники влк. Шивелуч в зону прямого воздействия пирокластических потоков 2023 г. почти не попали, но попали в зону воздействия мощного пеплопада, от конвективного облака пирокластических потоков.

Некоторые параметры пеплопада. Пеплопад был интенсивным и, по наблюдениям в посёлках Ключи и Козыревск, коротким (несколько часов). По имеющимся пока неполным данным, включая полевые измерения в 15 точках, а также по результатам анализа спутниковых изображений, пеплопад охватил широкий сектор юго-западного подножья вулкана, а также территории к западу (до Срединного хребта; расстояние около 90–100 км), юго-западу (долина р. Камчатки, около 130 км) и югу/юго-западу от него (северная половина Ключевской группы вулканов). Пепел образовал слой толщиной в свежееотложенном состоянии 6–8 см в районе пос. Ключи. Наши измерения осенью 2023 г. показали толщину слежавшегося пепла 4 см. В августе 2023 г. в лесном поясе южного склона вулкана (высотой 100–400 м над ур. м.) нами отмечен слой 3–6 см слежавшегося тонкого пепла. Максимальная толщина слоя зарегистрирована на юго-западном подножье вулкана в долине р. Байдарная, а на юго-восточном подножье у р. Кабеку отложения становились минимальными. Наиболее протяжённая ось выноса пепла простирается к юго-западу от активного купола на расстояние около 130 км. Замеры мощности отложений пепла по этой оси сделаны в августе–октябре 2023 г. на расстоянии от активного купола: 13 и 16 км (мощность 4–6 см), 27 и 32 км (3–4 см), 45 км (4 см), 90 км (2–2.5 см), 110 км (2 см), 130 км (1 см).

Изучение спутниковых снимков показало, что после начала вегетации светлый подсохший пепел был замечен уже только на участках обнажённых грунтов. Всего удалось выявить более 10 типов естественных и антропогенных ландшафтов, где на спутниковых изображениях зафиксировано присутствие скоплений пепла. Это ледники, горные тундры, снежники в горах, отложения недавних лавовых и пирокластических потоков вулканов, а также сухих рек. Наиболее крупными участками с видимым покровом пепла были аллювиальные отложения сухих рек, широко распространённых на конусах выноса временных водотоков в лесном поясе подножий влк. Шивелуч и вулканов Ключевской группы (Толбачик, Ключевской, Безымянный и др.), а также горные тундры, где вегетация началась с задержкой по сравнению с лесным поясом. Кроме того, здесь присутствуют участки обнажённых полигональных грунтов. Среди антропогенных ландшафтов наиболее информативными в плане выявления признаков отложения пепла были сельскохозяйственные земли (пашни) и недавние вырубki, а также территории посёлков, дороги, взлётно-посадочные полосы. Выявив определённое соответствие между признаками изображения пепла в ландшафте и мощностью его отложений, мы нашли рубеж ~1 см критическим для распознавания участков аккумуляции пепла на весенне–летних спутниковых снимках среднего (10 м) разрешения. По этим отметкам удалось очертить территорию распространения отложений пеплопада, имеющих толщину более 1 см.

По полученным данным (которые являются предварительными и приблизительными) контур зоны пеплопада в пределах изопакиты 1 см имеет площадь около 10000 км² (рис. 1). Допустив среднюю толщину слоя слежавшихся отложений 2.5 см, получим объём пепла на этой территории около 0.25 км³. Это большая величина даже без учёта тефры дальнего разноса (которая отложилась слоем толщиной менее 1 см). Пеплопад стал крупнейшим в России за последние 40 лет.

Свойства покрова пепла. Образцы пепла были собраны на расстоянии от 12 км до 137 км от вулкана. Размерность материала: фракция <0.063 мм – 75–86%, фракция 0.063–0.1 мм – 14–25%. В сухом состоянии пепел светло-серого, почти белого цвета; по составу SiO₂ (59.5–62.7%, данные Н. В. Горбач) соответствует известково-щелочному андезиту.

Пепел лёг на снег холодным, он выпал в период максимума снегонакопления (более 1 м толщиной, по данным метеостанции «Ключи»). По наблюдениям вулканолога Ю. В. Демянчука в пос. Ключи (личное сообщение), сначала выпавший пепел был «сухим и пушистым», но в дальнейшем пепел выпадал с небольшой примесью снега. Яркое весеннее солнце на следующий день растопило этот снег, и слой пепла стал напоминать густой строительный раствор, налипавший на обувь. Осевшая на кроны берёз «шуба» пепла была вскоре сдута сильным верховым ветром.

Оценивая свойства пепла, стоит учитывать разницу между свежееотложенным рыхлым пеплом и пеплом слежавшимся, многократно промытым дождевой и талой водой, испытавшим пресс снежного покрова (после пеплопада 11 апреля выпадавший в середине апреля снег увеличил снежную толщину на ~20 см, по данным метеостанции «Ключи»). Снег или снег с дождём эпизодически выпадал в течение приблизительно месяца после пеплопада. Затем толща снега под слоем пепла (а также над ним) постепенно протаяла, и пепел лёг на лесную подстилку и иные субстраты. Ко времени наших наблюдений прошло четыре месяца со дня пеплопада; за этот период пепел был многократно промочен метеорными водами. Слежавшийся пепел, по наблюдениям в августе 2023 г., уплотнён и неоднороден, имел плотную корку, нередко разбитую трещинами усыхания; иногда слой пепла можно было снять небольшим

пластом с подстилающей поверхности. На открытых местностях, в местах переотложения ветром, корка была особенно уплотнённой. Пепел, переотложенный ветром, присутствовал во всех экотопах, а в лесу он осыпался с деревьев и кустарников.

Сделанное нами определение кислотности водной вытяжки образца, отобранного 11 апреля в посёлке Ключи, показал рН 4.58, а для образца, отобранного в долине р. Байдарная спустя четыре месяца – рН 6.93. Таким образом, произошло снижение кислотности пепла от среднекислой до нейтральной вследствие многократной промывки метеорными водами.

Воздействие пеплопада на лесную растительность

Общее состояние древостоя в зоне пеплопада. На южном макросклоне влк. Шивелуч в высотном интервале 200–500 м над ур. м. распространена лесная растительность из берёзы каменной *Betula ermanii* Cham., лиственницы *Larix cajanderi* Mayr и ели *Picea yezoensis* (Siebold et Zucc.) Carrière; локально (по вершинам холмов, крутым склонам) присутствуют заросли ольхового стланика *Alnus fruticosa* Pall. Ниже 300 м преобладают леса из лиственницы, часто с участием берёзы каменной. На юго-западных подножиях вулкана расположены еловые леса из *Picea yezoensis*, при этом долина р. Байдарная ограничивает их распространение, и ель сейчас встречается в основном по левобережью долины; на правом берегу распространены березняки с *Betula ermanii*.

Обследованная нами в ходе полевых работ территория охватывает основной сектор выпадения пепла 2023 г. (от западных склонов влк. Шивелуч, где расположена долина р. Карина, до юго-восточных склонов – долины р. Кабеку) и характеризует район максимальной толщины слоя отложений пепла в лесной и стланиковой зоне. Видимых повреждений древесной растительности, таких как обламывание ветвей деревьев, провисание и изгибание крон, пеплопад не вызвал. Следов повреждения, усыхания, некрозов растений также почти не выявлено. Не отмечено и сплошного покрытия крон деревьев пеплом, выраженного на обширных пространствах, как это мы наблюдали сразу после небольшого пеплопада (толщина слоя отложений 10–13 мм) 29 августа 2019 г. (Гришин и др. 2021а: рис. 2 и 3). Заметное запыление хвои и листвы деревьев отмечено лишь как следствие вторичного переноса пепла (см. ниже) на участках, примыкающих к обширным открытым пространствам. Тем не менее пепел в небольших количествах присутствовал на стволах деревьев с неровной, «лохматой» корой, как у зрелых деревьев берёзы каменной, и в малых количествах – на ветвях с гладкой корой. Валеж крупных деревьев покрыт толстым слоем пепла, схватившимся коркой. На ряде участков леса, погибшего по бортам долины р. Кабеку (юго-восточный сектор вулкана), на стволах, ветвях и валеже можно наблюдать внешне похожие отложения. Однако они не являются отложениями пепла, выпавшего из поднимающегося вертикально пеплового облака, а представляют собой отложения небольших пирокластических волн – движущихся горизонтально облаков пепла, отделившихся от пирокластического потока, прошедшего по долине.

Проиллюстрируем ситуацию с воздействием пеплопада в основных экотопах долины р. Байдарная: хвойный лес по левому (южному) берегу долины, берёзовый лес по правому (северному) берегу, и широкая речная долина, перекрытая в 2005 г. горячими толщами пирокластических отложений. Серия точек описаний образует профиль длиной ~ 2.5 км, идущий с севера на юг, поперёк долины р. Байдарная.

Изменения в хвойном лесу после пеплопада. Еловый лес с заметным участием берёзы каменной и, единично, лиственницы. Основной ярус формируют ели высотой

до 20–24 м и диаметром 30–45 см. Подлесок разрежен, состоящий на прогалинах из кустов ольховника *A. fruticosa* и кустарниковой рябины *Sorbus sambucifolia* (Cham. et Schlecht.) M. Roem., кустиков смородины *Ribes triste* Pall. В травяном ярусе до пеплопада господствовал вейник *Calamagrostis purpurea* (Trin.) Link. s. l. высотой до 1.3 м, покрывавший 30% площади (до 70% на прогалинах), и *Actaea erythrocarpa* (Fisch.) Freyn (5–10%), а также в небольшой степени иван-чай *Chamerion angustifolium*. Под пологом этих растений встречались в небольших количествах папоротник *Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newm., на почве и основаниях стволов деревьев линнея *Linnaea borealis* L. (часто), *Equisetum arvense* L., а также лесное мелкотравье: *Rubus arcticus* L., *Maianthemum dilatatum* (Wood) Nels. et Macbr., *Trientalis europaea* L.

После пеплопада в живом еловом лесу на почве и валеже лежит слой пепла 5–7 см. Пепел густо покрывает основания стволов, отмечен на стволах и ветвях. Пеплом припорошены и травянистые растения, появившиеся летом, после пеплопада. Здесь причина во вторичном переотложении тонкого пепла, легко поднимаемого ветром и переносимого на сотни метров в глубь леса. Травяной покров заметно поредел; покрытые коркой слежавшегося пепла незаросшие поляны занимают не менее 50% площади. Травостой стал не только разреженней, но и ниже. Слой слежавшегося пепла образует сплошную корку, лежащую на лесной подстилке между кронами елей; местами корка растрескавшаяся, через трещины проросли побеги (рис. 2 А, С), в основном древесных: смородина (высотой 30 см), княжик *Atragene ochotensis* Pall. (40 см), рябина *S. sambucifolia* (30 см), линнея (5 см), иногда вейник *C. purpurea* (40 см).

Между вышеописанным ельником и заполненной отложениями пирокластических потоков 2005 г. долиной р. Байдарная расположена полоса ельника (ширина полосы ~ 200 м), погибшего от воздействия пирокластической волны 2005 г. Здесь лесная растительность, формирующаяся в ходе вторичной сукцессии (Гришин и др. 2017), испытала воздействие самого пеплопада, и постоянно подвергается прессингу пыльных штормов, разыгрывающихся в непосредственной близости, на открытой пустыне долины. В результате корка пепла покрывает сплошь почву, вся древесная и травяная растительность густо запылены; пепел повсюду, сыплется с крон при задевании молодняка ив *S. udensis*, берёз и подроста хвойных. Плотным пластом толщиной до 5–6 см пепел лежит на валеже (рис. 2В). Отмечены прогалины в травяном покрове с коркой пепла в них, а также небольшая высота травяного яруса в сравнении с предыдущими годами. Заметно поредел густой покров высокого вейника *C. purpurea*, покрывавшего в предыдущие годы поляны, образовавшиеся на месте погибшего и вывалившегося древостоя. Его участок отчасти занял иван-чай *C. angustifolium*. Разнообразие видов растений также заметно снизилось. Прорости через слой пепла удаётся только иван-чаю и кустарникам.

Изменения в берёзовом лесу после пеплопада. Лес из берёзы каменной на противоположной, северной стороне долины р. Байдарная. Участок леса кратко описан ранее (Гришин и др. 2019; фото там же: рис. 4). Это «парковый» лес со зрелыми деревьями высотой до 15–18 м, диаметром на высоте груди 30–60 см. В подлеске и травяно-кустарничковом ярусе до пеплопада было отмечено 25 видов сосудистых растений. В подлеске (до 1.5 м высотой), покрывавшем до 40–50% площади, господствует невысокая рябина *S. sambucifolia* с участием жимолости (*Lonicera caerulea* L., *L. chamissoi* Bunge ex P. Kir.), шиповника *Rosa amblyotis* C. A. Meу и др. Травянистые растения до извержения образовывали почти сомкнутый (проективное покрытие 90%) покров высотой до 1 м, в котором доминировали вейник и иван-чай, дополня-

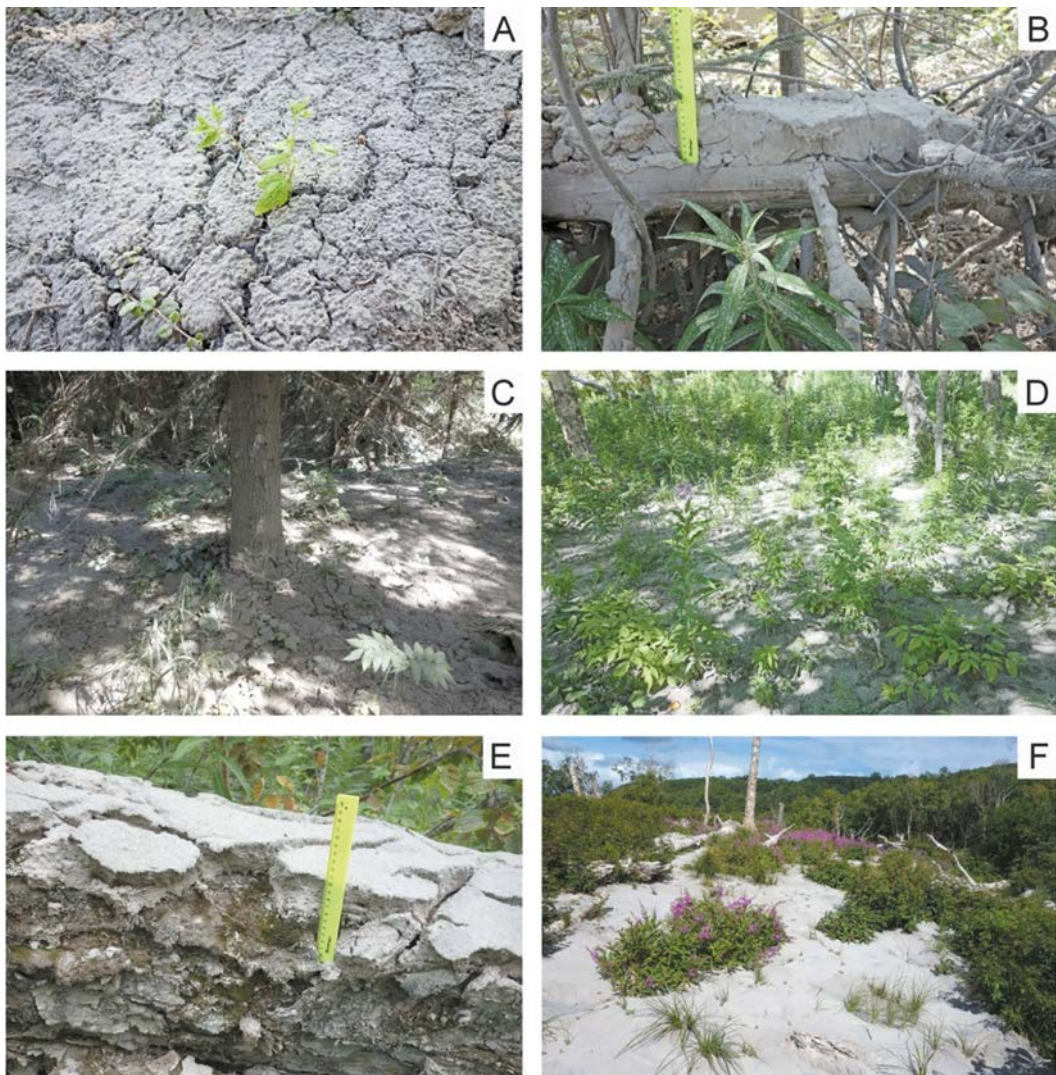


Рис. 2. Последствия пеплопада в лесу: А – побеги *Atragene ochotensis* и *Linnaea borealis* пробиваются через трещины; В – пепел на валеже; листья запылены вторичным переносом пепла; С – под кроной ели пробиваются побеги *Sorbus sambucifolia*, *Ribes triste*, *Clematis ochotensis*; D – пепел и разреженный травяной покров под пологом леса из *Betula ermanii*; E – пепел на валеже берёзы каменной; F – поляна на участке погибшего в 2013 г. березняка.

Fig. 2. Consequences of ash fallout in a forest: A: shoots of *Atragene ochotensis* and *Linnaea borealis* break through the cracks; B: ash on fallen trees; leaves are dusty due to secondary ash transfer; C: shoots of *Sorbus sambucifolia*, *Ribes triste*, *Atragene ochotensis* emerge under a spruce crown; D: sparse grass cover under the forest canopy of *Betula ermanii*; E: ash on *Betula ermanii* deadwood; F: a clearing in a birch forest that died in 2013.

емые видами разнотравья и лесного мелкотравья. Вейник при этом местами создавал почти сплошное покрытие. Моховой ярус был почти не выражен, мхи отмечены в основном на валеже и основаниях стволов берёз. После пеплопада пепловые проплешины, свободные от растений, занимают под пологом березняка 40–50% площади, на валеже берёз отмечен пепел мощностью 5 см (рис. 2E). Общее покрытие травяного яруса снизилось до 30% (рис. 2D), сохранилось участие иван-чая (до 15%), но резко упала доля вейника (до 3–5%) и ряда видов, слагавших травостой – *Parasenecio*

hastatus (L.) Н. Koyama (= *Cacalia hastata* L.), *Geranium erianthum* DC., *Aruncus dioicus* (Walt.) Fern. и др. (до 1–2% у каждого). Общее число встреченных видов растений уменьшилось до 18.

Отметим, что в августе 2019 г. в районе данного березняка, сразу после пеплопада, мы наблюдали различные формы провисания ветвей и крон ряда видов древесных растений (Гришин и др. 2021а). Значительно более сильный пеплопад 2023 г. (толщина отложившегося пепла в 5–6 раз больше) не вызвал таких последствий. Однако сравнительно плотный пласт пепла, образовавшийся после стаивания снега, привёл к погребению и угнетению части растений травяного яруса лесных сообществ.

К описанному лесу примыкает участок погибшего березняка; лес погиб в 2013–2014 гг. от теплового воздействия, которое шло из глубин грунта (Гришин и др. 2018). Пепел 2023 г. лежит на этом участке плотным слоем толщиной около 6 см. После пеплопада 2023 г. возникли сильные изменения в составе и состоянии травяно-кустарниковой растительности, покрывавшей участок.

Там, где был сплошной покров высокого вейника, произошла смена доминанта: в настоящее время преобладает иван-чай узколистый. На территории с несомкнутым невысоким ярусом шиповника, иван-чая и осоки *Carex koraginensis* Meinsh., где также присутствуют незаросшие площадки, покрытые коркой пепла (они занимают около 30–40% площади), растения находятся в благополучном состоянии (рис. 2F). Многие из них цветут или плодоносят; усохших или пожелтевших почти нет. Пеплопад вызвал здесь определенную разреженность покрова и снижение высоты травяной и кустарниковой растительности, а также уменьшение количества видов растений (мхи и мелкотравье отсутствуют).

Пепел на безлесных пространствах в лесном поясе. Обширное (до 2 км шириной) открытое пространство долины р. Байдарная, перекрытое отложениями пирокластического потока 2005 г., до пеплопада являло собой вулканическую пустыню с крайне разреженно растущими сосудистыми растениями, среди которых чаще всего встречался иван-чай *C. angustifolium* (Гришин и др. 2021б), имеющий адаптации к специфическому, местами нагретому ювенильному субстрату. На поверхности отложений отмечен крайне разреженный покров угнетённых мхов. После выпадения пепла на открытом пространстве территории установился жёсткий режим частого ветрового переноса пепла, абразивно повреждающего растения и приводящего к эрозии тканей. Пепел в зоне прохождения нашего профиля частью был сдут, частью перераспределен в соответствии с микрорельефом, и сформировал линзы отложений из плотно сбитого пепла мощностью до 10–12 см (рис. 3D). Несмотря на то, что значительная часть пепла была сдута, сосудистые растения здесь отсутствуют. Ближе к стене хвойного леса пепла встречается больше, вплоть до сплошного покрова. Растения в таких местах либо отсутствуют, либо с трудом пробиваются через слой пепла, часто используя трещины в его корке (рис. 3А, В). Более благоприятна ситуация у северного борта долины, близ склонов, покрытых живым берёзовым лесом, где давление пыльных вихрей менее выражено. Здесь, в пределах 50–100 м от стены леса, относительно обилён подрост берёзы каменной, который в основном пережил пеплопад и частые пыльные позёмки (рис. 3С).

Вторичное запыление растительности переотложенным пеплом. Отмечено сильное вторичное запыление растительности склонов вулкана ранее отложенным пеплом. По приблизительной оценке, на открытых (выше границы леса) пространствах южного макросклона влк. Шивелуч 11 апреля 2023 г. легло около 10 млн тонн

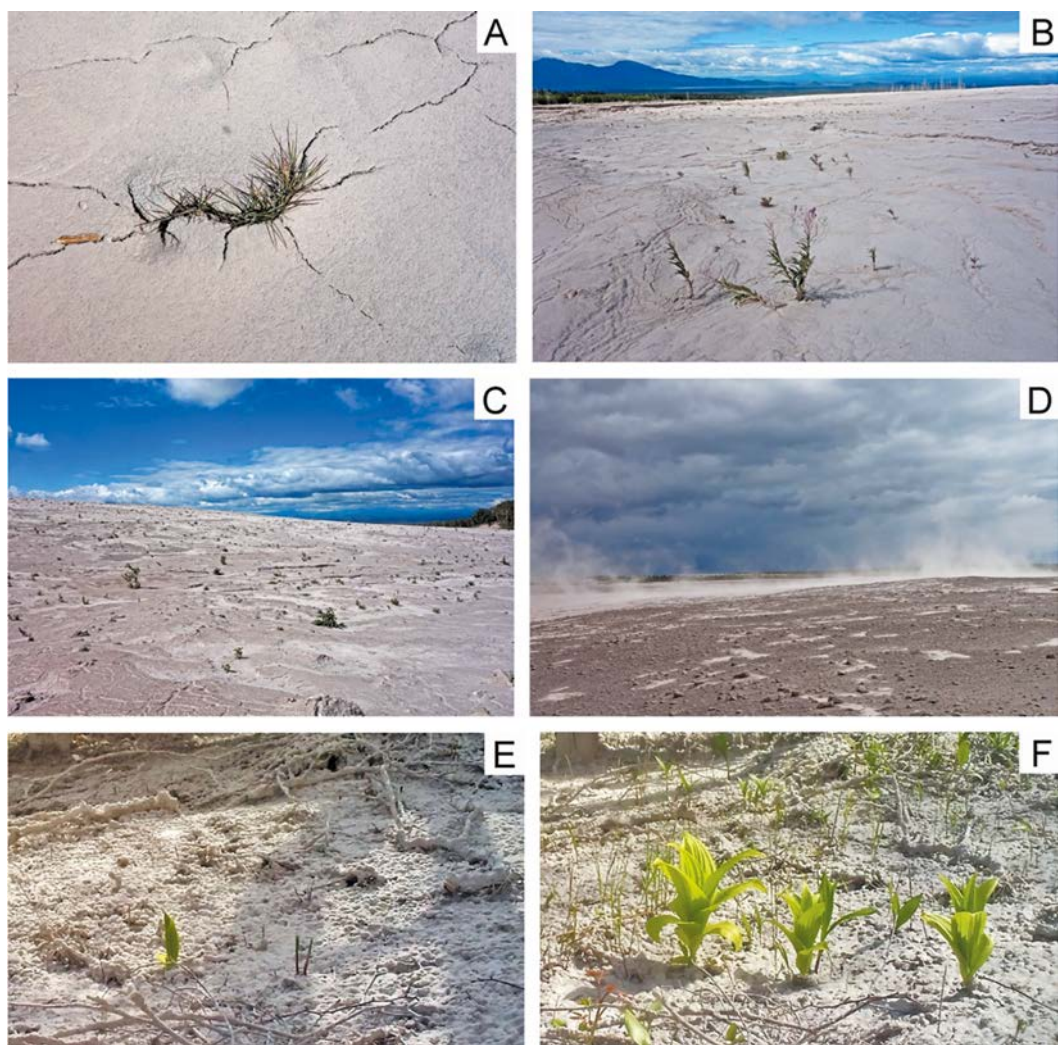


Рис. 3. Последствия пеплопада в долине р. Байдарная: **А** – сквозь трещины пробивается мятлик *Poa* sp.; **В** – *Chamerion angustifolium* преодолевает покров пепла; **С** – мелкий подрост *Betula ermanii* в вулканической пустыне у края долины пережил пеплопад; **Д** – пылевые шлейфы над отложениями пирокластического потока; **Е** – прорастание через пепел, 21 мая 2023 г.; **Ф** – прорастание через пепел, 30 мая 2023 г. Фото Е–Ф сделаны таймлапс-камерой в пос. Ключи.

Fig. 3. Consequences of ashfall in the Baidarnaya River valley: **A**: bluegrass *Poa* sp. emerges through the cracks; **B**: *Chamerion angustifolium* plants grow through the ash layer; **C**: the *Betula ermanii* young growth in the volcanic desert near the edge of the valley safely survived the ashfall; **D**: dust plumes over pyroclastic flow deposits in the river; **E**: plants begin to sprout through the ash, May 21, 2023; **F**: plants sprout through the ash, May 30, 2023. Photos E–F were taken with a time-lapse camera in the Klyuchi village.

пепла. После схода снега и подсыхания пепла в ветреную погоду он начал пылить. В течение летнего периода, с конца мая до октября, метеостанция «Ключи» каждый месяц фиксировала несколько дней с «пыльной поземкой». На открытых пространствах ветер легко поднимает пепел (рис. 3D), создавая пыльные вихри, а иногда сплошную стену пыли. В ветреную погоду, когда скорость ветра достигает 20 м/с, перенос пепла может принимать огромные масштабы. Так, по спутниковым данным,

4 сентября 2023 г. при сильном западном ветре пепел апрельского извержения в виде плотного пылевого облака уносился со склонов влк. Шивелуч до Тихого океана на расстояние более 100 км. Ветер поднимал пылевые облака и с участков аккумуляции пепла на склонах влк. Ключевской, расположенных на расстоянии более 60 км от центра извержения. Этот процесс приводит к переотложению пепла в обширных зонах прилегающей растительности. Большое количество пепла на открытых пространствах (в долине р. Байдарная и выше границы леса) означает, что этот процесс будет продолжаться многие годы. В целом для растений его можно оценить негативно (абразия тканей, запыление листвы и хвои, погребение мелких растений и др.). Интересно, что в изученных условиях долины р. Байдарная преобладавшие в районе влк. Шивелуч северо-западные ветры привели к резким различиям в степени запылённости берёзового леса и ельника: для первого она минимальна, для второго – максимальна (при примерно равной мощности отложенного первичного пепла).

Наблюдения за прорастанием растений сквозь пепел. Таймлапс-камера была установлена на окраине лесопарка из берёзы каменной в пос. Ключи, на небольшом огороженном пустыре у края леса. К началу вегетации в мае 2023 г. площадка была пуста, на ней были видны лишь ветки древесного опада; все было покрыто густым слоем пепла и безжизненно. К середине мая появился первый проросток – чемерица *Veratrum oxysepalum* Turcz. Это крупное растение, высотой до 1.5 м, с толстым плотным стеблем, обладающим высокой «пробивной» способностью. На 21 мая оно имело высоту ~15 см (рис. 3Е). К 25 мая тонких, как карандаш, проростков без листьев, высотой около 10 см, стало много, до 20 штук на 1 м². К 1 июня на площадке размером 5x5 м было около десятка растений чемерицы высотой до ~30 см с распустившимися листьями. Появились также вейник *C. purpurea*, волжанка *A. dioicus*, черемша *Allium ohotense* Prokh. Высота формирующегося травостоя составила ~20–30 см, проективное покрытие – около 10% (рис. 3F). К 10 июня развернулись веточки хвоща *Equisetum pratense* L., высота травостоя достигла ~40–50 см, проективное покрытие – ~25%. К 20 июня поле зрения объектива камеры перекрыло крупное растение *Cacalia hastata*; травостой поднялся до высоты 60 см, а отдельные растения – до ~70–80 см; проективное покрытие составило ~70%, но при этом был ясно виден сплошной покров пепла под пологом трав. К концу июня верхний полог травостоя вырос до ~0,9 м высотой, общее покрытие достигло ~80%. Однако при этом не было видно лесного мелкотравья и мхов. По проведенным наблюдениям выявлено, что слой пепла оказался непреодолимым препятствием для них (по крайней мере, в начале первого, после пеплопада, вегетационного сезона). Условия успешного прорастания основной части травостоя – открытая солнцу, но в то же время защищенная от ветра и пыльных смерчей площадка, предположительно, не слишком уплотнённый (в отсутствие сильных ветров) слой пепла и стабильный режим влажности почвы.

Обсуждение

Воздействие пеплопада 2023 г. на растительность было специфичным по сравнению с существенными пеплопадами на Камчатке, проходившими в отсутствие снежного покрова. Пепел был тонким, выпал относительно сухим (без участия дождевых осадков), лёг сплошным, достаточно толстым слоем на снег, а также на кроны деревьев, частично защищённые снегом. Механических повреждений (облом веток, изгибание стволов и т. п.) при этом почти не было. Часть пепла, осевшего на кронах, обвалилась вместе со снегом при порывах ветра; другая часть

сползла или стекла с ветвей вместе с тающим снегом, и наконец, третья часть была смыта весенне-летними дождями. Вероятно, запас влаги, накопленный в виде метрового слоя снега, на который лёг пепел, а также атмосферные осадки, поступавшие в течение 1–2 месяцев после извержения, пока протаивал снег, вымыли из пепла легкорастворимые соединения. Это минимизировало негативное химическое воздействие пепла (Мелекесцев и др. 2011) на растения и почву к началу вегетативного сезона.

Отметим, что сильные пеплопады вулканов Камчатки, в ходе которых был нанесён существенный ущерб лесной растительности, проходили как зимой, так и летом (вулканы Ксудач, март 1907 г., Авачинский, февраль 1945 г., Шивелуч, ноябрь 1964 г., Толбачик, июль-сентябрь 1975 г.). Характерной для последних была не только мощная толща вулканических отложений в зонах гибели древостоев, но и размер фрагментов тефры, который мог достигать нескольких сантиметров. Так, в 1964 г. бомбардировка андезитовыми лапилли влк. Шивелуч размером 1–6 см в течение короткого времени (около получаса) привела к разрушению крон деревьев и в целом к масштабной гибели лесов в юго-восточном секторе вулкана; при этом мощность тефры, отложившейся в зоне поражения древостоя, была сравнительно небольшой: 12–20 см (Гришин и др. 2000). Малозаметными событиями для растительного покрова остались пеплопады влк. Шивелуч в феврале 2005 г. (облако пепла ушло в сторону незаселённой территории к западу от вулкана), в конце октября 2010 г. (по многим параметрам, включая свойства пепла, пеплопад 2010 г. был сходен с пеплопадом 2023 г., но его ось была ориентирована на юго-восток), а также масштабный пеплопад влк. Безымянный (март 1956 г.), тонкий андезитовый пепел которого отложился на склонах влк. Шивелуч толщей в 4–5 см.

Для древостоя и подлеска лесных сообществ воздействие апрельского пеплопада 2023 г. не оказалось разрушительным. Для доминирующих здесь в лесном поясе деревьев с опадающей листвой и хвоей (берёза каменная, лиственница) воздействие было минимизировано. Деревья ели внешне не пострадали, несмотря на сильную запылённость крон и плотный слой пепла под пологом леса. Пеплопад такой мощности может в целом негативно воздействовать на физиологическое состояние деревьев (абразия хвои, снижение фотосинтеза вследствие запыления и др.), но степень этого воздействия может быть небольшой. Могут изменяться условия в корнеобитаемой толще почв через ухудшение аэрации, снижение температуры, удлинение периода и глубины промерзания благодаря изолирующему чехлу пепла. Кроме того, слой пепла, являясь теплоизолятором, задержал стаивание снега, что затруднило прохождение растениями сезонного цикла развития, вызвало угнетение их состояния (в том числе из-за пониженной температуры почвы в вегетационный период), а часть растений привело к гибели.

Негативным фактором к началу вегетации для мелких растений также стало уплотнение слоя пепла и образование корки на его поверхности. Корка может препятствовать прорастанию семян и подавлять рост растений (Tarasenko et al. 2019). Однако для кустарников и крупного подроста деревьев воздействие пеплопада оказалось незначительным. Более того, небольшой пеплопад может увеличивать прирост древесины через эффект мелиорации из-за минеральной подкормки (Шамшин 1965). Пепел, выпавший слоем 1–5 см, может приводить как к стимулирующему, так и угнетающему действию на разные группы растений. Древесная растительность может испытывать локальное воздействие, связанное с механическим воздействием (изгибание, иногда обломы ветвей). В данном случае этого не произошло в связи с отсут-

ствием листвы у деревьев (хвои у лиственницы). Нагрузка на облиственную крону зрелого дерева может составить сотни килограммов даже при мощности отложений всего 1 см пепла (Гришин и др. 2021а). При этом кроны провисают, ветви изгибаются. При большей нагрузке ветви ломаются; у молодых лиственных и хвойных деревьев (берёза белая, осина, лиственница) тонкие стволы круто изгибаются так, что верхушки крон обращены к земле и зафиксировались в таком состоянии, по крайней мере, на несколько лет. Это наблюдалось нами через три года после сильного пеплопада Толбачинского извержения 1975 г. при мощности отложений пепла на почве 3–6 см и более. Деревья при этом оставались живыми. Причина была в большой нагрузке на облиственную крону тонкого влажного пепла в условиях морозящих дождей во время пеплопада; пепел отчасти цементировался на ветвях, в пространстве между стволом и ветвями, сохраняясь, таким образом, минимум три года. При ударе по стволу небольшого дерева (5–7 м высотой), с ветвей кроны с шумом обрушивался сухой «дождь» из нескольких килограммов базальтовой тефры (пыль и песок).

Регулярное поступление пепла может приводить к определённой отбору экологических групп растений, адаптированных к пеплопадам, в том числе и опосредованно, через меняющиеся свойства быстро нарастающего профиля вулканических почв. Чувствительными к небольшим поступлениям пепла оказываются в первую очередь мхи, лишайники, часть травянистых растений и мелкий подрост древесных. Их соотношение в растительных сообществах может несколько измениться. Так, отмечалось, что выпадение в районе р. Байдарная в 1956 г. пепла влк. Безымянный мощностью 3–5 см снизило до 15% проективное покрытие мохового яруса в ельниках, по описаниям 1963 г. (Карпачевский, Турков 1972). Однако в ходе естественного восстановления к 1972 г. покрытие мохового яруса увеличилась до 30–70% (Манько, Ворошилов 1978). В 2015 г. в обследованных нами моховых ельниках покрытие мхов в среднем превышало 70%, а местами достигало 90%. Можно предположить, что естественное восстановление прежнего состава и относительного обилия видов травянистых растений в лесных сообществах последует в течение небольшого периода: от нескольких лет до 1–2 десятилетий, а мохово-лишайникового яруса – за более длительный период.

Ветровое переотложение пепла в больших количествах и на обширных территориях может быть дополнительным негативным фактором воздействия на природную среду. В случае влк. Шивелуч, леса которого сейчас не являются объектом массовых лесозаготовок и других форм практического использования, это не столь актуально. Перенос пепла может быть достаточно разрушительным многолетним следствием пеплопада для высокогорной растительности, а также формирующейся растительности вулканических пустошей, и в целом для биоты обширного вулканического района. Однако в регионах с развитым сельским хозяйством процессы переотложения после сильных пеплопадов приводят к экономическим бедствиям, поскольку погребают или превращают в малопригодные ценные земли, препятствуют выпасу скота или приводят к его массовой гибели, разрушают инфраструктуру, выводят из строя технику и создают угрозу здоровью населения (Wilson et al. 2011).

Заключение

Существенный пеплопад (более 1 см отложений) охватил территорию, простирающуюся более чем на 100 км к юго-западу от влк. Шивелуч. В результате отложений пеплопада даже максимальной мощности (более 5 см) в лесном поясе на склонах вулкана негативное воздействие на растительность было минимизировано благодаря

ряду обстоятельств: отсутствие листьев и хвои (у лиственниц), мощный, близкий к максимальному снежный покров, на который лёг тонкий пепел. Древесная растительность в нижней половине лесного пояса уцелела, и в основном даже не была повреждена, однако сильные изменения произошли в травяно-кустарничковом ярусе лесных сообществ: разреживание и уменьшение размеров травянистых растений, а также снижение видового разнообразия. Вейник *C. purpurea*, широко распространённый доминант травяной растительности, стал встречаться гораздо реже, зато существенно увеличилась доля иван-чая *C. angustifolium*. Более сильное воздействие испытал мохово-лишайниковый ярус сообществ: он оказался погребён; его восстановление может растянуться на несколько десятилетий. После извержения выявлено заметное воздействие вторичного запыления переотложенным пеплом, наиболее сильно оно сказывается на открытых пространствах и опушках леса. Этот процесс может идти много лет, учитывая огромные количества пепла, распределённые на открытых пространствах склонов вулкана. В целом, произошедший масштабный пеплопад – существенное и относительно редкое природное событие; последствия его для экосистем требуют разностороннего и, желательно, систематического наблюдения и изучения в течение ряда лет.

Благодарности

Благодарим за данные об отложениях пепла, отбор образцов в отдельных точках и предоставленные фотографии коллег Н. В. Горбач, Б. Н. Гордейчика, Ю. В. Демянчука, О. А. Чернягину.

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации для ФНЦ Биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН, тема № 121031000134-6.

Литература (References)

- Белоусов А. Б., Белоусова М. Г.** 1995. Извержение вулкана Шивелуч в 1964 г. (Камчатка) – плинианское извержение, предвращавшееся крупномасштабным обрушением постройки // *Вулканология и сейсмология*. № 4. С. 116–126. (**Belousov A. B., Belousova M. G.** 1995. Plinian eruption of Shiveluch volcano in 1964 (Kamchatka) proceeded by a large-scale failure of edifice. *Journal of Volcanology and Seismology* 4: 116–126. [In Russian].)
- Гирин О. А., Лупян Е. А., Хорват А.** и др. 2023. Анализ развития пароксизмального извержения вулкана Шивелуч 10–13 апреля 2023 года на основе данных различных спутниковых систем // *Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса*. Т. 20, № 2. С. 283–291. (**Girina O. A., Loupian E. A., Horvath A.** et al. 2023. Analysis of the development of the paroxysmal eruption of Sheveluch volcano on April 10–13, 2023, based on data from various satellite systems. *Sovremennye Problemy Distantionnogo Zondirovaniya Zemli iz Kosmosa* (20) 2: 283–291. [In Russian].) <https://doi.org/10.21046/2070-7401-2023-20-2-283-291>
- Горшков Г. С., Дубик Ю. М.** 1969. Направленный взрыв на вулкане Шивелуч // *Вулканы и извержения*. –М.: Наука. С. 3–37. (**Gorshkov G. S., Dubik Yu. M.** 1969. Directed blast on the Shiveluch volcano. In: *Volcanoes and eruptions*. Moscow: Nauka, pp. 3–37. [In Russian].)
- Гришин С. Ю.** 2009. Гибель леса на вулкане Шивелуч под воздействием палящей пирокластической волны (Камчатка, 2005 г.) // *Экология*. № 2. С. 158–160. (**Grishin S. Yu.** 2009. Forest die-off under the impact of burning pyroclastic surge on the Shiveluch volcano (Kamchatka, 2005). *Russian Journal of Ecology* (40)2: 146–148). <https://doi.org/10.1134/S106741360902012X>
- Гришин С. Ю.** 2023. Формы воздействия на растительность в ходе сильного извержения вулкана Шивелуч (апрель 2023 г., Камчатка). Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Материалы XXIV международной научной конференции. – Петропавловск-Камчатский. С. 45–48. (**Grishin S. Yu.** 2023. Forms of vegetation impact by a strong eruption of the Shiveluch volcano (April 2023, Kamchatka). Conservation of biodiversity of Kamchatka and coastal waters. Materials of the XXIV International Scientific Conference. Petropavlovsk-Kamchatsky, pp. 45–48. [In Russian].)
- Гришин С. Ю., Бурдуковский М. Л., Лазарев А. Г.** и др. 2015. Гибель растительности в результате прохождения пирокластической волны (вулкан Шивелуч, Камчатка, 2010 г.) // *Вестник*

- ДВО РАН*. № 2. С. 101–108. (Grishin S. Yu., Burdukovskii M. L., Lazarev A. G. et al. 2015. Devastation of vegetation as a result of the impact of pyroclastic surge (Shiveluch volcano, Kamchatka, 2010). *Vestnik DVO RAN*2: 101–108. [In Russian].)
- Гришин С. Ю., Крестов П. В., Верхолат В. П. и др. 2000. Восстановление растительности на вулкане Шивелуч после катастрофы 1964 г. // *Комаровские чтения*. Вып. 46. С. 73–104. (Grishin S. Yu., Krestov P. V., Verkhohat V. P. et al. 2000. Restoration of vegetation on the Shiveluch volcano after the 1964 disaster. *Komarov Memorial Lectures* 46: 73–104. [In Russian].)
- Гришин С. Ю., Перепёлкина П. А., Бурдуковский М. Л. и др. 2017. Начало восстановления лесной растительности после воздействия пирокластической волны извержения вулкана Шивелуч (Камчатка) 27 февраля 2005 г. // *Вестник КРАУНЦ. Науки о Земле*. № 4. С. 28–38. (Grishin S. Yu., Perepelkina P. A., Burdukovskii M. L. et al. 2017. The beginning of restoration of forest vegetation after the February 27, 2005 pyroclastic surge from Shiveluch volcano (Kamchatka). *Vestnik KRAUNTS. Nauki o Zemle* 4: 28–38. [In Russian].)
- Гришин С. Ю., Перепёлкина П. А., Бурдуковский М. Л. и др. 2018. Природные изменения в долине р. Байдарной (вулкан Шивелуч, Камчатка) после сильного извержения 27 февраля 2005 г. // *Вестник ДВО РАН*. № 6. С. 133–145. (Grishin S. Yu., Perepelkina P. A., Burdukovskii M. L. et al. 2018. Natural changes in the valley of the Baydarnaya River (Shiveluch volcano, Kamchatka) following the strong eruption on February 27, 2005. *Vestnik of the Far East Branch of the Russian Academy of Sciences* 6: 133–145. [In Russian].) <https://doi.org/10.25808/08697698.2018.202.6.015>
- Гришин С. Ю., Перепёлкина П. А., Бурдуковский М. Л. и др. 2021а. Пеплопад вулкана Шивелуч (Камчатка) 29 августа 2019 г. и его воздействие на растительный покров // *Известия Русского географического общества*. № 5. С. 1–14. (Grishin S. Yu., Perepelkina P. A., Burdukovskii M. L. et al. 2021. Ashfall of Shiveluch Volcano (Kamchatka) on August 29, 2019 and Its Impact on Vegetation. *Proceedings of the Russian Geographical Society* 5: 1–14. [In Russian].) <https://doi.org/10.31857/S0869607121050049>
- Гришин С. Ю., Перепёлкина П. А., Бурдуковский М. Л. 2021б. Начало первичных сукцессий на отложениях пирокластического и лавового потоков вулканов Шивелуч и Толбачик (Камчатка). Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Материалы XXII международной научной конференции. – Петропавловск-Камчатский. С. 29–32. (Grishin S. Yu., Perepelkina P. A., Burdukovskii M. L. 2021. The beginning of primary successions on deposits of pyroclastic flows and lava flows of the Shiveluch and Tolbachik volcanoes (Kamchatka). Conservation of biodiversity of Kamchatka and coastal waters. Materials of the XXII International Scientific Conference. Petropavlovsk-Kamchatsky, pp. 29–32. [In Russian].)
- Жаринов Н. А., Демянчук Ю. В. 2013. Крупные эксплозивные извержения вулкана Шивелуч (Камчатка) с частичным разрушением экструзивного купола 28 февраля 2005 г. и 27 октября 2010 г. // *Вулканология и сейсмология*. № 2. С. 48–62. (Zharinov N. A., Demyanchuk Yu. V. 2013. Large explosive eruptions of Shiveluch volcano (Kamchatka) resulting in partial destruction of the extrusive dome (February 28, 2005 and October 27, 2010). *Journal of Volcanology and Seismology* 7(2): 131–144. [In Russian].) <https://doi.org/10.1134/S0742046313020061>
- Карпачевский Л. О., Турков В. Г. 1972. К характеристике растительности и почв южного склона вулкана Шивелуч // *Биологические науки*. № 8. С. 119–126. (Karpachevsky L. O., Turkov V. G. 1972. On the characteristics of vegetation and soils of the southern slope of the Shiveluch volcano. *Biologicheskie nauki* 8: 119–126. [In Russian].)
- Якубов В. В., Чернягина О. А. 2004. Каталог флоры Камчатки (сосудистые растения). – Петропавловск-Камчатский: изд-во «Камчатпресс». 165 с. (Yakubov V. V., Chernyagina O. A. 2004. Catalog of the flora of Kamchatka (vascular plants). Petropavlovsk-Kamchatsky: “Kamchatpress”, 165 pp. [In Russian].)
- Манько Ю. И., Ворошилов В. П. 1978. Еловые леса Камчатки. – М.: Наука. 256 с. (Manko Yu. I., Voroshilov V. P. 1978. Spruce forests of Kamchatka. Moscow: Nauka, 256 pp. [In Russian].)
- Мелекестев И. В., Волюнец О. Н., Ермаков В. А. и др. 1991. Вулкан Шивелуч // Действующие вулканы Камчатки. В 2-х т. Т. 1. С. 84–103. (Melekestsev I. V., Volynets O. N., Ermakov V. A. et al. 1991. Shiveluch volcano. In: Active volcanoes of Kamchatka. Vol. 1, pp. 84–103. [In Russian].)
- Мелекестев И. В., Карташева Е. В., Кирсанова Т. П. и др. 2011. Загрязненная свежевывавшей тефрой вода как фактор природной опасности (на примере извержения вулкана Корякский, Камчатка, в 2008–2009 гг.) // *Вулканология и сейсмология*. № 1. С. 19–32. (Melekestsev I. V., Kartasheva E. V., Kirsanova T. P. et al. 2011. Water contaminated by fresh tephra as a natural

hazard factor: the 2008–2009 eruption of Koryakskii volcano, Kamchatka. *Journal of Volcanology and Seismology* 1(5): 17–30). <https://doi.org/10.1134/S0742046311010064>

- Шамшин В. А.** 1965. Влияние вулканических пеплопадов на леса Центральной Камчатки // *Вопросы географии Камчатки*. Вып. 3. С. 83–89. (**Shamshin V. A.** The effect of volcanic ashfalls on the forests of Central Kamchatka. *Voprosy geografii Kamchatki* 3: 83–89. [In Russian].)
- Пonomareva V., Portnyagin M., Pevzner M.** et al. 2015. Tephra from andesitic Shiveluch volcano, Kamchatka, NW Pacific: chronology of explosive eruptions and geochemical fingerprinting of volcanic glass. *International Journal of Earth Sciences* 104: 1459–1482. <https://doi.org/10.1007/s00531-015-1156-4>
- Saputra D., Sari R., Hairiah K.** et al. 2022. Recovery after volcanic ash deposition: vegetation effects on soil organic carbon, soil structure and infiltration rates. *Plant and Soil* 474: 163–179. <https://doi.org/10.1007/s11104-022-05322-7>
- Tarasenko I., Biolders C., Guevara A.** et al. 2019. Surface crusting of volcanic ash deposits under simulated rainfall. *Bulletin of Volcanology* 81: 30. <https://doi.org/10.1007/s00445-019-1289-6>.
- Wilson T. M., Cole J. W., Stewart C.** et al. 2011. Ash storms: Impacts of wind-remobilised volcanic ash on rural communities and agriculture following the 1991 Hudson eruption, southern Patagonia, Chile. *Bulletin of Volcanology* 73(3): 223–239. <https://doi.org/10.1007/s00445-010-0396-1>

УДК: 575.8

https://doi.org/10.25221/2782-1978_2024_1_4

<https://elibrary.ru/qvbhcz>

Геномика гибридов (краткий обзор)

Галина Николаевна Челомина

*Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН
Владивосток, 690022, Российская Федерация*

E-mail: chelomina@ibss.dvo.ru

Получена 25 января 2024 г., принята к публикации 29 февраля 2024 г.

Аннотация. Широко распространённая в природе гибридизация между видами имеет самые разнообразные последствия, а гибридные зоны давно рассматриваются, как «окна в эволюционные процессы». Открытие и понимание роли гибридизации привело к большому успеху в изучении проблем эволюции и видообразования. Существенный вклад в выяснение роли, которую играла гибридизация в эволюции современных и исчезнувших таксонов, вносят геномные исследования. Основываясь на геномных данных, в работе кратко рассматриваются современные методы обнаружения гибридов, различные аспекты формирования и динамики гибридных геномов при отдельных скрещиваниях и в зонах межвидовой гибридизации, а также генетические и эволюционные последствия естественной гибридизации, отмечаются актуальные задачи дальнейших исследований.

Ключевые слова: геномика, гибридный геном, гибридные зоны, видообразование.

Hybrid genomics (short review)

Galina N. Chelomina

*Federal Scientific Center of the Far East Asia Terrestrial Biodiversity, Far Eastern Branch
of the Russian Academy of Sciences, Vladivostok, 690022, Russian Federation*

E-mail: chelomina@ibss.dvo.ru

Received January 25, 2024; accepted February 29, 2024

Abstract. Widespread in nature, hybridization between species has a wide range of consequences, and hybrid zones have long been viewed as “windows into evolutionary processes”. The discovery and understanding of the role of hybridization has led to tremendous success in the study of evolution and speciation. Genomic studies make a major contribution to elucidating the role of hybridization in the evolution of modern and extinct taxa. Based on genomic data, the article briefly reviews modern methods for detecting hybrids, various aspects of the formation and dynamics of hybrid genomes during separate crosses and in the interspecific hybridization zones, as well as the genetic and evolutionary consequences of natural hybridization, and highlights current tasks for further research.

Key words: genomics, hybrid genomes, hybridization zones, speciation.

Введение

Гибридизация между видами представляет собой обычное явление, широко распространенное на древе жизни, с большим диапазоном расхождений в частоте между таксонами, охватывающее разные временные масштабы, и есть убедительные свидетельства того, что гибриды существовали миллионы лет назад (Moran et al. 2021). У человека около 2–5% генома произошло от древней примеси с неандертальцами и денисовцами (более подробно см. Челомина, 2022), а у других таксонов, таких как некоторые виды бабочек, воробьёв, цихлид и др., более 10% геномов получены в результате древней гибридизации, при этом частично такой генетический обмен отражает процесс адаптивной интрогрессии (Moran et al. 2021). Гибридизация, более характерная для видов с внешним оплодотворением, чаще встречается у растений, где она отмечена у 25% видов, тогда как у животных она обнаружена только у 10% видов (Runemark et al. 2019). Открытие и понимание роли гибридизации, когда в одном организме происходит объединение генов, принадлежащих разным таксонам, привело к значительным успехам в изучении проблем эволюции

и видообразования. Такой тип видообразования называют сетчатым (ретикулярным), или гибридогенным, когда родственные отношения между таксонами могут быть представлены в виде сети, а не дерева. Эволюционная значимость естественной гибридизации чаще всего обсуждается в контексте филогенетического распространения и адаптивной природы, а одним из ключевых вопросов является её влияние на специфические фенотипы. Формулируя эволюционные последствия естественной гибридизации, М. Арнольд (Arnold 1992) отмечает, что, как крайние варианты, возможны либо слияние гибридизующих форм, либо усиление репродуктивных барьеров через ассортативное скрещивание (1); возможно получение более или менее приспособленных генотипов, позволяющих интрогрессивным формам распространяться в новые места обитания (2); гибридные особи могут оказаться предпочтительно привлекательными по отношению к паразитическим видам, что ограничивает их адаптацию к родительским особям (3); и, наконец, естественная гибридизация может приводить к формированию гибридных видов, включая партеногенез, гибридогенез или гомоплоидное (диплоидное) видообразование (4). Таким образом, генетический обмен между видами может рассматриваться как весомый фактор увеличения разнообразия с внедрением адаптивных вариантов через границы видов, включая быстрое видообразование, либо как угроза природному биоразнообразию, вплоть до поглощения одного вида другим (рис. 1). Большой вклад в исследования свойств генома гибридов, микро- и макроэволюционных последствий естественной гибридизации вносят полногеномные исследования, позволяющие прояснить роль, которую она играла в эволюции современных и исчезнувших таксонов.

В данной работе приведен краткий обзор современной литературы по геномным исследованиям гибридов, включая методы их идентификации, а также генетические и эволюционные последствия естественной гибридизации при отдельных скрещиваниях и в зонах естественной межвидовой гибридизации. В частности, рассматриваются различные аспекты формирования, развития и стабилизации гибридных геномов

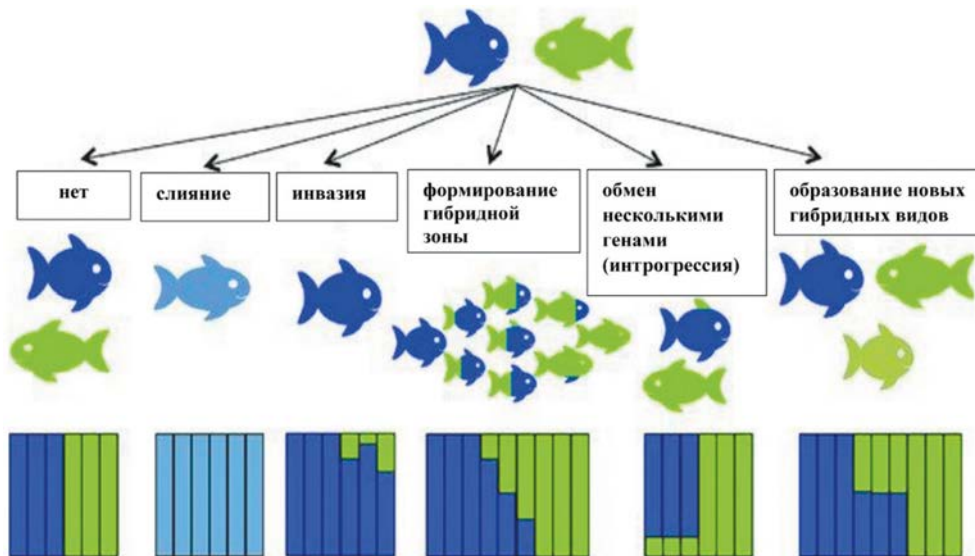


Рис. 1. Потенциальные эволюционные результаты гибридизации (по: Runemark et al. 2019, с изменениями).

Fig. 1. Potential evolutionary outcomes of hybridization (from: Runemark et al. 2019, with modifications).

у аллополиплоидов и гомоплоидов, а также такие движущие силы изменчивости гибридного генома (известные как геномный и транскриптомный «шок»), как нарушение эпигенетического ландшафта, увеличение активности мобильных элементов, широкий спектр геномных мутаций и изменение профилей экспрессии генов. Приведены примеры, показывающие, что гибридные зоны являются ценным средством для понимания многих аспектов биоразнообразия, от основ видовых отличий и формирования репродуктивных барьеров до того, как виды реагируют на окружающую среду. Обозначены дальнейшие перспективы исследования гибридных геномов.

Методы обнаружения гибридных геномов

Существует много подходов к выявлению гибридов, оптимальных к определенным моделям исследований. Для близкородственных таксонов рекомендуются подходы геномной кластеризации, в таких программных обеспечениях, как STRUCTURE (Pritchard et al. 2000) и ADMIXTURE (Alexander et al. 2009). Они определяют количество генетических групп анализируемого набора данных и место в них для каждой особи. Например, ADMIXTURE использовали при изучении гибридной зоны между домашним и португальским воробьями в Италии (Elgvin et al. 2017). Для определения интрогрессивных областей генома, направления и количественной оценки потока генов используют филогенетические методы (Pease, Hahn 2015). Недавно с помощью этого подхода были получены убедительные доказательства гибридного происхождения азиатских черных медведей (*Ursus thibetanus* G. Cuvier, 1823) (рис. 2) (Zou et al. 2022), а также обнаружено древнее гибридное происхождение группы макак (*Macaca* Lacépède, 1799) (Zhang et al. 2023).

Для набора данных с большим количеством таксонов хорошо подходят методы построения графов, дающие оценки дрейфа и интрогрессии; из-за межпопуляционного обмена генами простые дихотомические деревья могут давать неверное представление об истории популяций (Pickrell, Pritchard 2012). Метод моделирования графов успешно применялся для определения событий генетической примеси в древних и современных популяциях тигра *Panthera tigris* (Linnaeus, 1758) (Sun et al. 2023). По отношению к небольшим наборам таксонов подходит демографическое моделирование (Pinho, Heu 2010). С помощью такого подхода было подтверждено гибридное происхождение перуанских популяций морского котика *Arctocephalus australis* (Zimmermann, 1783) (рис. 3) (Lopes et al. 2023).

Среди других методов часто используется статистика Паттерсона (Patterson et al. 2012; Martin et al. 2015), широко известная как тест АВВА-БАВА, которая позволяет выявить интрогрессию, несмотря на неполную сортировку линий (incomplete lineage sorting, ILS). Однако устойчивая в широком диапазоне генетических расстояний эта статистика может быть чувствительна к размеру популяции. Программа NewHybrids (Anderson, Thompson 2002), дающая оценки апостериорной вероятности попадания генетически отобранных особей в определённую категорию, эффективна в обнаружении недавней гибридизации. HyDe – это пакет программного обеспечения, который обнаруживает гибридизацию в наборах филогеномных данных (Blischak et al. 2018). Сравнение методов показало, что оценки для разных пропорций родительского вклада с помощью HyDe являются исключительно высокоточными и надёжными, тогда как STRUCTURE и ADMIXTURE не всегда позволяют идентифицировать гибриды, особенно если родительские вклады асимметричны. HyDe и статистика Паттерсона эффективны для обнаружения гибридизации во всех сценариях, кроме случаев с высоким показателем ILS (Kong, Kubatko 2021).

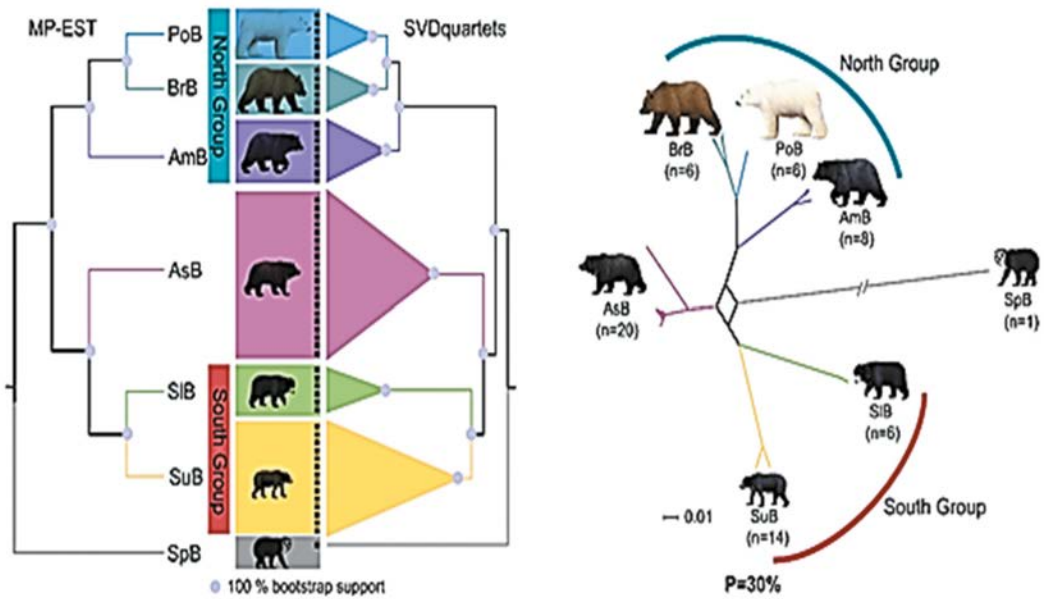


Рис. 2. Филогенетические отношения шести видов *Ursinae* (слева; имеет 100% поддержку для всех ветвей межвидового уровня; в качестве внешней группы использован очковый медведь) и филогенетический сетевой анализ с пороговым уровнем 30% (справа; показывает сетчатую эволюционную историю азиатского черного медведя). PoB – белый медведь; BrB – бурый медведь; AmB – американский черный медведь; AsB – азиатский черный медведь; SuB – солнечный медведь; SIB – медведь-ленивец (по: Zou et al. 2022).

Fig. 2. Phylogenetic relationships of six species of *Ursinae* (left; has 100% support for all interspecific-level clades; spectacled bear is used as outgroup) and phylogenetic network analysis with a 30% threshold (right; shows the net evolutionary history of the Asian black bear). PoB: polar bear; BrB: brown bear; AmB: American black bear; AsB: Asian black bear; Sub: sun bear; SIB: sloth bear (from: Zou et al. 2022).

Для анализа гибридных зон выделяют три типа современных категорий геномных данных (Gompert et al. 2017): 1 – большой (от тысяч до сотен тысяч) набор однонуклеотидных полиморфизмов (single nucleotide polymorphisms, SNP), который анализируется без эталонного генома, или с использованием генома низкого качества; в эту категорию входит секвенирование с сокращённым представлением (более подробно см. Челомина 2021, 2023); 2 – большие наборы SNP, которые были сопоставлены с эталонным геномом; и 3 – данные ресеквенирования всего генома, приведённые в соответствие с высококачественным эталонным геномом. Использование разных категорий данных позволяет точно оценить не только такие ключевые показатели, как гибридные индексы, пропорции примесей, среднюю степень интрогрессии, но также границы предковых блоков и распределение сигналов интрогрессии по геному, и такую дополнительную информацию, как скорости рекомбинации и модели генов (Gompert et al. 2017).

Формирование гибридного генома: аллополиплоиды и гомоплоиды

Аллополиплоидию, когда гибридные геномы имеют по одному полному набору хромосом от каждого родителя, и гомоплоидию, при которой гибридные геномы представляют мозаику геномов родительских видов без увеличения числа хромосом, признают основными вариантами геномов гибридных видов (Runemark et al. 2019).

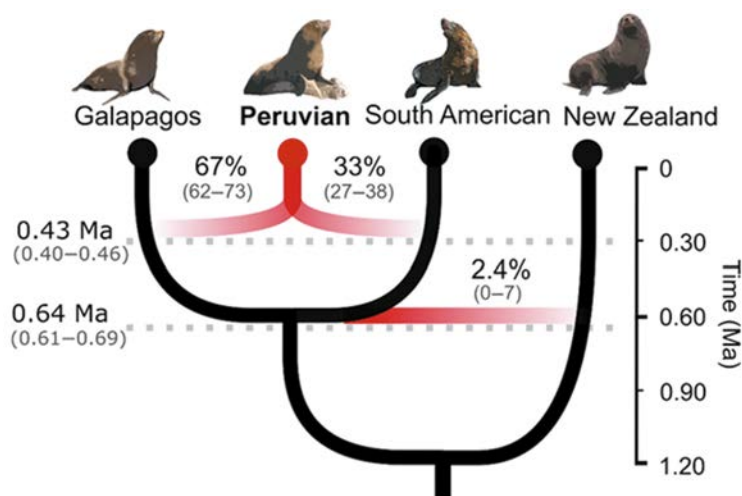


Рис. 3. Предполагаемые демографические параметры котиков (*Arctocephalus* É. Geoffroy Saint-Hilaire et F. Cuvier, 1826). Время расхождения в миллионах лет (слева) и процент предков (над ветвями); под цифрами указаны доверительные интервалы (по: Lopes et al. 2023).

Fig. 3. Estimated demographic parameters of seals (*Arctocephalus* É. Geoffroy Saint-Hilaire et F. Cuvier, 1826). Divergence time in millions of years (left) and percentage of ancestors (above branches); confidence intervals are indicated below the numbers (from Lopes et al. 2023).

Доля интрогрессивного материала, унаследованного гибридами, сильно отличается между видами, составляя 50% во многих полиплоидных таксонах после первоначального события гибридизации. У некоторых гомоплоидных гибридов также обнаружен равный вклад родительских геномов, но в других случаях он крайне различен, и у некоторых видов (например, у рыб-меченосцев *Xiphophorus* Heckel, 1848 и итальянских воробьёв *Passer italiae* (Vieillot, 1817) существуют популяции с очень разными пропорциями родительских геномов (Elgvin et al 2017; Runemark et al. 2018, 2019).

Критериями гомоплоидного гибридного видообразования считаются: (1) наличие репродуктивной изоляции между двумя родительскими таксонами; (2) свидетельства генетической смеси двух родительских линий; а также (3) доказательства возникновения репродуктивных барьеров в результате гибридизации (Wang et al. 2022; Bock et al. 2023). От интрогрессии такой тип видообразования отличается тем, что он приводит к стабильной линии как к отдельной таксономической единице. Гомоплоидия является важным механизмом, генерирующим новые виды, и все чаще признаётся распространённым явлением как у растений, так и у животных. Вместе с тем эволюционные последствия гомоплоидной гибридизации часто остаются малоизученными, и не всегда удаётся подтвердить гомоплоидное видообразование. Например, геномные исследования продемонстрировали гибридное происхождение оксфордской амброзии (крестовик весенний или крестовник оксфордский) *Senecio squalidus* L., 1753, медуницы *Pulmonaria helvetica* Bolliger, 1982, двух из трёх хорошо изученных гомоплоидных гибридных видов подсолнечника *Helianthus annuus* L., 1753, но не смогли подтвердить предполагаемого гомоплоидного видообразования у ириса *Iris hexagona* Walter, 1788 и флоксов *Phlox* L., 1753 (цит. по: Bock et al. 2023).

Геномное секвенирование и популяционный анализ выявили также «тупиковую», т. е. без инициации видообразования, гомоплоидную гибридизацию у актинидий *Actinidia Lindl.*, 1836. Результаты показали, что *A. zhejiangensis* C. F. Liang, 1982 в основном представляют собой гибриды F1 между *A. hemslayana* Dunn, 1908 и *A. eriantha* Benth., 1861, а межвидовой поток генов начался около 1 млн л. н., подразумевая как сильные генетические барьеры, так и продолжающуюся гибридизацию (Yu et al. 2023). Роль гомоплоидного видообразования у животных широко обсуждается, но подтверждённых геномными данными случаев немного. Например, секвенирование геномов с сокращённым представлением обнаружило, что перуанский морской котик является видом со смешанным геномом, возникшим около 400 000 л. н. в результате гибридизации двух видов морских котиков, южноамериканского *Arctocephalus australis* (Zimmermann, 1783) и галапагосского *A. galapagoensis* Heller, 1904, посредством гомоплоидного гибридного видообразования (Lopes et al. 2023). Этот же тип видообразования выявлен при ресеквенировании геномов 44 особей родов *Carpinus* L., 1753 и *Ostrya* Scop., 1760. Исследование подчёркивает вероятность событий гомоплоидного гибридного видообразования между предками современных родов на начальных этапах их расхождения, что, вероятно, привело к сетчатой филогении на более высоких таксономических уровнях (Wang et al. 2022).

Аллополиплоидное видообразование чаще встречается у растений, чем у животных, при этом из-за различий в числе хромосом аллополиплоиды могут быть сразу изолированы от родительских видов, а для изучения ранних стадий аллополиплоидизации часто используются синтетические аллополиплоиды растений. Как и при аутополиплоидии, аллоплоидный геном после дупликации подвергается диплоидизации, в результате которой теряется большая часть последовательностей (преимущественно некодирующая ДНК, в основном – тандемные повторы) (Runemark et al. 2019). В кодирующей части генома крупные реорганизации недопустимы, и со временем каждый ген помимо консервации (сохранения функций) имеет возможность реализовать несколько эволюционных сценариев, включая два варианта функциональной дивергенции: субфункционализацию, когда каждый паралог сохраняет определённую часть функции родительского гена (как следствие – расширение адаптивного потенциала), и неофункционализацию – приобретение принципиально новых функций, а также псевдогенизацию, т. е. полную утрату функций и превращение в псевдоген, часто из-за эпигенетических изменений генома (Chen, Ni 2006; Chaudhary et al. 2009; Eduard et al. 2012; Yoo et al. 2013). Скорости структурно-функциональной дивергенции значительно варьируют между видами, но в целом субфункционализацию рассматривают как наиболее раннее событие, а со временем возрастает вероятность неофункционализации и псевдогенизации (Adams, Wendel, 2005). Согласно геномным данным, у гексаплоидной пшеницы (вероятный результат перекрёстного опыления *Triticum aestivum* L. (1753), дикими травами) псевдогенизации подверглись 38% экспрессирующихся генов (Eduard et al. 2012), а у полиплоидной резуховидки Таля *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh., 1842, долгое время считавшийся классическим диплоидом, сохранилось только 30% дублированных генов после последнего события дупликации примерно 86 млн л. н. (Bowers et al. 2003), и около 62% пар генов этого растения подверглись функциональной диверсификации (Blanc, Wolf 2004). Генетические исследования аллотетраплоида *Tragopogon mirus* Ownbey, 1950 семейства астровых показали, что субфункционализация ряда генов произошла всего за 40 поколений (Buggs et al. 2010). Показательно, что потеря дубликатов не является случайной, и гены, сохранившиеся после одного цикла

дубликации, имеют большую вероятность сохраниться при последующем цикле дубликации (Seoighe, Gehring 2004).

Дубликация генома, связанная с аллополиплоидией, позволяет наборам хромосом от разных видов сохраняться как отдельные «субгеномы» во время последующих мейозов, а хромосомное распределение и время вставок транспозонов служат историческим индикатором хромосом. Новые, разработанные на основе геномных данных, подходы позволяют надёжно идентифицировать субгеномы у аллоплоидов растений и животных, а также определить порядок гибридизации диплоидов-предшественников с организмами более высокой ploidy (Session, Rokhsa 2023). Считается, что «в более высоком полиплоиде (который может возникнуть в результате гибридизации предшественников различной ploidy) субгеном, добавленный последним, должен: (1) обладать более высоким сохранением генов (смещённое фракционирование), поскольку другой, полиплоидный предшественник уже утратит избыточные гены, и (2) более устойчивую экспрессию генов (доминирование генома), поскольку у другого полиплоидного предшественника экспрессия оставшихся избыточных генов будет ниже, чем у диплоидного предшественника» (Session, Rokhsa 2023). Субгеномы могут развиваться асимметрично с образованием «доминантных» и «подчинённых» субгеномов, причём последние имеют более высокую плотность мобильных элементов (Runemark et al. 2019; Session, Rokhsa 2023). У октоплоидной земляники один из четырёх геномов является доминантным, и его гены экспрессируются чаще. Кроме того, определённые черты этого растения, как, например, устойчивость к болезням, контролируются доминантным субгеномом (Edger et al. 2019).

Аллоплоидные и гомоплоидные гибриды часто имеют нарушение регуляции фертильности. Аллополиплоидия влияет на прохождение хромосомных спариваний и поэтому может вызвать бесплодие из-за дефектных гамет у гибридов (Bashir et al. 2018). Интересный пример (без получения полногеномных данных) был недавно описан для зелёных лягушек рода *Pelophylax* Fitzinger, 1843, известным признаком которых является гибридогенез. Обитающие в долине р. Днестр лягушки комплекса *P. esculentus* (Linnaeus, 1758) состоят из двух родительских видов: прудовой *P. lessae* (Camerano, 1882) и озёрной *P. ridibundus* (Pallas, 1771) лягушек, а также их гемиклонального гибрида *P. esculentus*, и все они являются диплоидами. Оказалось, что в популяциях *P. esculentus* численность самцов сильно (90%) превышала численность самок, половина изученных гибридных самцов была стерильной, а большинство фертильных гибридных самцов продуцировали сперму с геномом *P. lessae*. Более того, несколько гибридных самцов дали смесь сперматозоидов с геномами *P. lessae* и *P. ridibundus* (амфиспермия), и только один самец – с геномом *P. ridibundus* (Litvinchuk et al. 2023).

В гибридном геноме одновременно взаимодействуют многие факторы, поэтому его эволюция необычайно динамична, и наблюдения показывают, что в целом у гибридов действует отбор против второстепенного родителя, т. е. от которого гибриды получают меньшую часть своего генома в наиболее функционально важных геномных областях (Moran et al. 2021). Гибридная дисфункция, известная как «несовместимость Добжанского-Мюллера или Бейтсона-Добжанского-Мюллера», часто возникает в результате эпистатических взаимодействий между генами, когда ранние комбинации аллелей в разных локусах объединяются и взаимодействуют, снижая приспособленность. В соответствии с этой моделью локусы, полученные от второстепенного родителя, с большей вероятностью обнаружат несовместимости в других

частях генома, что приводит к глобальному отбору против происхождения от второстепенного родителя (Moran et al. 2021; Rosser et al. 2022).

Изменения гибридного генома: геномный и транскриптомный «шок»

Гибридизация, при которой происходит слияние дивергировавших геномов с различными адаптациями и несовместимыми комбинациями генов, инициирует цепь событий, которые Б. МакКлинток назвала «геномным шоком» (McClintock 1984). Согласно (это предлог, запятыми не отделяется) гипотезе геномного шока к последствиям гибридизации относится увеличение активности мобильных генетических элементов (последовательностей ДНК, способных перемещаться по геному), нарушение эпигенетического ландшафта, вариации в структуре хромосом и повышенная нуклеотидная вариабельность, изменение числа копий генов и количества повторяющейся ДНК, а также трансформация профилей экспрессии генома. Из них в качестве основной причины дестабилизации гибридного генома рассматривают нарушение эпигенетического контроля, сопровождающееся активацией мобильных элементов (Shapiro 2023).

Нестабильность генома у гибридов за счет всплесков транспозиции продемонстрирована на многих видах. Например, показано, что у дрозофил (род *Drosophila* Fallén, 1823) гибридизация реактивирует мобильные элементы, которые эффективно подавлялись в геномах родительских видов (Guerreiro 2014). При этом нарушается эпигенетический контроль, управляемый пиРНК (класс малых интерферирующих РНК), которые обычно подавляют передвижение мобильных элементов в зародышевой линии (Gamez-Visairas et al. 2020). Исследования геномов лягушек рода *Xenopus* Wagler, 1827 также позволили предположить, что мобильные элементы (ДНК-транспозоны) и их пиРНК могут сильно влиять на эволюцию аллотетраплоидного генома после межвидовой гибридизации (Suda et al. 2022). Данные секвенирования генома дрожжей с длительным чтением показали, что большинство ретротранспозонов с длинными концами (long terminal repeat retrotransposons, LTR-RT) были вставлены в геном после гибридизации, и их количество широко варьирует (от 0 до 87), увеличиваясь с повышением уровня геномной примеси (Tusso et al. 2022). Во вновь синтезированных алло- и аутотетраплоидных геномах картофеля *Solanum tuberosum* L., 1753 копии LTR-RT активировались преимущественно в гибриде (29 копий), в аллотетраплоидных линиях активации не наблюдалось, а в аутотетраплоидных линиях активировалась только одна копия (Gantuz et al. 2022). Вместе с тем есть данные, что после аллополиплоидизации пролиферация может быть ограничена всего несколькими мобильными элементами, а в некоторых случаях она вообще не обнаруживается. Таким образом, геномный ответ на полиплоидизацию является высокоспецифичным, причём геномный дисбаланс мобильных элементов может влиять на взаимодействия субгеномов и их эпигенетический контроль (Gantuz et al. 2022). Показательно, что у межродовых гибридов (встречаются значительно реже межвидовых) некоторых рыб вблизи мобильных элементов располагались сайты, подвергшиеся интрогрессии (Nedoluzhko et al. 2022).

Эпигенетические модификации, прежде всего метилирование ДНК, считаются важным фактором регуляции многих клеточных функций, включая фертильность. Среди межвидовых гибридов морских гребешков – гермафродитного *Argopecten irradians* (Lamarck, 1819) и *A. purpuratus* (Lamarck, 1819) – более высокие уровни метилирования были выявлены у стерильных особей по сравнению с фертильными, особенно в одной из хромосом отцовского родителя. Всего было обнаружено 3619

дифференциально метилированных генов (ДМГ), и авторы полагают, что эти ДМГ могут вызывать гибридную стерильность различными путями, как, например, ингибирование оогенеза и созревания яиц, а также индукция апоптоза (Yu et al. 2023). У тихоокеанской устрицы *Crassostrea gigas* Thunberg, 1793 общий уровень метилирования ДНК был значительно ниже в гибридных скрещиваниях, чем в родительских, и отрицательно коррелировал с ростом (Yang, Li 2022); у гибридных форм сои *Glycine max* (L.) Merr., 1917 перепрограммирование метилирования ДНК оказалось связанным с фенотипической изменчивостью и гетерозисом (Chen et al. 2022), а сбалансированная геномная диверсификация у аллотетраплоидов арабидопсиса (или резуховидки, род *Arabidopsis* Heynh. (1842)) сопровождалась конвергентными и согласованными изменениями в метилировании ДНК между двумя субгеномами (Jiang et al. 2021).

В гибридных геномах часто возникают структурные варианты (structural variants, SV), которые могут непосредственно вызывать репродуктивную изоляцию с последующим видообразованием. Например, инверсии могут способствовать видообразованию за счёт уменьшения рекомбинаций между локусами, в частности, отвечающих за репродуктивную изоляцию, а крупные транслокации напрямую вызывают гибридную стерильность из-за неправильной сегрегации во время мейоза (Bock et al. 2023). Полногеномное секвенирование с использованием технологии длительного чтения позволило выявить более 100000 SV для двух гибридизующих видов бабочек рода *Lycaeides* Hübner, 1819 с достоверными отличиями в моделях интрогрессии в зоне гибридизации. В целом, гибриды продемонстрировали направленный сдвиг в сторону одного из предков, особенно выраженный для Z-сцепленных SV и инверсий, содержащих множество генов. Таким образом, SV могут иметь очень сильное влияние на гибридную приспособленность, способствуя репродуктивной изоляции (Zhang et al. 2023).

Гибридизация, помимо крупных геномных перестроек, может изменять частоту соматических мутаций и вызвать их «взрывное» накопление. Для объяснения данного феномена предложены разные теории, например, что причиной может быть глобальное разрушение у гибридов, коадаптированных в родительских геномах белковых комплексов, или локально повышенная частота мутаций вокруг гетерозиготных локусов (Bashir et al. 2023). В любом случае повышенная генетическая изменчивость полезна для создания адаптивных инноваций новых гибридных видов (Shapiro 2023). Возможность отличий в скоростях мутаций у гибридов и родительских видов была впервые показана на табаке (род *Nicotiana* L., 1753) (цит. по: Bashir et al. 2023).

Активация мобильных элементов может также привести к крупным изменениям в функционировании генома с нарушением паттернов экспрессии у гибридных видов – так называемый «транскрипционный шок». Экспрессия генов менее строго регулируется непосредственно после гибридизации, новые модели экспрессии возникают и стабилизируются в течение десятков поколений (Runemark et al. 2019), а для стабилизации генома и совместимости транскрипции требуется корректировка эпигеномного ландшафта (Shin et al. 2022). Однако несмотря на важность понимания механизмов эволюции полиплоидии, знания о полногеномных эффектах экспрессии у зарождающихся аллополиплоидов весьма ограничены. Известно, например, что в геноме *xBrassicoraphanus* Sageret, синтетического аллотетраплоида репы огородной *Brassica rapa* L., 1753 и редьки посевной *Raphanus sativus* L., 1753, родительские хромосомы сохраняются без перестройки, но происходит реконфигурация

транскрипционной сети, и, в частности, мобильные элементы от *B. rapa* транскрипционно подавляются за счёт усиления метилирования ДНК (Shin et al. 2022). Интересно, что в ходе изучения экспрессии у реципрокных межвидовых гибридов лучепёрых рыб-меченосцев рода *Xiphophorus* обнаружено расширение семейств генов и положительно отобранные гены, связанные с живорождением, при этом положительно отобранные семейства генов были значительно обогащены неполоморфными мобильными элементами (Lu et al. 2023).

При аллополиплоидизации часто прослеживается отклонение от аддитивной экспрессии, при которой эффекты тождественных генов суммируются. Неаддитивная регуляция генов контролируется в процессе развития, что может приводить к субфункционализации дублирующих генов (Wang et al. 2023). Кардинальные изменения в неаддитивной регуляции генов наблюдали у аллотетраплоидов арабидопсиса. Отклонение экспрессии (для примерно 5–6% генов) от среднего родительского значения были обнаружены в двух независимо полученных синтетических аллотетраплоидах. Оказалось, что >65% неаддитивно экспрессируемых генов в аллотетраплоидах репрессированы, а >94% репрессированных генов в аллотетраплоидах соответствуют генам, которые экспрессируются на более высоких уровнях у *Arabidopsis thaliana*, по сравнению с *A. arenosa* (L.) Lawalrée, 1960. В целом, комбинация двух дивергентных геномов арабидопсиса (резуховидки) индуцирует неаддитивную регуляцию генов по всему геному, обеспечивая таким образом молекулярную основу для вариаций *de novo* и для эволюции аллополиплоидов (Wang et al. 2006). Неаддитивная экспрессия стресс-чувствительных белков может способствовать гетерозису у гибридов и, возможно, гибридных культур резуховидки (June et al. 2023). У гибридной сои были в большом количестве обнаружены неаддитивные сайты дифференциального метилирования (в основном были гиперметилированы), которые принимали участие в разных биологических процессах, включая регуляцию транскрипции и гормональной функции (Chen et al. 2022).

Стабилизация гибридного генома

В целом, в плане генетических последствий гибридизации выделены новые принципы, применимые к большому количеству случаев, когда отбор в среднем действует против гибридизации, но которые могут не соответствовать системам, где гибридизация глобально нейтральна или выгодна. Они включают: (1) сочетание быстрого (десятки поколений) и медленного (сотни и тысячи поколений, в зависимости от общей скорости рекомбинации) удаления чужеродных предковых элементов, стабилизирующего смешанные геномы; (2) снижение скорости интрогрессии в функционально важных областях генома; и (3) стабилизацию генома, в которой ключевую роль играет рекомбинационный ландшафт (например, различные корреляции между скоростью рекомбинации и плотностью генов) (Runemark et al. 2019).

Сразу после прекращения гибридизации между гибридным и родительскими таксонами начинается процесс «стабилизации генома», когда некоторые пути интрогрессии удаляются отбором против несовместимостей, а другие, напротив, фиксируются (рис. 4). Время стабилизации широко варьирует, занимая сотни и тысячи поколений; например, 400 поколений в геномах грибов *Zygoascus* Quaedvlieg et Crous, 2011, 2500 в гибридных геномах рыб-меченосцев *Xiphophorus* и 5000 у гибридных итальянских воробьёв *Passer italiae* (цит. по: Runemark et al. 2019). Скорость локальной рекомбинации важна для вероятности события интрогрессии, потому что в случае широко распространенных несовместимостей интрогрессированные аллели

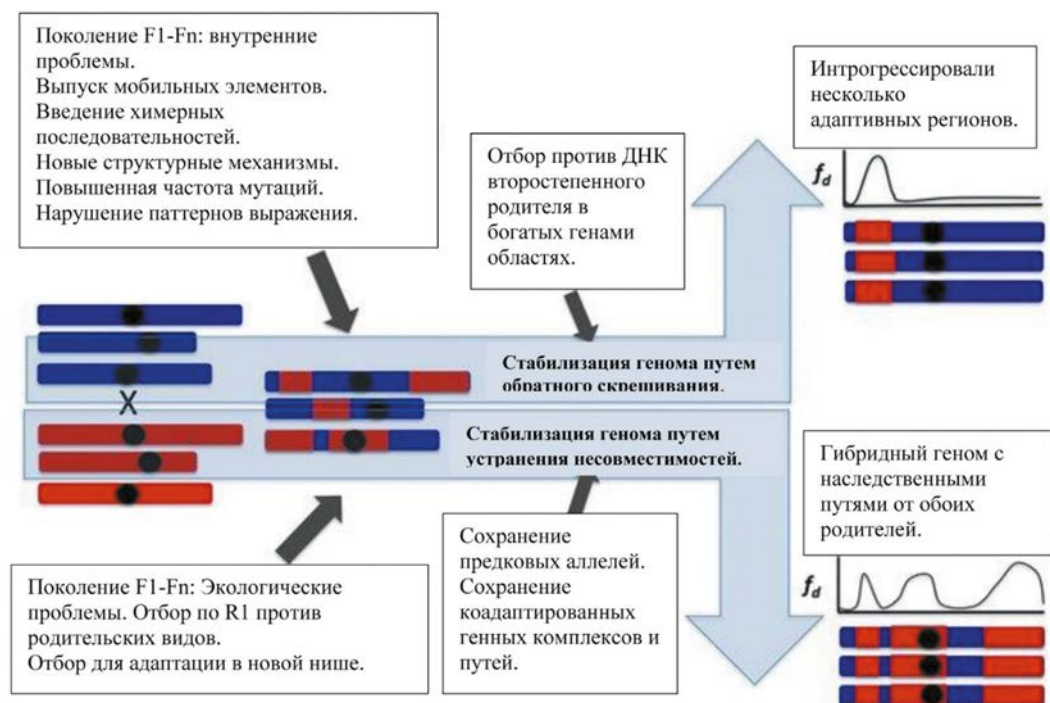


Рис. 4. Процесс стабилизации генома при гибридном видообразовании и интрогрессии (по: Runemark et al. 2019, с изменениями).

Fig. 4. The process of genome stabilization during hybrid speciation and introgression (from: Runemark et al. 2019, with modifications).

с большей вероятностью рекомбинируют вдали от несовместимостей в областях с частой рекомбинацией. Процесс фиксации родительских аллелей может замедлить ассоциативное сверхдоминирование (когда гибриды с гаплотипами от обоих родителей имеют более высокую приспособленность по сравнению с гибридами, имеющими гаплотип одного родителя), наиболее сильное в областях низкой рекомбинации (Runemark et al. 2019). Считается, что в природе полная геномная несовместимость, определяющая невозможность скрещивания, достигается в среднем за 3 млн л. (Futuyma 1998), а решающее значение для понимания факторов, определяющих геномную архитектуру репродуктивной изоляции в процессе видообразования, имеет изучение геномной дивергенции (Caeiro-Dias et al. 2023).

Репродуктивная изоляция формируется постепенно, по мере накопления вредных эпистатических взаимодействий между независимыми локусами (несовместимость Бейтсона-Добжанского-Мюллера), либо из-за возникающих по всему геному несовместимостей генов многих несвязных локусов, в то время как барьерные локусы появляются позже в процессе видообразования (Caeiro-Dias et al. 2023). Отсутствие гетероморфных половых хромосом приводит к более медленному накоплению репродуктивной изоляции. Правило Дж. Холдейна гласит, что «когда в потомстве F1 двух разных рас животных один пол отсутствует, редок или бесплоден, этот пол является гетерозиготным» (цит. по: Runemark et al. 2019). У чешуекрылых, например, гибридная стерильность возникает в результате множественных и сложных эпистатических взаимодействий, часто (согласно правилу Холдейна) с участием половой хромосомы (Rosser et al. 2022), а предотвращение потока генов между родственными таксонами при гибридной стерильности способствует видообразованию (Blanckaert,

Payseur 2021; Valiskova et al. 2022). К сожалению, идентификация локусов репродуктивной изоляции до сих пор остаётся сложной задачей, однако геномные исследования ясно показали, что постоянная изменчивость играет огромную роль в видообразовании, особенно на ранних этапах, тогда как новые мутации важны на поздних стадиях процесса (Bock et al. 2023).

Популяционная геномика гибридных зон

Гибридные зоны – географические регионы, где происходит гибридизация и генетическое смешение расходящихся групп – давно рассматриваются, как «природные лаборатории эволюционных исследований и окна в эволюционные процессы» (Barton, Hewitt 1985; Harrison 1993). Поскольку гибридные зоны содержат больше гетерозиготных особей, их отличительной чертой является атипичное неравновесие по сцеплению (linkage disequilibrium, LD) между локусами, в том числе физически не связанными (Gompert et al. 2017). Ледниковый период плейстоцена создал очаги гибридных зон, а климат и география формировали их динамику в пространстве и времени. Полагают, что чаще гибридные зоны возникают в результате вторичного контакта разошедшихся линий с формированием как широких, так и узких регионов контакта и гибридизации (Volte et al. 2023). Гибридные зоны могут сильно различаться по возрасту и стабильности, а состав современных гибридных зон может представлять собой смесь локусов и особей, отражающую события как недавней, так и более древней гибридизации. При этом гибридные зоны с балансом между расселением особей и отбором против гибридов (зоны напряжения) перемещаются в районы с низкой популяционной плотностью (Barton, Hewitt 1985; Gompert et al. 2017). Растущее число примеров перемещения гибридных зон подразумевает, что это явление, вероятно, гораздо более распространено, чем предполагалось раньше (Kalaentzis et al. 2023). Предложено множество моделей для объяснения гибридных зон и управляющих ими эволюционных процессов (Nicolakis et al. 2022). Например, модель зоны напряжения (почти не зависящая от окружающей среды) предполагает, что гибридизация, прежде всего, приводит к вредной несовместимости и далее к снижению приспособленности или к нежизнеспособности гибридов; согласно модели ограниченного превосходства гибридов и экотональной модели (гибридная зона, возникающая над градиентом окружающей среды), приспособленность гибридов зависит от окружающей среды; а геноцентрические модели рассматривают локус/локусы, которые могут способствовать репродуктивной изоляции (так называемые «барьерные локусы») с акцентом на одном гене или признаке. Однако в любом случае в пределах одной гибридной зоны действуют несколько селективных процессов, которые могут взаимодействовать между собой, снижая или усиливая эффекты каждого из них (Nicolakis et al. 2022). Таким образом, гибридные зоны являются полезными инструментами для понимания генетических основ видовых отличий, важных для поддержания репродуктивной изоляции и могут дать представление о реакции видов на природные и антропогенные изменения (Wagner et al. 2020).

Один из наиболее известных примеров естественной гибридизации – скрещивание серой *Corvus cornix* (Linnaeus, 1758) и чёрной *C. corone* (Linnaeus, 1758) ворон с протяжёнными зонами вторичного контакта и гибридизации в Западной Европе и Восточной Азии. Широко распространённые и хорошо известные, эти виды считаются одними из самых умных животных в мире, с коэффициентом энцефализации, как у приматов (Emery, Clayton 2004). До недавнего времени у них не было известно

видоспецифичных генов и экологической дифференцировки, они легко скрещивались между собой, но хорошо различались по окраске и поведению. В результате сравнительного геномного анализа было обнаружено, что практически все генетические различия между серой и чёрной воронами сконцентрированы на небольшом участке хромосомы 18. Эта часть хромосомы длиной 1.95 млн п. н. в своё время подверглась инверсии, поэтому при скрещивании она не рекомбинирует с гомологичными участками близкородственных видов. На инвертированном участке сконцентрированы гены окраски оперения туловища, гены зрительного восприятия и гены гормональной регуляции поведения (идентифицирован 81 сайт с фиксированными заменами примерно в 40 генах), чего оказалось достаточным для формирования и поддержания видовой самостоятельности (Poelstra et al. 2014).

Геномные исследования гибридной зоны чёрной и серой ворон обнаружили также, что ассортативное спаривание и эпистатическая архитектура признаков спаривания вызывают сложное движение гибридной зоны (Knief et al. 2019; Metzler et al. 2021). При этом умеренная степень ассортативного спаривания вызывала пре- и пост-зиготическую изоляцию посредством положительного частотно-зависимого отбора, а эпистаз между двумя локусами индуцировал перемещение гибридной зоны в пользу аллелей, передающих тёмное оперение, с последующим сдвигом в противоположном направлении в пользу фенотипов серого окраса поколений после вторичного контакта (Metzler et al. 2021). Более 68% изменчивости оперения было связано с эпистазом между геном NDP (Norrie Disease Protein, белок болезни Норри) и областью ~ 2.8 Mb на хромосоме 18 с подавленной рекомбинацией, при этом оба локуса пигментации показали признаки дивергентного отбора против интрогрессии. В целом, лишь малая часть локусов оказалась способной эффективно управлять предзиготической изоляцией и защищать фенотипическую дивергенцию от потока генов. Интересно, что скрининг локусов геномных аутсайдеров в независимых контактных зонах в Азии указал на некоторые из тех же самых генов, которые действуют в системах, модифицирующих паттерны пигментации (рис. 5) (Knief et al. 2019).

В Северной Америке известна гибридная зона черношапочных *Poecile atricapillus* (Linnaeus, 1766) и каролинских *Poecile carolinensis* (Audubon, 1834) синиц, смещающаяся на север в ответ на повышение зимних температур, но которая не увеличивается в ширину, что указывает на сильный отбор против синиц со смешанными геномами. Согласно геномным данным гибриды птиц имеют более высокий уровень основного обмена, чем любой из родительских видов, и страдают от дефицита пространственной памяти и способности решения проблем. Таким образом, метаболические и когнитивные нарушения у гибридных синиц могут действовать как сильные механизмы постзиготической изоляции в этой движущейся гибридной зоне, т. е. могут быть вовлечены в отбор против гибридов (Wagner et al. 2020).

В основе репродуктивной изоляции в гибридной зоне североамериканской иволги Балтимора *Icterus galbula* (Linnaeus, 1758) и иволги Буллока *I. bullockii* (Swainson, 1827) (рис. 6) лежит сложная геномная архитектура. В масштабе всего генома выявлено несколько предполагаемых барьеров для репродукции, включая повышенные пики дивергенции, большую предполагаемую инверсию на Z-хромосоме и сложные взаимодействия между генами-кандидатами путей меланогенеза.

В целом, данные предполагают относительно быстрое накопление барьеров между видами и демонстрируют сложный путь процесса видообразования (Walsh et al. 2023). Исследование шести гибридных зон, образованных семью видами ящериц рода *Podarcis* Wagler, 1830, обитающих на Пиренейском полуострове, показывает,

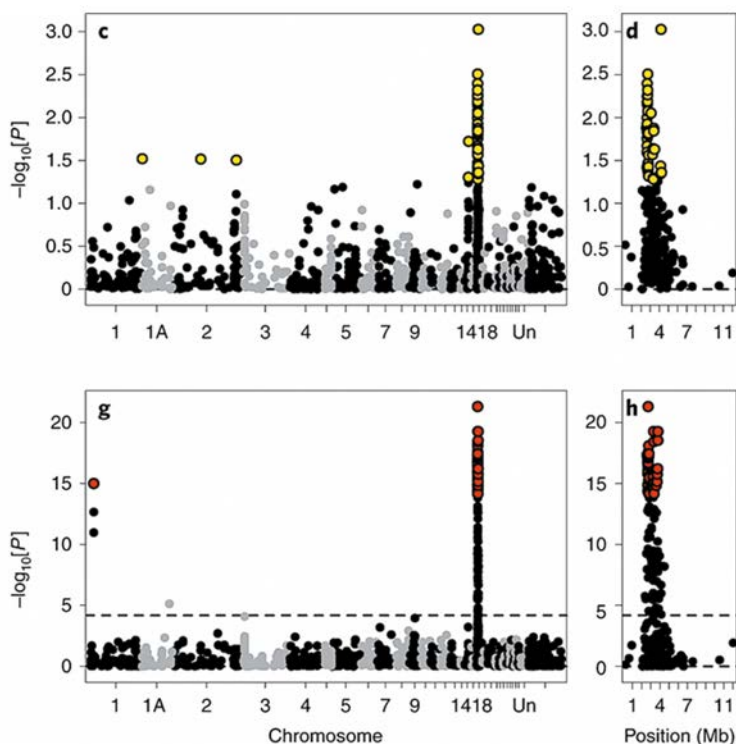


Рис. 5. Анализ геномных клинов центральной и южной гибридной зоны чёрной и серой ворон для 1111 SNP в геноме (с и г) и для области выброса на хромосоме 18 (chr18) (d и h). Пунктирные линии представляют порог полногеномной значимости (по: Knief et al. 2019).

Fig. 5. Analysis of genomic clines of the central and southern hybrid zone of hooded crow and carrion crow for 1111 SNPs in the genome (c and g) and for the outlier region on chromosome 18 (chr18) (d and h). Dashed lines represent the genome-wide significance threshold (from: Knief et al. 2019).

что адаптивная интрогрессия является ключевым механизмом, формирующим разнообразие главного комплекса гистосовместимости (Major Histocompatibility Complex, МНС). Поскольку адаптивная интрогрессия включает вновь приобретенные признаки, дающие явные преимущества в приспособленности, МНС представляется особенно интересным в плане изучения из-за его необычайного полиморфизма, роли в адаптивном иммунном ответе, а также важности для биологии сохранения (Gaczorek et al. 2023).

Геномные данные, полученные на многочисленных примерах, свидетельствуют, что гибридизация между разными линиями происходит регулярно и приводит к некоторой степени интрогрессии, причём в процессе видообразования некоторые области генома становятся устойчивыми к потоку генов раньше других – образование так называемых «островов» дифференциации. К таким давно признанным областям относятся половые хромосомы, играющие непропорционально большую роль в процессе видообразования птиц. Например, использование геномного подхода для изучения ландшафта дифференциации между гибридизирующими подвидами острохвостой амадины *Poephila acuticauda* (Gould, 1840) из семейства вьюрковых

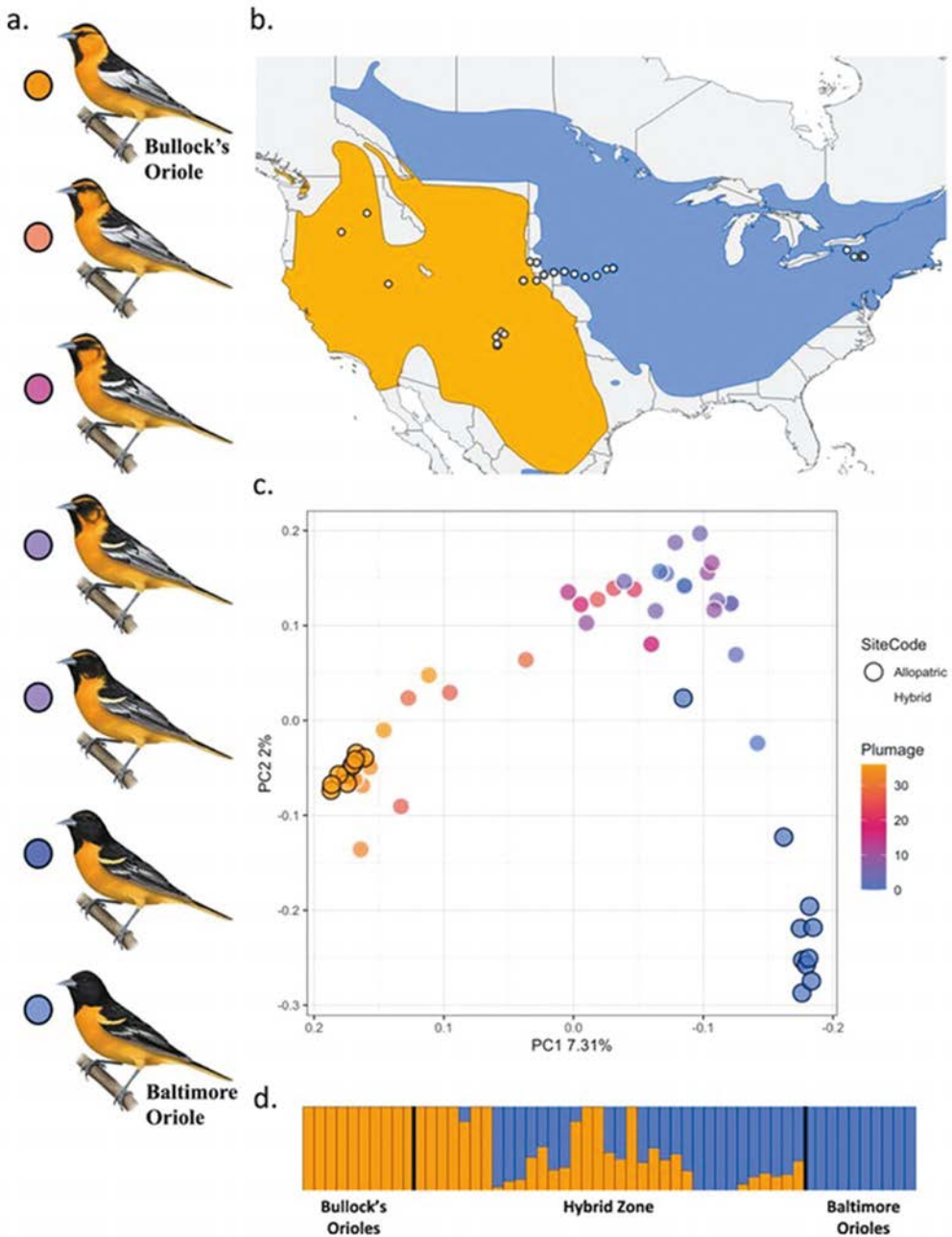


Рис. 6. Географическая (b), фенотипическая (a) и геномная (c, d) изменчивость балтиморской иволги и иволги Буллока (по: Walsh et al. 2023).

Fig. 6. Geographical (b), phenotypic (a) and genomic (c, d) variation in Baltimore and Bullock's orioles (from Walsh et al. 2023).

ткачиков (Estrildidae) показало, что репродуктивную изоляцию в зоне гибридизации птиц обеспечивают инверсии половых хромосом, тогда как аутосомная дифференциация между подвидами минимальна. Таким образом, Z-хромосома и цвет клюва (большая часть генов-кандидатов находится на хромосоме 8, а остальные – на Z-хромосоме) способствуют репродуктивной изоляции, установленной между этой парой подвидов (Hooper et al. 2019). Важная роль Z-хромосомы в репродуктивной изоляции

предполагается также для зоны гибридизации ящериц *Podarcis bocagei* (Seoane, 1884) и *P. carbonelli* Pérez-Mellado, 1981 (Caeiro-Dias et al. 2023).

При изучении гибридной зоны между бабочками-парусниками *Papilio syfanius* Oberthür, 1886 и *P. maackii* Ménétries, 1859 было обнаружено смешение темпов эволюции. В этом случае геномные области, наиболее затронутые потоком генов, развиваются с одинаковой скоростью между видами, в то время как геномные области с сильной репродуктивной изоляцией развиваются с видоспецифичной скоростью. Следовательно, репродуктивная изоляция поддерживает не только геномную дифференциацию, но и скорость накопления дифференциации, т. е. асимметричные темпы эволюции обеспечивают дополнительные «метки» локусов, вовлеченных в репродуктивную изоляцию (Xiong et al. 2022). В гибридной зоне между двумя таксонами бабочек-голубянок (род *Lycaeides*) с помощью полногеномного секвенирования с длительным чтением было выявлено, что структурные варианты, особенно делеции, могут способствовать видообразованию, непосредственно вызывая репродуктивную изоляцию или подавляя рекомбинацию в больших областях генома (Zhang et al. 2023).

Интересную модель для изучения представляют гремучие змеи (Crotalinae), поскольку у них в природе распространена гибридизация между отдаленно родственными видами, а лабораторные скрещивания дают жизнеспособное потомство. В совокупности это предполагает неполные механизмы изоляции, поэтому изучение геномных интрогрессий может дать ценную информацию о механизмах и процессах, лежащих в основе частичной репродуктивной изоляции. Исследование интрогрессии в гибридной зоне между двумя видами гремучих змей – степной (зелёный гремучник) *Crotalus viridis* (Rafinesque, 1818) и карликовой (жёлтая гремучая змея) *Crotalus oreganus concolor* Woodbury, 1929 – нашли доказательства того, что геномная несовместимость и другие мультилокусные процессы влияют на приспособленность гибридов. В частности, обнаружены доказательства геномных паттернов интрогрессии, которые различаются в зависимости от участка генома; найдены закономерности, согласующиеся с такими моделями, как зоны напряжения, или такими, где мультилокусные процессы управляются внешними факторами. В целом, система находится на стадии накопления мультилокусных эффектов, и, по-видимому, имеют место антагонистические геномные взаимодействия, т. е. как за, так и против смешанных генотипов внутри гибридной зоны (Nikolakis et al. 2022). Интересно, что яды, продуцируемые этими видами (которые разошлись в плиоцене, около 3–5.2 млн л. н.), хорошо отличаются. Яд карликовой змеи характеризуется наличием гетеродимерного нейротоксического компонента, а яд степной змеи состоит в основном из литических компонентов. Недавно было показано, что яды гибридов этих гремучих змей представляют собой уникальную комбинацию признаков, проявление которых, по-видимому, ограничено гибридной зоной, и высказано предположение, что скрещивание видов может привести к появлению новых фенотипов яда с уникальными действиями (Smith et al. 2023).

Гибридизация, особенно отдалённая, может вызывать нарушение ядерно-цитоплазматических взаимодействий и приводить к ядерно-цитоплазматической несовместимости. Вместе с тем при изучении гибридизации и видообразования внимание на ядерно-цитоплазматических взаимодействиях обычно не акцентируется, но имеются исключения. Например, в гибридной зоне колокольчиков-эндимионов *Hyacinthoides hispanica* (Mill.) Rothm., 1944 и *H. non-scripta* (L.) Chouard ex Rothm., 1753 на севере Испании обнаружили, что ядерно-цитоплазматическая несовместимость не предотвращает интрогрессию нейтральных маркеров по всему геному, хотя,

по-видимому, исключает перемещение некоторых аллелей и скоординированность между клеточными компартментами, а высокая приспособленность межвидовых скрещиваний согласуется с продолжающимся потоком генов (Marquardt et al. 2022). Как показали исследования геномов цитрусовых, эволюционные конфликты, возникающие из-за ядерно-цитоплазматических взаимодействий, способны оказывать стойкое воздействие на генетику и селекцию и могут служить основой цитоплазматической мужской стерильности. Полногеномное исследование ассоциаций (genome-wide association study, GWAS) выявило три ядерных гена, кодирующих белки пентатрикопептидного повтора (pentatricopeptide repeat proteins, PPR), которые способствуют ядерно-цитоплазматическим взаимодействиям у представителей рода *Citrus* L., 1753 (Wang et al. 2022).

Изучение гибридных зон полезно для понимания видообразования и того, как виды реагируют на окружающую среду, позволяя иногда делать прогностические выводы. При этом гибридизация и видообразование в морских экосистемах менее изучены по сравнению с пресноводными или наземными экосистемами. Морские звёзды являются ключевыми видами в приливно-отливной зоне Северной Атлантики. Исследование двух близкородственных видов морских звезд, *Asterias rubens* Linnaeus, 1758 и *A. forbesi* (Desor, 1848), различающихся по ширине своей экологической ниши, предполагает важную роль экологического отбора в поддержании гибридной зоны. Известно, что на распределение геномных вариантов морских звёзд влияет окружающая среда, которую будет крайне важно учитывать по мере изменения климата (Giakoumis et al. 2023). Комплекс *Mytilus edulis* включает три близкородственных вида мидий, обитающих в северном полушарии: *M. edulis* Linnaeus, 1758, *M. trossulus* Gould, 1850 (регионы с холодным и умеренным климатом) и *M. galloprovincialis* Lamarck, 1819 (более тёплые регионы). В местах, где их распространение перекрывается, происходит гибридизация, и образуются гибридные зоны, которые характеризуются разными экологическими условиями и степенью межвидового потока генов и примесей. Исследования мозаичной гибридной зоны *M. galloprovincialis* и *M. edulis* на юго-западе Англии подтвердили её долгосрочную (в течение 35 лет наблюдений) стабильность, несмотря на более высокую жизнеспособность *M. galloprovincialis*. Стабильность совпадает с резким изменением температуры, позволяя предположить, что «эти гибридные популяции могут противостоять последствиям глобального потепления». Однако один локус SNP, связанный с трансмембранным сигнальным белком Notch (принимает участие в латеральном ингибировании и эмбриогенезе), продемонстрировал заметно отличающийся паттерн изменчивости, возможно, связанный с адаптацией *M. galloprovincialis* к более холодным водам (Diz et al. 2023).

Гибридизацию обычно изучают в контексте пар видов, но в природе существуют гораздо более сложные системы межвидовой гибридизации и интрогрессии. В некоторых случаях один вид может выступать в качестве «канала/моста» для потока генов между двумя другими видами (например, у отдельных карпообразных (Cypriniformes), бабочек-нимфалид (Nymphalidae), дарвиновских вьюрков (Geospizinae)), в других случаях некоторые виды могут функционировать как «интрогрессивные центры», скрещиваясь со многими не гибридизующими между собой видами (например, кряква (*Anas platyrhynchos* Linnaeus, 1758), обыкновенный фазан (*Phasianus colchicus* Linnaeus, 1758) и серебристая чайка (*Larus argentatus* Pontoppidan, 1763)), обыкновенный фазан и серебристая чайка) и, наконец, иногда несколько видов могут гибридизовать между собой, как, например, это происходит в роде настоящих быков *Bos* Linnaeus, 1758 (цит. по: Natola et al. 2022). С помощью методов популяционной

геномики изучалась зарождающаяся гибридная зона, которая включает две сталкивающиеся гибридные зоны трёх видов дятлов-сосунов *Sphyrapicus* Baird, 1858: красногрудого *S. ruber* (Gmelin J. F., 1788), красношапочного *S. nuchalis* Baird, 1858 и желтобрюхого *S. varius* (Linnaeus, 1766). Гибридизация в этой трёхвидовой гибридной зоне оказалась более обширной, чем в обеих межвидовых гибридных зонах. Поток генов среди всех представителей рода предполагает возникновение интрогрессии до образования трёхвидовой гибридной зоны, что может быть результатом «мостовой гибридизации», бродяжничества или других трёхвидовых взаимодействий. Таким образом, история взаимодействия трёх видов дятлов, видимо, значительно сложнее, чем предполагали ранее, и, кроме того, она может представлять распространённую биологическую закономерность, присущую другим таксонам (Natola et al. 2022).

Геномная революция привела к стремительному росту массива данных, демонстрирующих огромное скрытое биоразнообразие. Его изучение имеет важное научное значение и необходимо для практического применения в сфере охраны природы, биологического контроля и т. д. (Kalaentzis et al. 2023). Одним из перспективных направлений геномных исследований является использование гибридных зон для проверки статуса криптических видов, т. е. классифицируемых как один вид из-за высокого морфологического сходства. Такой анализ позволяет непосредственно проверить, возникли ли барьеры для потока генов между предполагаемыми криптическими видами, и насколько они сильны. Перспективность подхода была недавно проиллюстрирована при анализе гибридной зоны полосатых тритонов рода *Ommatotriton* Gray, 1850 в Анатолии: полученные данные убедительно подтвердили ранее предполагаемый видовой статус *O. nesterovi* (Litvinchuk, Zuiderwijk, Borkin, et Rosanov, 2005) и *O. ophryticus* (Berthold, 1846) (Kalaentzis et al. 2023).

Заключение

Массово распространённая в природе гибридизация имеет широкий спектр последствий. Однако несмотря на постоянный рост полногеномных данных многие вопросы о свойствах гибридного генома и эффектов гибридизации остаются нераскрытыми. В задачи будущих исследований входит установление времени стабилизации гибридного генома (одинаково ли оно у гомотипных и аллополиплоидных гибридов) и существования/отсутствия тенденции к возврату в сторону одного из родителей у гомотипных гибридов; выявление отличий в создании новых фенотипов у аллополиплоидов по сравнению с автополиплоидами; определение влияния отбора на совместимость при формировании гибридного генома и т. д. (Runemark et al. 2019). Согласно недавно проведённым исследованиям анализ гибридных зон может быть использован для проверки статуса морфологически слабо различимых видов (Kalaentzis et al. 2023). Наименее изученным вопросом, решение которого ускорит как фундаментальные, так и прикладные исследования, являются молекулярные механизмы, задействованные в создании гибридного генома (Bashir et al. 2018). Таким образом, в целом, помимо фундаментальной биологии, дальнейшие исследования гибридных геномов необходимы для лучшего понимания потенциала гибридизации в целях сохранения биоразнообразия и эффективного управления природными ресурсами, а также оптимизации сельскохозяйственного производства.

Благодарности

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (тема № 121031000154-4).

Литература (References)

- Челомина Г. Н.** 2022. Палеогеномика (краткий обзор) // *Биота и среда природных территорий*. Т. 10. № 4. С. 64–87. (**Chelomina G. N.** 2022. Paleogenomics (short review). *Biota and environmental of Natural Areas* 10(4): 64–87. [In Russian].) https://doi.org/10.25221/2782-1978_2022_4_7
- Челомина Г. Н.** 2023. Филогеномика (краткий обзор) // *Биота и среда природных территорий*. Т. 11. № 2. С. 83–99. (**Chelomina G. N.** 2022. Phylogenomics (short review). *Biota and environmental of Natural Areas* 11(2): 83–99. [In Russian].) https://doi.org/10.25221/2782-1978_2023_2_6
- Adams K. L., Wendel J. F.** 2005. Polyploidy and genome evolution in plants. *Current opinion in plant biology* 8(2): 135–141. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2005.01.001>
- Alexander D. H., J. Novembre, Lange K.** 2009. Fast model-based estimation of ancestry in unrelated individuals. *Genome Research* 19: 1655–1664. <http://www.genome.org/cgi/doi/10.1101/gr.094052.109>
- Anderson E. C., Thompson E. A.** 2002. A model-based method for identifying species hybrids using multilocus genetic data. *Genetics* 160(3): 1217–1229. <https://doi.org/10.1093/genetics/160.3.1217>
- Arnold M. L.** 1992. Natural hybridization as an evolutionary process. *Annual Review of Ecology and Systematics* 23: 237–261. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.23.110192.001321>
- Bashir T., Chandra Mishra R., Hasan M. M., Mohanta T. K., Bae H.** 2018. Effect of hybridization on somatic mutations and genomic rearrangements in plants. *International journal of molecular sciences* 19(12): 3758. <https://doi.org/10.3390/ijms19123758>
- Blanc G., Wolfe K. H.** 2004. Functional divergence of duplicated genes formed by polyploidy during *Arabidopsis* evolution. *The Plant Cell* 16(7): 1679–1691. <https://doi.org/10.1105/tpc.021410>
- Blanckaert A., Payseur B. A.** 2021. Finding hybrid incompatibilities using genome sequences from hybrid populations. *Molecular Biology and Evolution* 38(10): 4616–4627. <https://doi.org/10.1093/molbev/msab168>
- Blischak P. D., Chifman J., Wolfe A. D., Kubatko L. S.** 2018. HyDe: a python package for genome-scale hybridization detection. *Systematic Biology* 67: 821–829. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syy023>
- Bock D. G., Cai Z., Elphinstone C. et al.** 2023. Genomics of plant speciation. *Plant Communications* 4(5): 100599. <https://doi.org/10.1016/j.xplc.2023.100599>
- Bolte C. E., Phannareth T., Fitzpatrick M. C., Holliday J., Keller S. R., Hamilton J. A.** 2023. Climate and geography shape hybrid zone dynamics across space and time: insights from *Populus trichocarpa* x *P. balsamifera*. *BioRxiv*: 2023–07. <https://doi.org/10.1101/2023.07.17.549358>
- Bowers J. E., Chapman B. A., Rong J., Paterson A. H.** 2003. Unravelling angiosperm genome evolution by phylogenetic analysis of chromosomal duplication events. *Nature* 422(6930): 433–438. <https://doi.org/10.1038/nature01521>
- Caeiro-Dias G., Brelsford A., Meneses-Ribeiro M., Crochet P. A., Pinho C.** 2023. Hybridization in late stages of speciation: Strong but incomplete genome-wide reproductive isolation and ‘large Z-effect’ in a moving hybrid zone. *Molecular Ecology* 32(15): 4362–4380. <https://doi.org/10.1111/mec.17035>
- Chan S. H., Nguyen A. T. D., Zhou Y.** 2022. Population genomics supports multiple hybrid zone origins of socially hybridogenetic lineages of *Pogonomyrmex harvester* ants. *Evolution* 76(5): 1016–1032. <https://doi.org/10.1111/evo.14481>
- Chaudhary B., Flagel L., Stupar R. M. et al.** 2009. Reciprocal Silencing, Transcriptional Bias and Functional Divergence of Homeologs in Polyploid Cotton (*Gossypium*). *Genetics* 182(2): 503–517. <https://doi.org/10.1534/genetics.109.102608>
- Chen L., Zhu Y., Ren X. et al.** 2022. Heterosis and differential DNA methylation in soybean hybrids and their parental lines. *Plants* 11(9): 1136. <https://doi.org/10.3390/plants11091136>
- Chen Z. J., Ni Z.** 2006. Mechanisms of genomic rearrangements and gene expression changes in plant polyploids. *Bioessays* 28(3): 240–252. <https://doi.org/10.1002/bies.20374>
- Diz A. P., Skibinski D. O.** 2023. Patterns of admixture and introgression in a mosaic *Mytilus galloprovincialis* and *Mytilus edulis* hybrid zone in SW England. *Molecular Ecology* 33(3): e17233 <https://doi.org/10.1111/mec.17233>
- Edger P., Poorten T., VanBuren R. et al.** 2019. Origin and evolution of the octoploid strawberry genome”. *Nature Genetics* 51(3): 541–547. <https://doi.org/10.1038/s41588-019-0356-4>
- Akhunov E. D., Sunish Sehgal, Hanquan Liang et al.** 2013. Comparative Analysis of Syntenic Genes in Grass Genomes Reveals Accelerated Rates of Gene Structure and Coding Sequence Evolution in Polyploid Wheat. *Plant Physiology* 161(1): 252–265. <https://doi.org/10.1104/pp.112.205161>

- Elgvin T., Trier C., Tørresen O.** et al. 2017. The genomic mosaicism of hybrid speciation. *Science Advances* 3 (6): e1602996. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1602996>
- Emery N. J., Clayton N. S.** 2004. The mentality of crows: convergent evolution of intelligence in corvids and apes. *Science* 306(5703): 1903–1907. <https://doi.org/10.1126/science.1098410>
- Gaczorek T. S., Chechetkin M., Dudek K.** et al. 2023. Widespread introgression of MHC genes in Iberian *Podarcis* lizards. *Molecular Ecology* 32(14): 4003–4017. <https://doi.org/10.1111/mec.16974>
- Gantuz M., Morales A., Bertoldi M. V., Ibañez V. N., Duarte P. F., Marfil C. F., Masuelli R. W.** 2022. Hybridization and polyploidization effects on LTR-retrotransposon activation in potato genome. *Journal of plant research* 135(1): 81–92. <https://doi.org/10.1007/s10265-021-01354-9>
- Giakoumis M., Pinilla-Buitrago G. E., Musher L. J., Wares J. P., Baird S. J., Hickerson M. J.** 2023. Evidence of introgression, ecological divergence and adaptation in *Asterias* sea stars. *Molecular Ecology* 32(20): 5541–5557. <https://doi.org/10.1111/mec.17118>
- Gompert Z., Mandeville E. G., Buerkle C. A.** 2017. Analysis of population genomic data from hybrid zones. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 48: 207–229. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110316-022652>
- Guerreiro M. P. G.** 2014. Interspecific hybridization as a genomic stressor inducing mobilization of transposable elements in *Drosophila*. *Mobile genetic elements* 4(4): e34394. <https://doi.org/10.4161/mge.34394>
- He G., He H., Deng X. W.** 2013. Epigenetic variations in plant hybrids and their potential roles in heterosis. *Journal of Genetics and Genomics* 40(5): 205–210. <https://doi.org/10.1016/j.jgg.2013.03.011>
- Hooper D. M., Griffith S. C., Price T. D.** 2019. Sex chromosome inversions enforce reproductive isolation across an avian hybrid zone. *Molecular Ecology* 28(6): 1246–1262. <https://doi.org/10.1111/mec.14874>
- Jiang X., Song Q., Ye W., Chen Z. J.** 2021. Concerted genomic and epigenomic changes accompany stabilization of *Arabidopsis* allopolyploids. *Nature Ecology & Evolution* 5: 1382–1393. <https://doi.org/10.1038/s41559-021-01523-y>
- June V., Xu D., Papoulas O., Boutz D., Marcotte E. M., Chen Z. J.** 2023. Protein nonadditive expression and solubility contribute to heterosis in *Arabidopsis* hybrids and allotetraploids. *Frontiers in Plant Science* 14. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1252564>
- Kalaentzis K., Arntzen J. W., Avci A.** et al. 2023. Hybrid zone analysis confirms cryptic species of banded newt and does not support competitive displacement since secondary contact. *Ecology and Evolution* 13(9): e10442. <https://doi.org/10.1002/ece3.10442>
- Knief U., Bossu C. M., Saino N.** et al. 2019. Epistatic mutations under divergent selection govern phenotypic variation in the crow hybrid zone. *Nature Ecology & Evolution* 3(4): 570–576. <https://doi.org/10.1038/s41559-019-0847-9>
- Kong S., Kubatko L. S.** 2021. Comparative performance of popular methods for hybrid detection using genomic data. // *Systematic Biology* 70(5): 891–907. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syaa092>
- Litvinchuk S. N., Matiushova M. I., Bezman-Moseyko O. S., Lada G. A., Skorinov D. V., Rosanov J. M., Borkin, L. J.** 2023. Distribution, Population Systems, and Peculiarities of Hybrid Gametogenesis in Water Frogs (*Pelophylax esculentus* complex) in the Dniester River Valley (Moldova). *Russian Journal of Herpetology* 30(2): 88–100. <https://doi.org/10.30906/1026-2296-2023-30-2-88-100>
- Lopes F., Oliveira L. R., Beux Y.** et al. 2023. Genomic evidence for homoploid hybrid speciation in a marine mammal apex predator. *Science Advances* 9(18): eadf6601. <https://doi.org/10.1126/sciadv.adf6601>
- Lu Y., Rice E., Du K.** et al. 2023. High resolution genomes of multiple *Xiphophorus* species provide new insights into microevolution, hybrid incompatibility, and epistasis. *Genome Research* 33(4): 557–571. <https://www.genome.org/cgi/doi/10.1101/gr.277434.122>
- Marquardt J., Blanckaert A., Nichols R. A.** et al. 2022. Cyto-nuclear incompatibilities across a bluebell hybrid zone in northern Spain do not prevent genome-wide introgression of neutral markers. *Evolutionary journal of the Linnean Society* 1(1): kzac00. <https://doi.org/10.1093/evolinnean/kzac003>
- Martin S. H., Davey J. W., Jiggins C. D.** 2015. Evaluating the use of ABBA–BABA statistics to locate introgressed loci. *Molecular biology and evolution* 32(1): 244–257. <https://doi.org/10.1093/molbev/msu269>
- McClintock B.** 1984. The significance of responses of the genome to challenge. *Science* 226(4676): 792–801 <https://doi.org/10.1126/science.1573926>

- Metzler D., Knief U., Peñalba J. V., Wolf J. B.** 2021. Assortative mating and epistatic mating-trait architecture induce complex movement of the crow hybrid zone. *Evolution* 75(12): 3154–3174. <https://doi.org/10.1111/evo.14386>
- Moran B. M., Payne C., Langdon Q., Powell D. L., Brandvain Y., Schumer M.** 2021. The genomic consequences of hybridization. *eLife* 10: e69016. <https://doi.org/10.7554/eLife.69016>
- Natola L., Seneviratne S. S., Irwin D.** 2022. Population genomics of an emergent tri-species hybrid zone. *Molecular Ecology* 31(20): 5356–5367. <https://doi.org/10.1111/mec.16650>
- Nedoluzhko A., Sharko F., Tsygankova S.** et al. 2022. Intergeneric hybridization of two stickleback species leads to introgression of membrane-associated genes and invasive TE expansion. *Frontiers in Genetics* 13: 863547. <https://doi.org/10.3389/fgene.2022.863547>
- Nikolakis Z. L., Schield D. R., Westfall A. K.** et al. 2022. Evidence that genomic incompatibilities and other multilocus processes impact hybrid fitness in a rattlesnake hybrid zone. *Evolution* 76(11): 2513–2530. <https://doi.org/10.1111/evo.14612>
- Patterson N., Moorjani P., Luo Y.** et al. 2012. Ancient admixture in human history. *Genetics* 192(3): 1065–1093. <https://doi.org/10.1534/genetics.112.145037>
- Pease J. B., Hahn M. W.** 2015. Detection and polarization of introgression in a five-taxon phylogeny. *Systematic biology* 64(4): 651–662. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syv023>
- Pickrell J., Pritchard J.** 2012. Inference of population splits and mixtures from genome-wide allele frequency data. *PLoS Genetics* 8: e1002967. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1002967>
- Pinho C., Hey J.** 2010. Divergence with gene flow: models and data. *Annual review of ecology, evolution, and systematics* 41: 215–230. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102209-144644>
- Poelstra J. W., Vijay N., Bossu C. M.** et al. 2014. The genomic landscape underlying phenotypic integrity in the face of gene flow in crows. *Science* 344(6190): 1410–1414. <https://doi.org/10.1126/science.1253226>
- Pritchard J. K., Stephens M., Donnelly P.** 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155(2): 945–959. <https://doi.org/10.1093/genetics/155.2.945>
- Rosser N., Edelman N. B., Queste L. M., Nelson M., Seixas F., Dasmahapatra K., Mallet J.** 2022. Complex basis of hybrid female sterility and Haldane’s rule in *Heliconius* butterflies: Z-linkage and epistasis. *Molecular Ecology* 31(3): 959–977. <https://doi.org/10.1111/mec.16272>
- Runemark A., Trier C., Eroukhmanoff F.** et al. 2018. Variation and constraints in hybrid genome formation. *Nature Ecology & Evolution* 2(3): 549–556. <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0437-7>
- Runemark A., Vallejo-Marin M., Meier J. I.** 2019. Eukaryote hybrid genomes. *PLoS Genetics* 15(11): e1008404. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1008404>
- Seoighe C., Gehring C.** 2004. Genome duplication led to highly selective expansion of the *Arabidopsis thaliana* proteome. *Trends in Genetics* 20(10): 461–464. <https://doi.org/10.1016/j.tig.2004.07.008>
- Session A. M., Rokhsar D. S.** 2023. Transposon signatures of allopolyploid genome evolution. *Nature Communications* 14(1): 3180. <https://doi.org/10.1038/s41467-023-38560-z>
- Shapiro J. A.** 2023. Engines of innovation: biological origins of genome evolution. *Biological Journal of the Linnean Society* 139(4): 441–456. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blac041>
- Shin H., Park J. E., Park H. R.** et al. 2022. Admixture of divergent genomes facilitates hybridization across species in the family Brassicaceae. *New Phytologist* 235(2): 743–758. <https://doi.org/10.1111/nph.18155>
- Smith C. F., Nikolakis Z. L., Perry B. W.** et al. 2023. The best of both worlds? Rattlesnake hybrid zones generate complex combinations of divergent venom phenotypes that retain high toxicity. *Biochimie* 213: 176–189. <https://doi.org/10.1016/j.biochi.2023.07.008>
- Suda K., Hayashi S. R., Tamura K., Takamatsu N., Ito M.** 2022. Activation of DNA transposons and evolution of piRNA genes through interspecific hybridization in *Xenopus* Frogs. *Frontiers in Genetics* 13: 766424. <https://doi.org/10.3389/fgene.2022.766424>
- Sun X., Liu Y. C., Tiunov M. P.** et al. 2023. Ancient DNA reveals genetic admixture in China during tiger evolution. *Nature ecology & evolution* 7(11): 1914–1929. <https://doi.org/10.1038/s41559-023-02185-8>
- Tusso S., Suo F., Liang Y., Du L. L., Wolf J. B.** 2022. Reactivation of transposable elements following hybridization in fission yeast. *Genome Research* 32(2): 324–336. <https://www.genome.org/cgi/doi/10.1101/gr.276056.121>
- Valiskova B., Gregorova S., Lustyk D., Šimeček P., Jansa P., Forejt J.** 2022. Genic and chromosomal components of Prdm9-driven hybrid male sterility in mice (*Mus musculus*). *Genetics* 222(1): iyac116. <https://doi.org/10.1093/genetics/iyac116>

- Wagner D. N., Curry R. L., Chen N., Lovette I. J., Taylor S. A.** 2020. Genomic regions underlying metabolic and neuronal signaling pathways are temporally consistent in a moving avian hybrid zone. *Evolution* 74(7): 1498–1513. <https://doi.org/10.1111/evo.13970>
- Walsh J., Billerman S. M., Butcher B. G., Rohwer V. G., Toews D. P., Vila-Coury V.** 2023. A complex genomic architecture underlies reproductive isolation in a North American oriole hybrid zone. *Communications Biology* 6(1): 154. <https://doi.org/10.1038/s42003-023-04532-8>
- Wang J., Tian L., Lee H. S.** et al. 2006. Genome-wide nonadditive gene regulation in *Arabidopsis* allotetraploids. *Genetics* 172(1): 507–517. <https://doi.org/10.1534/genetics.105.047894>
- Wang N., Li C., Kuang L.** et al. 2022. Pan-mitogenomics reveals the genetic basis of cytonuclear conflicts in citrus hybridization, domestication, and diversification. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 119(43): e2206076119. <https://doi.org/10.1073/pnas.2206076119>
- Wang Z., Kang M., Li J.** et al. 2022. Genomic evidence for homoploid hybrid speciation between ancestors of two different genera. *Nature Communications* 13(1): 1987. <https://doi.org/10.1038/s41467-022-29643-4>
- Westram A. M., Faria R., Johannesson K., Butlin R.** 2021. Using replicate hybrid zones to understand the genomic basis of adaptive divergence. *Molecular Ecology* 30(15): 3797–3814. <https://doi.org/10.1111/mec.15861>
- Xiong T., Li X., Yago M., Mallet J.** 2022. Admixture of evolutionary rates across a butterfly hybrid zone. *eLife* 11: e78135. <https://doi.org/10.7554/eLife.78135>
- Yang H., Li Q.** 2022. The DNA methylation level is associated with the superior growth of the hybrid crosses in the Pacific oyster *Crassostrea gigas*. *Aquaculture* 547:737421. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2021.737421>
- Yoo M.-J., Szadkowski.E., Wendel J. F.** 2013. Homoeolog expression bias and expression level dominance in allopolyploid cotton. *Heredity* 110: 171–180. <https://doi.org/10.1038/hdy.2012.94>
- Yu T., Ning J., Chen M.** et al. 2023. Potential Involvement of DNA Methylation in Hybrid Sterility in Hermaphroditic *Argopecten* Scallops. *Marine Biotechnology* 25:701–717. <https://doi.org/10.1007/s10126-023-10233-4>
- Yu X., Qin M., Qu M.** et al. 2023. Genomic analyses reveal dead-end hybridization between two deeply divergent kiwifruit species rather than homoploid hybrid speciation. *The Plant Journal* 115(6): 1528–1543. <https://doi.org/10.1111/tpj.16336>
- Zhang B. L., Chen W., Wang Z.** et al. 2023. Comparative genomics reveals the hybrid origin of a macaque group. *Science Advances* 9(22): eadd3580. <https://doi.org/10.1126/sciadv.add3580>
- Zhang L., Chaturvedi S., Nice C. C., Lucas L. K., Gompert Z.** 2023. Population genomic evidence of selection on structural variants in a natural hybrid zone. *Molecular Ecology* 32(6): 1497–1514. <https://doi.org/10.1111/mec.16469>
- Zou T., Kuang W., Yin T.** et al. 2022. Uncovering the enigmatic evolution of bears in greater depth: The hybrid origin of the Asiatic black bear. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 119(31): e2120307119. <https://doi.org/10.1073/pnas.2120307119>

УДК 574.9.081(235.243-15)

https://doi.org/10.25221/2782-1978_2024_1_5

<https://elibrary.ru/lgiriu>

Вторая Гархвальская экспедиция Санкт-Петербургского союза учёных (Западные Гималаи, Уттаракханд, Индия, май 2023 г.)

Лев Яковлевич Боркин

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, 199034, Российская Федерация

E-mail: Leo.Borkin@zin.ru

Получена 8 февраля 2024 г.; принята к публикации 29 февраля 2024 г.

Аннотация. Кратко описан ход комплексной биогеографической экспедиции в Гархвальские Гималаи, штат Уттаракханд (Индия) в мае 2023 г. Она была организована Центром гималайских научных исследований Санкт-Петербургского союза учёных и прошла также под флагом Российской ассоциации исследователей Гималаев и Тибета. По счёту это была 7-я комплексная экспедиция СПбСУ в Западные Гималаи и 2-я экспедиция СПбСУ в Гархвал. Участники обследовали восточную часть этого региона к западу от горного массива Нанда-Девы на высотах от Индо-Гангской равнины до южного подножья Трансгималаев (Занскарский хребет, 4330 м). Были проведены наблюдения и собран материал в области ботаники, зоологии (энтомология, герпетология), гидробиологии и микробиологии.

Ключевые слова: Западные Гималаи, Гархвал, Уттаракханд, Индия, биогеография, зоология, ботаника.

The Second Garhwal Expedition of the St. Petersburg Association of Scientists & Scholars (the Western Himalaya, Uttarakhand, India, May 2023)

Leo J. Borkin

Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, Saint Petersburg, 199034, Russian Federation

E-mail: Leo.Borkin@zin.ru

Received February 8, 2024; accepted February 29, 2024

Abstract. This paper briefly describes the interdisciplinary biogeographical expedition to the Garhwal Himalaya, Uttarakhand state (India) in May 2023. It was organized by the Center for Himalayan Research of the St. Petersburg Association of Scientists & Scholars (SPASS) and took place under the flag of the Russian Association of Researchers of the Himalaya and Tibet. This was the 7th expedition of SPASS to the Western Himalaya and the 2nd expedition of SPASS to Garhwal. Participants explored the eastern part of this region west of the Nanda Devi mountain from the Indo-Gangetic Plain to the southern foot of the Transhimalaya (Zanskar Range, 4330 m). Observations were made and materials were collected in the fields of botany, zoology (entomology, herpetology), hydrobiology and microbiology.

Keywords: Western Himalaya, Uttarakhand, India, biogeography, zoology, botany.

Начиная с 2011 года, Санкт-Петербургский союз учёных (СПбСУ) последовательно проводит комплексные биогеографические экспедиции преимущественно в Западные Гималаи, продвигаясь с запада на восток. Были посещены также центральный Непал и юго-запад Тибета в Китае. После Кашмира, Ладакха и Химачал-Прадеша в 2019 г. наступил черёд штата Уттаракханд, расположенного между Химачал-Прадешом и Непалом (Боркин 2023).

Штат Уттаракханд был образован в 2000 г. из северной (гималайской) части штата Уттар-Прадеш (Uttar Pradesh) и первоначально назывался Уттаранчал (Uttaranchal), в 2006 г. сменив это название на нынешнее. Он размещается преимущественно в Гималаях с небольшой равнинной полосой на самом юге и состоит из двух административных частей (divisions), называемых Гархвал (Garhwal, буква *h* не произносится) и Кумаон (Kumaon), которые ранее были отдельными королевствами.

В 2019 г. был обследован запад Гархвала, примыкающий к штату Химачал-Прадеш (Боркин и др. 2021). В мае 2023 г. мы провели экспедицию по восточной части Гархвала, лежащей западнее большого горного массива Нанда-Деви (Nanda Devi). Эта поездка получила название Второй Гархвальской, а по общему счёту она одновременно стала Седьмой Западно-Гималайской комплексной биогеографической экспедицией, организованной Центром гималайских научных исследований СПбСУ. Помимо СПбСУ, экспедиция прошла также под флагом Российской ассоциации исследователей Гималаев и Тибета (РАИГиТ).

В составе экспедиции было 10 человек, в том числе 5 кандидатов и 3 доктора наук, среди них 6 членов СПбСУ и 4 члена РАИГиТ (рис. 1). Это – Л. Я. Боркин (руководитель, Санкт-Петербург), Т. И. Герасименко (Москва), Г. И. Дубенская (Санкт-Петербург), О. П. Дубовская (Красноярск), Е. Б. Лопатина (Санкт-Петербург), С. В. Макара (Москва), Н. И. Неупокоева (заместитель-координатор, Санкт-Петербург), Д. А. Орехова (Санкт-Петербург), Н. В. Сергейчик (Санкт-Петербург) и Г. И. Фурманов (Санкт-Петербург).

Экспедиция продолжила решать общие задачи в области биогеографии, которые были сформулированы ещё в 2011 г. в ходе первой экспедиции в Западные Гималаи. Они включали идентификацию южной границы Палеарктики в Гималаях, изучение распространения палеарктических видов растений и животных на южном макросклоне Гималаев, анализ вертикальной поясности фауны и флоры. С этой целью по ходу маршрута обследовались речные долины, озёрные впадины и горные склоны для понимания биологического разнообразия в различных ландшафтах в градиенте



Рис. 1. Участники Второй Гархвальской (7-й Западно-Гималайской) экспедиции СПбСУ, Уттаракханд, Индия. У автобуса, международный аэропорт имени Индиры Ганди, Нью-Дели, Индия. Фото Д. А. Ореховой, 9.05.2023.

Fig. 1. Participants of the Second Garhwal (7th West Himalayan) expedition to Uttarakhand, India. Indira Gandhi International Airport. Photo by D. A. Orekhova, May 9, 2023.

высот от Индо-Гангской равнины до Трансгималаев (210–4330 м, здесь и далее все высоты над уровнем моря). Как и ранее, комплексная экспедиция 2023 г. носила рекогносцировочный характер. Исследования проводились в области зоологии (герпетология, энтомология), ботаники, биогеографии, гидробиологии и микробиологии. Помимо биологии, в тематику поездки входили сбор сведений по истории и ряд задач в области социальной географии.

Длительность экспедиции на территории Индии составила 21 день, с 9 по 29 мая 2023 г. Наш маршрут полностью пролегал в пределах бассейна великой реки Ганг, сначала вдоль её основного течения, а затем её левого крупного притока р. Алакнанда.

Согласно административному делению Индии, в первый и последний дни экспедиция прошла по равнине штата Уттар-Прадеш. Остальное время мы находились в Гархвале, пересекая следующие его округа: Харидвар (Haridwar District), Дехрадун (Dehradun District), Тихри-Гархвал (Tehri Garhwal District), Паури-Гархвал (Pauri Garhwal District), Рудрапраяг (Rudraprayag District) и Чамоли (Chamoli District).

В высотном отношении экспедиция двигалась от Индо-Гангской равнины (210 м) через долину Дехрадун (тераи), Предгималаи (хребет Шивалик), Малые и Большие Гималаи до Трансгималаев (южный склон Занскарского хребта, до 4330 м). Маршрут во многом совпал с паломническими путями индуистов и сикхов. В связи с этим, нашим индийским партнёрам пришлось оформлять нам разрешение на участие в паломничестве (Yatra Registration Letter, Kedarnath – Badrinath), которое выдаёт дирекция развития туризма штата Уттаракханд.

Маршрут, задуманный ещё в Санкт-Петербурге, был реализован с небольшими изменениями (рис. 2). Следует иметь в виду, что в Индии очень свободно, если не сказать небрежно, относятся к написаниям географических названий и указаниям высот над уровнем моря. В разных источниках и на разных картах можно найти подчас заметно различающиеся варианты. В нижеследующем перечне мест высоты даны по справочнику для туристов (Fonia 2009).

Описание маршрута и Индии: (звёздочками отмечены места и число ночёвок): Москва (Шереметьево, 192 м, 8.V) – Нью-Дели (Indira Gandhi International Airport, New Delhi, 237 м, 9.V) – Харидвар (Haridwar, 294 м) – Ришикеш (Rishikesh, 340 м)** – Девпраяг (Devprayag, 472 м) – Рудрапраяг (Rudraprayag, 610 м, 11.V)* – Ситапур (Sitapur, 1646 м, 12.V)* – Гаурикунд (Gaurikund, 1982 м) – Ситапур (13.V)* – Укхиматх (Ukhimath, 1311 м) – Сари (Sari, 2024 м, 14.V)* – Чопта (Chopta, 2500 м) – Тунгнатх (Tungnath, 3460 м) – Сари (15.V)* – Нижний Аули (Lower Auli, 2221 м, 16.V)* – Тапован (Tapovan, 1792 м) – вверх по р. Дхаулиганга (Dhauliganga River) – Супрайтхота (Supraithota) – Нижний Аули (17.V)* – Аули (Auli, 2744 м) – Нижний Аули – Джосиматх (Josimath, 1890 м) – Бадринатх (Badrinath, 3110 м, 18.V)* – Мана (Mana, 3200 м) – Бадринатх – Говиндгхат (Govindghat, 1829 м, 19.V)* – Пулна (Pulna, 1920 м) – Гхангария (Ghangaria, 3049 м, 20–21.V)** – озеро Хемкунд (Hemkund, 4329 м) – Гхангария (22.V)* – Пулна – Говиндгхат (23.V)* – Паури (Pauri, 1814 м, 24–25.V)** – Бубакхал (Bubakhal, 1514 м) – Чаубаттакхал (Chaubattakhal, 1735 м) – Сатпули (Satpuli, 657 м) – Лансдаун (Lansdowne, 1706 м) – Джай-Хари-Кхал (Jai Hari Khal, 1600 м, 26–27.V)** – Котдвара (Kotdwara, 396 м) в штате Уттаракханд – Наджибабад (Najibabad, 315 м) – Биджнор (Bijnor, 225 м) – Мирут (Meerut, 247 м) – Газибад (Ghaziabad, 209 м) – Нью-Дели (216 м, 28.V)* – Москва (Шереметьево).

Благополучно прилетев в 3:20 утра 9 мая в международный аэропорт имени Индиры Ганди, прямо оттуда наша научная группа на комфортабельном автобусе



Рис. 2. Маршрут Второй Гархвальской экспедиции СПбСУ, Уттаракханд, Индия (май 2023). Составлено Н. И. Неупокоевой.

Fig. 2. Travel route of the Second Garhwal (7th West Himalayan) expedition to Uttarakhand, India (May 2023). Compiled by N. I. Neupokoeva.

с кондиционером направилась в сторону Ришикеша (Dehradun District), повторив путь 2019 г. В этом приятном городе, куда мы прибыли лишь через много часов, провели акклиматизацию, остановившись на две ночи в неплохом отеле «Shivansh Green Resort», расположенном на склоне холма. Ришикеш прозван мировой столицей

ашрамов. В связи с этим там есть ограничения на еду (она только вегетарианская) и алкоголь. Тем не менее вечером 9 мая в одном из номеров мы отметили **День победы**, закусив шоколадом.

Осмотрев город, раскинувшийся на обоих берегах полноводного Ганга (рис. 3), утром 11 мая мы покинули его. В дальнейшие дни группа перемещалась на двух взятых в аренду автомобилях марки «Toyota Innova». Наш путь лежал на восток, а затем на северо-восток вверх по течению Ганга. Эта дорога получила название Badrinath Road, поскольку именно по ней индуистские паломники, кто пешком, а кто на различном транспорте (самые богатые на вертолётах) устремляются в сторону знаменитого индуистского храма Бадринах, находящегося высоко в горах (см. ниже).

Первая остановка на пути была сделана в 22 км от Ришикеша близ места, где расположены пещеры Васиштхи (Vashishtha Gufa, Tehri Garhwal District) – одного из семи прославленных мудрецов древней Индии и его жены. Рядом действующий ашрам. Пещеры находятся на берегу Ганга у подножия скалистого берега, покрытого густой растительностью. По стенам небольшого храма, среди крупных камней на песчаном берегу и на скальных склонах возле пещер, сновали многочисленные ящерицы-агамы рода *Laudakia* Gray, 1845 из семейства Agamidae.

Главной целью этого дня было посещение небольшого города Девпраяг (Tehri Garhwal District), где сходятся две крупные реки, образующие собственно Ганг (рис. 4). Справа (с запада) в него впадает р. Бхагиратхи (Bhagirathi River), которую мы обследовали в 2019 г. (см. Боркин и др., 2021), а слева (с востока) – р. Алакнанда (Alaknanda River), с которой мы знакомимся в этой поездке. Само слово *праяг* (prayaḡa) на санскрите означает место слияния рек. Название «Девпраяг» переводится как «божественное слияние». В Гархвале находятся пять священных слияний рек (панч-праяг, pañcha prayaḡa). Снизу вверх это – Девпраяг (472 м), Рудрапраяг (610 м),



Рис. 3. Ришикеш. Фото Д. А. Ореховой, 11.05.2023.

Fig. 3. Rishikesh. Photo by D. A. Orekhova, May 11, 2023.



Рис. 4. Девпраяг, 472 м. Место слияния рек Бхагиратхи (справа) и Алакнанда (слева), образующих Ганг. Фото Д. А. Ореховой, 11.05.2023.

Fig. 4. Devprayag, 472 m above sea level (Tehri Garhwal District). The confluence of the Bhagirathi (right) and Alaknanda (left) rivers forming the Ganges. Photo by D. A. Orekhova, May 11, 2023.

Каранпраяг (795 м), Нандапраяг (914 м) и Вишнупраяг (1372 м), все на реке Алакнанда. Паломники-индуисты совершают в таких местах ритуальные омовения, после которых посещают священные храмы. Мы также побывали на всех этих праягах, но без купаний. В Индии для обозначения мест слияния рек используется также слово *сангам* (sangama на санскрите).

Девпраяг удалён от Ришикеша примерно на 74 км. Дорога за последним прорезает Массурский хребет (Mussoori Range) в его юго-восточной части и на северном склоне выходит к городу, оказываясь, таким образом, в глубине Малых Гималаев (Lesser or Lower Himalaya). Они именуются также Средними Гималаями (Middle Himalaya), передний (южный) эшелон которых в Уттаракханде образует как раз Массурский хребет.

Естественно, мы не могли не посетить место, где образуется Ганг, несмотря на толчею паломников на небольшом мысу, которые брали здесь священную воду в бутылки, а мужчины с обнажённым торсом окунались то в одну, то в другую реку. Несколько жрецов (*пуджари*) за небольшую мзду тут же обслуживали желающих, а один из них ухитрился «освятить» трёх членов нашей экспедиции. Правда, что он говорил (вероятно, на хинди), осталось непонятным.

От Девпраяга мы повернули на дорогу вдоль реки Алакнанда, которая прорезала горный хребет Наг-Тибба (Nag Tibba Range), что в буквальном переводе означает «горы змеиной вершины». Этот хребет образует второй с юга эшелон Малых Гималаев. Погода была хорошей, солнечной, и можно было любоваться горнолесными ландшафтами. К сожалению, из-за крутых склонов спусков к реке практически не было, а из-за узости шоссе возможности для длительных остановок машин были

сильно ограничены. Поэтому мы вскоре достигли городка Рудрапраяг (Rudraprayag District), где заночевали (Hotel «Suri»). Это – гарнизонное поселение с несколькими воинскими частями, так называемый «кантонмент» (cantonment), тип организационной структуры в Южной Азии, введённый ещё британцами в колониальный период. Он часто встречается в Индии и соседних странах.

За окраиной Рудрапраяга в Алакнанду впадает её правый приток Мандакини (Mandakini River), вдоль которой на север идёт старинная дорога паломников-индуистов к высокогорному храму Кедарнатх (Kedarnath, 3583 м). Утром 12 мая, переехав мост и оказавшись на левом берегу Мандакини, мы двинулись вверх по её течению. В 16 км от Рудрапраяга возле местечка Агастмуни (Agastmuni, иногда пишут Augustmuni, высота 762 м; Rudraprayag District) река образует пойму с небольшими заливчиками, крупными камнями и травянистым берегом с кустарником у края. Поэтому мы сделали здесь научную остановку для её обследования (рис. 5). Каждый из участников направился изучать участок в соответствии со своими интересами. На каменной изгороди, обрамлявшей берег, и рядом среди камней на солнышке грелись агамы. Змей в полостях стены обнаружить не удалось, как и амфибий, в том числе головастиков в воде. Были собраны пресноводные моллюски и некоторые насекомые (муравьи и другие).

Во второй половине дня по горной лесной дороге мы прибыли в городок Рампур (Рампур), плавно переходящий в Ситапур (Rudraprayag District), где заночевали. Новый семейный гестхаус с очень приветливым хозяином (мы оказались его первыми гостями) был построен немного в стороне от главной улицы (дороги) городка, рядом со старыми полуразвалившимися строениями, в которых ещё жили люди. Деревянные двери некоторых домов были украшены резьбой. Мимо шла



Рис. 5. Река Мандакини у селения Агастмуни, 762 м. Фото Д. А. Ореховой, 12.05.2023.

Fig. 5. Mandakini River at Agastmuni Village, 762 m (Rudraprayag District). Photo by D. A. Orekhova, May 12, 2023.

дорожка, которая, по уверению хозяина, некогда вела в Тибет. Совсем рядом располагался сад и посевы, далее лес, слышалось пение птиц. Даже несмотря на хмурую погоду и накрапывающий иногда дождь, место нам понравилось.

Утром 13 мая выяснилось, что дальнейшее следование вверх по Мандикини возможно только с паломниками, которые образовали длинную живописную очередь, видную издаലെка. Вдоль очереди предприимчивые торговцы прямо на земле или на небольших прилавках выложили свои незатейливые товары. Удивительно, что совсем рядом с людьми на скальных стенах грелись или охотились на насекомых агамы, нисколько не боясь ни торговцев, ни медленно продвигающихся паломников. Вместе с разноцветной людской массой примерно через два часа, как и все, пройдя проверки службой безопасности, через 2 км мы, наконец-то, попали в городок Сонпраяг (Sonprayag, 1829 м; Rudraprayag District), где царил полный ажиотаж.

Перейдя мост, мы с трудом смогли нанять джип, который перевёз нас в деревню Гаурикунд (Gaurikund, 1982 м), расположенную на правом берегу Мандакини. Гаури – одно из имён Парвати, жены Шивы. Здесь на краю селения рядом с рекой находятся два источника, которые преобразованы в небольшие бассейны с холодной и горячей водой. В них паломники окунаются (мужчины и женщины отдельно), после чего, отдохнув, отправляются в нелёгкий пеший крутой путь (около 14 км) к храму Кедарнатх. В деревне, служащей отправным пунктом, царил невероятная толчея и суматоха, в которой было несложно потеряться. Пройдя с паломниками лишь небольшую часть их трудного странствия к святыням, мы, несколько уставшие, попав под дождь, вернулись в гестхаус.

Утром 14 мая мы покинули Ситапур, направившись обратным путём вниз по течению Мандакини на юг до местечка Кунд (Kund, 976 м), недалеко от города Укхиматх (Rudraprayag District). Отсюда после небольшой остановки повернули на восток в сторону реки Алакнанда. Конечным пунктом дневного переезда стало селение Сари (Chamoli District), где мы заняли небольшой отель «Mountain View» (2024 м) с чудесным видом на окрестности. С нижней веранды под нами были видны агамы и небольшие ложные гологлазы, ранее относимые к роду *Asymblypharus Eremchenko et Szczerbak, 1845* из семейства Scincidae, ползающие по строениям.

Во второй половине дня участники экспедиции небольшими группками поднялись к красивому по своему названию и виду озеру Деория (Deoria Tal, 2438 м; другое написание – Devaria Tal; *тал* – озеро) (рис. 6). Подъём, занявший немало времени, оказался довольно крутым, но лесная дорога была интересной. Примерно на полпути миновали индуистский храм, а также магазинчик с освежительными напитками и разной снедью. Пышная растительность горного склона, украшенная ярко-красными рододендронами, увлекла нашего ботаника Г. И. Дубенскую. Из-за того, что озеро расположено на южной окраине Кедарнатхского заповедника (Kedarnath Wildlife Sanctuary), оживившиеся охранники на входе проявили активность, выдав билеты и взяв с каждого из нас по 600 рупий (около 600 рублей).

Хотя берега озера были окружены густым лесом, оттенявшим зеленоватый цвет воды (рис. 6), рядом, немного выше, слабохолмистая территория была покрыта луговой растительностью. При подходе к озеру можно было подумать, что перед нами хорошо ухоженный участок для игры в гольф с плавными перепадами высот. Однако это был так называемый *бугьял* (bugyal), особый тип высокогорных лугов или пастбищ, характерный для штата Уттаракханд. Большие бугьялы имеют даже свои собственные названия. Вдалеке за горизонтом виднелись снежные вершины Гархвальских Гималаев. В великолепной панораме знатоки могли бы различить



Рис. 6. Озеро Деория, 2438 м. Фото Д. А. Ореховой, 14.05.2023.

Fig. 6. Deoria Tal, 2438 m (Chamoli District). Photo by D. A. Orekhova, May 14, 2023.

горный массив Чаукхамба (Chaukhamba) с четырьмя вершинами высотой от 6854 до 7138 м и Кедарнатх (6940 м) с двумя пиками из группы Ганготри, Нилкантха (Nilkantha, 6500 м), массив Бандарпунч с одноимённой горой (Bandarpunch, 6316 м) и пиком Каланаг (Kalanag, 6387 м). Деория – озеро средних размеров. К сожалению, найти каких-либо его гидрологических и иных характеристик не удалось.

Обходя озеро, я заметил, что цвет его водной поверхности, которую иногда описывают как изумрудную, менялся в зависимости от освещённости (облака или солнце) и силы ветра (рябь на воде). Однако ещё больше меня поразил следующий факт. По берегам озера на небольшом расстоянии от воды я обнаружил мёртвых гималайских жаб *Duttaphrynus himalayanus* (Günther, 1864). Все они были в мумифицированном состоянии разной степени, некоторые почти в виде скелета, но тела их были в странном согнутом состоянии и с широко открытым ртом. Такое впечатление, что жабы умирали в тяжёлых мучениях. В самом озере на прогреваемых солнцем мелководных участках возле берега плавало множество чёрных головастиков этого вида. Чуть поодаль были видны небольшие рыбки.

При спуске от озера Деория в двух местах в зарослях я заметил несколько крупных относительно скромно окрашенных птиц из семейства Phasianidae. По-видимому, это были особи гималайского фазана, *Catreus wallichii* (Hardwicke, 1827). В Гархвале обитают также ещё три вида фазанов: калидж, или чёрная лофура, *Lophura leucomelanos* (Latham, 1790), коклас, *Pucrasia macrolopha* (Lesson, 1829) и гималайский монал, *Lophophorus impejanus* (Latham, 1790), которые гораздо ярче и крупнее. Гималайский фазан, занесённый в международную Красную книгу в качестве уязвимого вида, ранее не раз отмечался для востока Гархвала, включая другие участки Кедарнатхского заповедника (Sathyakumar et al. 1993; Rahmani, Mohan 2013; Mohan, Sondhi 2017).

Кроме того, там же удалось дважды заметить красивых птиц, относящихся, вероятно, к длиннохвостой индийской древесной сороке, *Dendrocitta vagabunda* (Latham, 1790), перелетавших с ветки на ветку. К сожалению, из-за наступивших сумерек сделать хороший снимок, как и в случае с фазанами, не удалось. Следует заметить, что на востоке Гархвала обитает и более тускло окрашенная серогрудая древесная сорока, *Dendrocitta formosae* Swinhoe, 1863 (Naithani, Bhatt 2010; Mohan, Sondhi 2017). К отелю мы (Е. Б. Лопатина, Д. А. Орехова и я) пришли в полной темноте. Наши обеспокоенные товарищи уже подумывали об организации поисков.

На следующий день на двух машинах мы отправились из Сари в посёлок Чопта, откуда начинается пешеходный подъём (трек) к храму Тунгнатх (3460 м; по другим данным, 3680 м; Chamoli District), который является самым высокогорным шиваистским храмом в мире. Примерно четырёхкилометровый путь проходил через лиственный (дубовый) лес, затем повыше стали попадаться кустарники рододендронов с цветками трёх разных окрасок: чаще розовые, реже бело-фиолетовые или ярко красные. Вторые, по-видимому, относились к виду рододендрон колокольчатый (*Rhododendron campanulatum* D. Don, 1821), а третьи – к виду рододендрон древесный (*Rhododendron arboreum* Smith, 1805), семейство Ericaceae. Эти три типа рододендронов немного различались по высоте обитания, но мне растения с красными и розовыми цветками попадались близко друг от друга. Выше лес стал понемногу замещаться лугами (бугьял), местами заметно вытоптанными скотом и паломниками, а у храма и выше появились каменистые поверхности с небольшими снежниками.

Подъём к храму Тунгнатх был важен и для оценки физического состояния. Впереди нас ожидал долгий трек в гору (см. ниже). То, что я смог, несмотря на свой возраст (74-й год) и в целом сидячий образ жизни в городе, без особого напряжения пройти в течение нескольких часов примерно 8.5 км (вверх и вниз), осмотреть храм и понаблюдать природу, заметно успокаивало. При спуске от популярного храма на полянке среди рододендронов мне удалось близко понаблюдать за пищухой (*Ochotona roylei* Ogilby, 1839), которая суежилась около меня, пока я неподвижно сидел на камне. К моему удивлению, сцинков не было.

Несмотря на развитие сети дорог, рост численности населения, преобразование ландшафта под сельскохозяйственные или иные нужды, в округе Рудрапраяг всё ещё сохранились горные леса. Ранее они занимали гораздо большую площадь, местами образуя непроходимые джунгли. Сейчас трудно себе представить, что около сотни лет назад местные жители и паломники страдали от леопардов, которые нападали на домашний скот, а некоторые даже на людей. Жертвами одного такого людоеда, который в 1918–1926 гг. вызывал ужас на территории в 500 квадратных миль, стали более 125 человек (Корбетт 1991). В перечне деревень, которые навещал этот страшный хищник, чтобы насытиться человеческой плотью, можно найти и знакомые нам названия: Чопра (6 убитых!), Рампур (2), Сари (2), Рудрапраяг (1) и другие. Однако в наше время встретить леопарда – большая удача!

16 мая мы по поперечной дороге выехали на юго-восток к реке Алакнанда близ города Гопешвар (1308 м; Chamoli District). Далее, повернув на северо-восток вверх по реке, достигли города Джосиматх (1890 м), но решили подняться по дороге до посёлка Аули и через 1 км обнаружили отель «Auli Eco Nature Resort» (2221 м), изолированно расположенный на горном склоне близ небольшой деревни Нижний Аули. Мы поселились в уютных домиках, расположенных среди цветов и кустов. Нашими друзьями стали два симпатичных щенка; более робкий из них (белого цвета) сначала побаивался незнакомцев, но после вкусных угощений быстро смекнул, что

дружить с нами выгодно. Место всем понравилось: ниже сад, выше через дорогу смешанный лес, прекрасный вид на горы.

На следующий день, спустившись к Джосиматху, группа направилась далее вверх по реке Дхаулиганга, левого притока Алакнанды. Прямо около дороги справа мы обнаружили сернистый источник Тапован-Кунд (Tapovan Kund, Tapovan hot springs), представлявший собою небольшой холмик, внутри которого кипела сера (рис. 7). Несмотря на это, рядом беспечно сновали агамаи.

Осмотрев столь необычное явление, мы поехали вверх по реке и через некоторое время оказались около места строительства Тапованской гидроэлектростанции (Tapovan Vishnugad Hydropower Plant). Оно печально известно в Индии из-за произошедшей катастрофы. Здесь 7 февраля 2021 г. огромная часть скалы и ледника (Ronti Peak, Nanda Devi Glacier) размером в 15 футбольных полей в длину и 5 полей в ширину, нависавшие над узкой долиной, рухнули вниз, вызвав огромный оползень и селевой поток. Объём упавшей массы оценивался в 27 млн м³, причём 80% составил скальный материал и 20% – лёд. В итоге погибло более 200 человек, большей частью строители, а также местные жители. Было выдвинуто несколько версий, объяснявших обстоятельства и причины катастрофы. В качестве главного фактора назвали потепление климата, вызвавшее таяние и отрыв части ледника (Shugar et al. 2021).

Следует заметить, что Гархвал и его данный район считается одним из наиболее опасных в Западных Гималаях из-за частых оползней, наводнений и землетрясений. За последние 10 лет (с 2014) наибольшее число (42) землетрясений разной силы пришлось именно на 2023, т. е. год нашей экспедиции, но, к счастью, нас они не затронули; последнее магнитудой в 2.6 баллов зарегистрировано 20 февраля 2024 г. (<https://earthquake.gov/india/uttarakhand/>). Осмотрев печальное место, мы поехали далее вверх по реке Дхаулиганга (рис. 8) в сторону горного массива Нанда-Девы. В четырёх километрах за деревней Супрайтхота, т. е. в 35 км к северо-востоку от селения Тапован, решили сделать остановку, спустившись к реке. На каменной



Рис. 7. Кипящий сернистый источник Тапован-Кунд. Фото Д. А. Ореховой, 17.05.2023.

Fig. 7. Boiling sulphur spring Tapovan Kund (Chamoli District). Photo by D. A. Orekhova, May 17, 2023.

стенке дороги грелись несколько агам. Затем отправились в обратный путь с остановкой на ланч в Таповане (1792 м), 15 км от города Джосиматх.

18 мая мы покинули приятный отель, направившись в Бадринатх. Однако сначала поднялись по дороге в Аули. Этот небольшой горнолыжный курорт (2744 м) оказался пустынным. Зимний сезон давно закончился, туристов не было. Бегло осмотрев из машины местные бугьялы и покрытые снегом горные вершины массива Нанда-Девы, повернули вниз. По дороге встретили стадо домашних коз с длинной белой шерстью и рогами разной формы, а также кратко обследовали густой смешанный лес между Аули и Нижним Аули, после чего спустились к Джосиматху. Оттуда дорога шла на север к Бадринатху (3110 м, Chamoli District).

Этот городок, лежащий в долине между горными хребтами Нар (Nar) и Нараяна (Narayani) в 9 км восточнее вершины Нилкантха (Nilkantha, 6500 м), был заполнен паломниками. Огорчила плохая погода: накрапывал дождь, было зябко, на улочках грязь. Тем не менее после некоторых хлопот по устройству в отелях все решили посмотреть город и его главную святыню – Бадринатх, расположенный на берегу Алакнанды. Даже в такую неприятную погоду храм выглядел привлекательно (рис. 9). У его подножья около реки шёл пар: это были горячие сернистые источники (Tapt Kund), в которые окунались отчаянные паломники. Древний храм, посвящённый Вишну, начиная с IX века, ежегодно посещают миллионы верующих.

Утром 19 мая мы отправились вверх по реке Алакнанда к деревне Мана (3200 м), от которой всего 26 км до границы с Китаем. За перевалом Мана (Mana Pass, или Chongnyi La, 5632 м) в Занскарском хребте (Трансгималаи) лежит Тибет. Именно этой дорогой летом 1624 г. прошли португальские иезуиты Антонию ди Андради (António de Andrade, 1580–1634) и Мануэль Маркиш (Manuel Marques), став первыми



Рис. 8. Река Дхаулиганга (выше Тапована). Фото Д. А. Ореховой, 17.05.2023.

Fig. 8. Dhauliganga River (upstream Tapovan, Chamoli District). Photo by D. A. Orekhova, May 17, 2023.



Рис. 9. Храм Бадринатх поздним вечером, 3110 м. Фото Д. А. Ореховой, 18.05.2023.

Fig. 9. Badrinath Temple at night, 3110 m (Chamoli District). Photo by D. A. Orekhova, May 18, 2023.

европейцами, проникшими в загадочную страну лам. Однако сейчас этот путь закрыт (погранзона с Китаем). На окраине деревни находится пещера, в которой, как полагают, в III тысячелетии до нашей эры жил махариши Вьяса (Vyasa Gufa, или Vyasa Cave), записавший пураны и составивший «Веды» и «Махабхарату». Рядом река Сарасвати (Saraswati River), вырываясь сквозь узкое ущелье, впадает в Алакнанду (ещё один праяг). После обследования Маны и её окрестностей мы повернули назад и через Бадринатх устремились к деревне Говиндхат (1829 м, Chamoli District), где простились с нашими водителями и заночевали в придорожном отеле «Bhagat». Завтра нас ожидало нелёгкое испытание.

20 мая два джипа подбросили нас до деревушки Пулна (2058 м), здесь мы прошли регистрацию и передали наши вещи носильщикам (портерам), а затем пешком отправились к деревне Гхангария (3082 м). Путь вверх с разницей высот в 1 км и длиной в 10 км, несмотря на красивые ландшафты с горными лесами и быстрыми реками (рис. 10), сильно утомил. Поворот за поворотом и опять поворот ... дорога со спусками и подъёмами казалась бесконечной. Тропу оживляли лишь сикхи в своих необычных одеяниях с тюрбанами разного цвета, кинжалами и кривыми саблями. Это были паломники из далёкого штата Пенджаб (Амритсар) на западе Индии. Наконец, через 9 часов я очутился в деревне Гхангария, где более быстроногие коллеги уже нашли для нас гостиницу «Preetam». Сам небольшой посёлок служит перевалочным пунктом для паломников и туристов. Из-за непогоды главная узкая улица была грязноватой, а не очень уютная комната в гостинице – холодной.



Рис. 10. На тропе паломников Пулна – Гхангария. Фото Д. А. Ореховой, 23.05.2023.

Fig. 10. On the pilgrimage trail from Pulna to Ghangaria. Photo by D. A. Orekhova, May 23, 2023.

Целью нашего прибытия сюда было посещение знаменитой «Долины цветов» (The Valley of Flowers National Park, 3352–3658 м), которая, к нашему разочарованию, была закрыта из-за снежной лавины и оползня. Однако нам повезло. Хозяином одного магазинчика для туристов неожиданно оказался бывший знакомый Н. И. Неупокоевой, гид-натуралист и фотограф Раджниш Чаухан (Rajneesh Singh Chauhan). Он прекрасно знал природу вокруг, выпустил фотоальбом о «Долине цветов» (Chauhan 2010) и любезно предложил нам совершить экскурсию по окрестностям Гхангарии. Вечер был посвящён осмотру деревни.

Следующим утром вместе с Раджнишем мы излазили горный склон, расположенный за деревней слева от водопада, у подножья которого лежал снежный холм с длинным шлейфом. Это было непросто, так как приходилось в буквальном смысле продирааться по крутой каменистой местности через настоящие дебри, образованные колючими кустарниками и деревьями. Тем не менее мы дошли до одной площадки, откуда открывался вид на ущелье – вход в «Долину цветов», оставшуюся для нас загадкой. Раджниш сообщил также, что имеются и другие «долины цветов», не менее богатые разными растениями, но туристам неизвестные, и рассказал нам об одной из них, расположенной ниже примерно на полпути между Пулной и Гхангарией. Однако, чтобы обследовать её, необходимо организовать отдельную экспедицию с носильщиками, палатками, едой и прочее.

Время от времени наш гид не только обращал наше внимание на то или иное растение, но также и рассказывал о его использовании в индийской медицине. Не забыл он также и о животных, поведав, что в округе живут три вида медведей,

различные копытные, ящерицы редки, нет амфибий, а в долинах, где теплее, много змей. Судя по фотографии зоолога М. В. Винарского, побывавшего в Гхангарии 4 сентября 2023 г., там обитает гималайский щитомордник, *Gloydus himalayanus* (Günther, 1864). В ходе экскурсии Раджниш указал нам также на небольшой, относительно плоский участок под навесом скалы, окружённый кустарником. Грунт был усыпан мелким помётом. Это был туалет гималайского тара, *Hemitragus jemlahicus* (С. Н. Smith, 1826), эндемика Гималаев, близкого к козам (подсемейство Caprinae). Данный редкий вид копытных имеет статус близкого к уязвимому положению (NT). Тар менее обычен в национальном парке Нанда-Деви по сравнению с Тунгнатхом (19.6–25.7 особей/км²) на юге Кедарнатхского заповедника (Ale et al. 2020).

У большого камня группа решила сделать короткую остановку для отдыха и еды. Разговорились о животных. Я, шутя, спросил Раджниша, не водятся ли случайно здесь йети? К моему удивлению, он воспринял вопрос серьёзно, ответив, что такое слово они не употребляют, но жители верят, что в местных горах обитает «снежный человек» (snow man), и что однажды видели особь размером с шимпанзе с двумя детёнышами. Кроме того, по его мнению, в пользу существования «снежного человека» свидетельствуют следы, характерные для приматов.

На следующий день некоторые участники экспедиции, но, увы, не я, видели в окрестностях Гхангарии небольшую группу лангуров, или гульманов (*Semnopithecus Desmarest*, 1822). В Уттаракханде известны три вида этого рода. Судя по высоте, в Гхангарии, по-видимому, обитает гималайский гульман, *Semnopithecus schistaceus* Hodgson, 1840, английское название которого «Nepal Gray Langur», или «Central Himalayan Langur». Он имеет широкое распространение вдоль Гималаев от Пакистана до Бутана в большом диапазоне высот от 1500 до 4000 м и может переносить суровые зимы (Singh et al. 2020). В отличие от макака-резуса, *Macaca mulatta* (Zimmermann, 1780), гималайский гульман выглядит более респектабельно, физиологически напоминая человеческое существо. Достигая размера почти в 80 см, этот лангур вполне мог бы стать кандидатом в «снежного человека».

В отличие от нас, целью паломников-сикхов является озеро Хемкунд (рис. 11) и сикхский храм (гурудвара) «Hemkund Sahib», который они посещают после омовения. Это сакральное место связано с десятым и последним учителем гуру Гобиндом Сингхом (Guru Gobind Singh, 1666–1708) и упоминается в приписываемой ему священной книге «Дасам-Грантх» (Dasam Granth).

В литературе и интернете можно найти весьма различающиеся сведения о высоте озера Хемкунд (от 4150 до 4632 м). В любом случае довольно крутой путь в 6 км от Гхангарии до Хемкунда занимает 5–6 часов в одну сторону, и он весьма нелёгок, учитывая превышение по высоте более 1 км. Как написал один паломник: «Если вы сикх, то будете рады, но это место не для туристов». Тем не менее в нашей группе нашлись две смелые женщины (О. П. Дубовская и Д. А. Орехова), которые в течение одного дня не только дошли до озера, но и успели благополучно спуститься вниз. Помимо здорового любопытства, их стимулировали и гидробиологические намерения. Однако 22 мая Хемкунд был почти полностью занесён снегом, и передвигаться там можно было только по вырытым траншеям. Всё же один участок озера был открыт, и туда окунались смельчаки (рис. 11).

23 мая мы из Гхангарии спустились вниз и, переночевав в Говиндгхате (1924 м), на микроавтобусе отправились на юг вниз по реке Алакнанда. Примерно через 200 км мы достигли городка Паури (1814 м), где провели две ночи. Из нашей гостиницы «Shail Shikhar» открывалась чудесная панорама с великолепными белоснежными



Рис. 11. Озеро Хемкунд. Фото Д. А. Ореховой, 22.05.2023.
Fig. 11. Hemkund Lake. Photo by D. A. Orekhova, May 22, 2023.

гималайскими вершинами (рис. 12). Паури был основан как британский горный курорт (*hill station*), ныне административный центр округа Паури-Гархвал (Pauri Garhwal District), окружён дубово-сосновым лесом.

26 мая, покинув Паури и проехав на двух автомобилях 83 км далее на юг по холмистой местности, мы очутились в Лансдауне (Lansdowne, 1706 м). Этот горный городок, названный именем вице-короля Индии, видного государственного деятеля Британской империи лорда Лансдауна (Henry Charles Keith Petty-FitzMaurice, 5th Marquess of Lansdowne, 1845–1927), был основан британцами как место базирования, лечения и отдыха войск. Этот статус военного городка он сохранил до сих пор. Поэтому иностранцам запрещено ночевать в самом Лансдауне и вокруг него на расстоянии не менее 4 км. В связи с этим мы остановились в отеле «Bright Sunny Pines Hotel & Resort» (1600 м) в сосновом лесу близ деревни Джай-Хари-Кхал (Jai Hari Khal). Если не считать небольшой группы макак-резусов, явно чувствующих себя хозяевами, нам никто не докучал, и мы могли спокойно заниматься своими делами, в том числе обследованием местных холмов.

Утром 28 мая на автобусе с кондиционером мы отправились в Дели, откуда ночным рейсом вылетели в Москву.

Благодарности

Я благодарен коллегам, принявшим участие в экспедиции. Н. И. Неупокоева любезно составила карту маршрута и предоставила некоторые фотографии. В ещё большей степени поделилась фотографиями, которые использованы в статье, Д. А. Орехова. Г. И. Дубенская консультировала по вопросам ботаники.

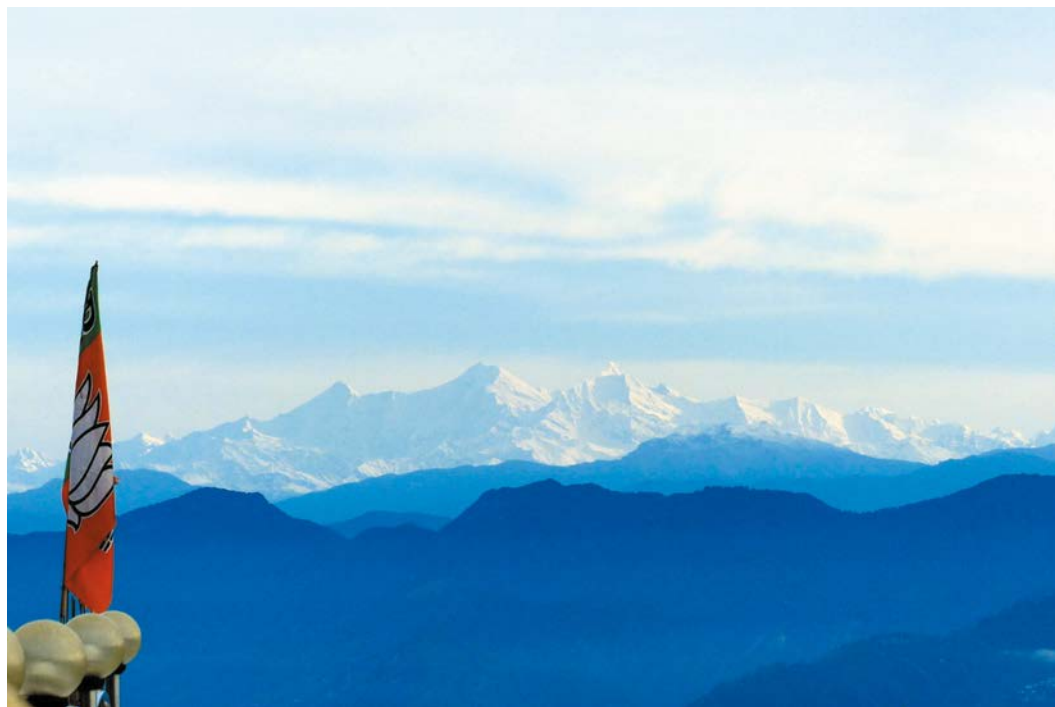


Рис. 12. Вид на Гархвальские Гималаи с балкона в Паури. Фото Н. И. Неупокоевой, 26.05.2023.
Fig. 12. View of the Garhwal Himalaya from a balcony in Pauri. Photo by N. I. Neupokoeva, 26.05.2023.

Литература (References)

- Боркин Л. Я.** 2023. Шестая комплексная биогеографическая экспедиция Санкт-Петербургского союза учёных в Западные Гималаи, Химачал-Прадеш, Индия (октябрь 2022 г.) // *Биота и среда природных территорий*. Т. 11, № 4. С. 66–81. (**Borkin L. J.** 2023. The Sixth interdisciplinary biogeographic expedition of the St. Petersburg Association of Scientists & Scholars to the Western Himalaya, Himachal Pradesh, India (October 2022). *Biota and Environment of Natural Areas* 11 (4): 66–81. [In Russian.] https://doi.org/10.25221/2782-1978_2023_4_5)
- Боркин Л. Я., Андреев А. В., Вершинин В. Л., Вершинина С. Д., Винарский М. В., Лопатина Е. Б., Неупокоева Н. И.** 2021. Комплексная экспедиция Санкт-Петербургского союза учёных в Гархвальские Гималаи, Индия (2019): некоторые предварительные итоги // *Биота и среда природных территорий*. № 1. С. 106–145. (**Borkin L. J., Andreev A. V., Vershinin V. L., Vershinina S. D., Vinarski M. V., Lopatina E. B., Neupokoeva N. I.** 2021. An interdisciplinary expedition of the St. Petersburg Association of Scientists & Scholars to the Garhwal Himalaya, India (2019): some preliminary results. *Biota and Environment of Natural Areas* 1: 106–145. [In Russian.] https://doi.org/10.37102/2782-1978_2021_1_8)
- Корбетт Д.** 1991. Леопард из Рудрапраяга. Москва: Тропа. 174 с. (**Corbett J.** 1991. Man-eating leopard of Rudraprayag. Moscow: Tropa, 174 pp. [In Russian]).
- Ale S. B., Sathyakumar S., Forsyth D. M., Lingyun X., Bhatnagar Y. V.** 2020. *Hemitragus jemlahicus*, Himalayan Tahr. *The IUCN Red List of Threatened Species 2020*: e.T9919A22152905. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2020-2.RLTS.T9919A22152905.en>
- Chauhan R. S.** 2010. The Valley of Flowers National Park. A treasure land of flora and fauna – a World Heritage Site. Ghangharia (Uttarakhand), 56 pp.
- Fonia K. S.** 2009. Traveller's Guide to Uttarakhand. Third edition. Dehradun: K. S. Fonia, 396 pp.
- Mohan D., Sondhi S.** 2017. An Updated Checklist and Bibliography of the Birds of Uttarakhand. Dehradun (India): Uttarakhand Forest Department, 92 pp.
- Naithani A., Bhatt D.** 2010. A checklist of birds of Pauri district, Uttarakhand, India. *Indian Birds*. Hyderabad, 6 (6): 155–157.

- Rahmani A. R., Mohan D.** 2013. Threatened Birds of Uttarakhand. Bombay: Oxford University Press, 183 pp.
- Sathyakumar S., Prasad S. N., Rawat G. S., Johnsingh A. J. T.** 1993. Ecology of Kalij and Monal Pheasants in Kedarnath Wildlife Sanctuary, Western Himalaya. In: Jenkins D. (ed.). Pheasants in Asia 1992. Reading (U.K.): World Pheasant Association. P. 83–90 (Proceedings of the Fifth International Symposium on Pheasants in Asia. 28 September – 4 October 1992, Lahore, Pakistan).
- Shugar D. H., Jacquemart M., Shean D.** et al. 2021. A massive rock and ice avalanche caused the 2021 disaster at Chamoli, Indian Himalaya. *Science* 373 (6552): 300–306. <https://dx.doi.org/10.1126/science.abh44>
- Singh M., Kumara H. N., Long Y., Chetry D., Kumar A.** 2020. *Semnopithecus schistaceus*, Nepal Gray Langur. *The IUCN Red List of Threatened Species 2020*: e.T39840A17942792. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2020-2.RLTS.T39840A17942792.en>

БИОТА И СРЕДА ПРИРОДНЫХ ТЕРРИТОРИЙ

BIOTA AND ENVIRONMENT OF NATURAL AREAS

ISSN 2782-1978

НАУЧНЫЙ РЕЦЕНЗИРУЕМЫЙ ЖУРНАЛ

Главный редактор – академик РАН Виктор Всеволодович Богатов

Издающие организации: ФГБУ «Дальневосточное отделение Российской академии наук»;
ФГБУН «Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии»

Дальневосточного отделения Российской академии наук

Адрес редколлегии: г. Владивосток, 690022, проспект 100-летия Владивостока, д. 159,
ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН

E-mail: biota@biosoil.ru

Адрес сайта журнала: <http://www.biosoil.ru/biota-environ/>

Адрес страницы журнала в eLIBRARY.ru:

https://www.elibrary.ru/title_about_new.asp?id=77981

*

2024

Том 12, № 1

*

Редакторы номера: Л. А. Прозорова (отв. редактор),

М. В. Черепанова, А. А. Гончаров

Номер утверждён в печать на заседании редколлегии

Вёрстка и корректура выполнены в издательстве «ДАЛЬНАУКА»

Фото на обложке:

Иван-чай узколистый *Chamerion angustifolium* (L.) Holub прорастает сквозь плотный слой
вулканического пепла через четыре месяца после извержения 10 апреля 2023 г.

Фото С. Ю. Гришина, Камчатка, подножье вулкана Шивелуч, 11.08.2023.

Выход в свет 29.03.2024 г.

Формат 70x108/16. Усл. п. л. 8,4. Уч.-изд. л. 8,2.

Тираж 50 экз. Заказ 002559.

Издательство ООО «Дальнаука»

690106, г. Владивосток, пр. Красного Знамени, 10, каб. 20.

Тел. +7(924) 263-01-60. E-mail: naukadv2000@mail.ru

<http://www.dalnauka.ru>

Отпечатано в ООО «Типография ПСП95»
г. Владивосток, ул. Русская, 65, корпус 10